



UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

**Evoluce rodičovského chování samců
během inkubace u pěvců (Passeriformes)**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Barbora Březinová

N1502 Zoologie

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

Olomouc 2019

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně podle pokynů vedoucího práce Doc. Mgr. Vladimíra Remeše, Ph.D. a s použitím literárních zdrojů uvedených v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne 24. 4. 2019

Podpis:

Poděkování

Děkuji svému školiteli Vladimíru Remešovi za cenné rady a nezbytné opravy a připomínky, které mi poskytoval během tvorby této práce. Děkuji také Beatě Matysiokové za konzultace v rámci tohoto projektu.

Tato diplomová práce byla podpořena Interní grantovou agenturou UP (č. grantů IGA_PrF_2017_006, IGA_PrF_2018_016, IGA_PrF_2019_019).

ABSTRAKT

Březinová, B. Bc.: Evoluce rodičovského chování samců během inkubace u pěvců (Passeriformes)

Pěvci se množí vícekrát za svůj život a jejich mláďata vyžadují po vylíhnutí intenzivní péči poskytovanou ve většině případů oběma rodiči. Během celého hnízdního období působí na partnery konflikt pohlaví, způsobený společnými zájmy, jejichž náklady však nesou oba partneři samostatně, a tyto náklady se tak mohou lišit. U pěvců platí, že mezi partnery je samčí pohlaví to, které si ve většině případů nemůže být jisto svým otcovstvím. Přesto se samci pěvců podílí na péči o potomky během všech fází hnízdění. V této diplomové práci 1) identifikuji typy rodičovské péče u samců pěvců během inkubace jako tzv. inkubační strategie (žádná péče, inkubační krmení, samčí inkubace), 2) snažím se identifikovat faktory, které určují typ péče samcem během inkubace vajec, 3) odhaduji, s jakou pravděpodobností docházelo během evoluce pěvců k přechodům mezi jednotlivými typy samčí rodičovské péče během inkubace a 4) rekonstruuji typ samčí rodičovské péče během inkubace u předků dnešních pěvců. Podařilo se mi nalézt dostatek informací k určení inkubačních strategií u 2269 (37 %) druhů pěvců. Znaky životních historií a síla pohlavního výběru působící na samce určují typ samčí péče během inkubace. Otevřené hnízdo a rostoucí velikost snůšky a délka inkubační periody zvyšují pravděpodobnost přítomnosti inkubačního krmení. Naopak polygynní párovací systém a rostoucí míra váhového dimorfismu pohlaví významně snižují pravděpodobnost přítomnosti jakékoliv samčí rodičovské péče během inkubace. Z pohledu přechodových pravděpodobností je nejstálější strategií inkubace oběma rodiči a tou nejméně stálou je inkubace samicí, která je krmena samcem. Ancestrální rekonstrukce odhalila, že u společného předka všech pěvců nejpravděpodobněji inkubovala samice, kterou během inkubace krmil samec. I přesto, že můj datový soubor je velmi rozsáhlý, obsahuje nenáhodný vzorek druhů; výsledky analýz, přechodových pravděpodobností i rekonstrukce jsou tedy platné pro můj datový soubor a nelze je zobecnit pro všechny pěvce.

Klíčová slova: pěvci, hnízdění, inkubace, evoluce, ancestrální rekonstrukce

ABSTRACT

Březinová, B. Bc.: Evolution of male parental behaviour during incubation in passerines

Songbirds breed multiple times in their lives, and their chicks require intensive care after hatching, which is usually provided by both parents. Throughout the breeding season, partners are under the influence of sexual conflict caused by common interests, while the costs are borne separately by both partners, and these costs may vary between sexes. In songbirds, males are the sex which in most cases cannot be sure of the paternity. Yet male songbirds are involved in the care of the offspring during all stages of the nesting. In this thesis 1) I identify types of parental care in male songbirds during incubation as so-called incubation strategies (no male care, incubation feeding, and male incubation), 2) I try to identify factors that predict the type of male care during egg incubation, 3) I estimate the probability of transitions between different male incubation strategies, and 4) I reconstruct the type of male parental strategy during incubation of the ancestors of today's songbirds. I managed to find enough information to identify incubation strategies in 2269 (37%) songbird species. Life history traits and the strength of sexual selection acting on males determine the male incubation strategy. Open nest and increasing clutch size and the length of the incubation period increase the likelihood of the presence of incubation feeding. Conversely, polygynous pairing system and increasing sexual dimorphism in body mass significantly reduce the likelihood of the presence of any male parental care during incubation. In terms of the transition probabilities, the most stable strategy is incubation by both parents, while incubation by the female with incubation feeding by the male is the least stable strategy. Ancestral reconstruction revealed that in the common ancestor of all songbirds most likely the female incubated and she was fed by the male during incubation. Even though my data set is very large, it contains a non-random sample of species; the results of analyses, transition probabilities and ancestral state reconstruction are therefore valid for my data set and cannot be easily generalized for all songbirds.

Keywords: songbirds, nesting, incubation, evolution, ancestral state reconstruction

Použité zkratky:

IK – inkubační krmení

IP – inkubační perioda

IS – inkubační strategie:

 B – inkubace oběma rodiči

 F – samičí inkubace bez IK

 IF – samičí inkubace s IK

SI – samčí inkubace

OBSAH

1	ÚVOD	
1.1	Konflikt pohlaví nad rodičovskou péčí	2
1.2	Inkubace u pěvců	3
1.3	Role samce během hnízdění u pěvců	4
1.3.1	Inkubační krmení	5
1.3.2	Samčí inkubace vajec	6
1.4	Evoluce rodičovského chování u ptáků	7
1.5	Úkoly a hypotézy	7
2	METODY	9
3	VÝSLEDKY	15
4	DISKUZE	22
5	LITERATURA	26
	Příloha č. 1 – Seznam literatury použité při tvorbě datového souboru	31
	Příloha č. 2 – Přehled proměnných užitých v analýzách a počty druhů	34
	Příloha č. 3 – Výsledky celkového modelu	35
	Příloha č. 4 – Výsledky 1. a 2. modelu na vzorku druhů pro celkový model	37

1 Úvod

Ptáci jsou iteroparní živočichové (tedy s opakovanou reprodukcí) a pro pěvce platí, že jejich mláďata jsou altriciální (krmivá). Vývoj takových mláďat vyžaduje více rodičovské péče oproti mláďatům prekociálním (nekrmivým). Úspěšná produkce mláďat je pro ptáky až na několik výjimek podmíněna péčí (v době po naklazení vajec) alespoň jednoho rodiče (Cockburn 2006). Produkce mláďat je společným zájmem rodičů, ale zároveň se oba snaží přežít do dalšího reprodukčního pokusu; vzniká rozpor, který se nazývá konflikt pohlaví nad rodičovskou péčí.

1.1 Konflikt pohlaví nad rodičovskou péčí

Konflikt pohlaví vzniká tam, kde zisky (*benefits*) jsou společné (předání genů do další generace), ale náklady (*costs*) se mohou mezi partnery lišit, a navíc je musí každý rodič nést sám. Konflikt pohlaví se projevuje během všech fází rozmnožování (Parker 2006). Společným zájmem obou rodičů je vyvést potomstvo; nicméně oba by se měli snažit vkládat do jednoho hnízdního pokusu jen tolik vlastních zdrojů, aby si příliš nesnížili naději na budoucí hnízdění. Tento přístup teoreticky vede k tomu, že se oba rodiče snaží nechat co nejvíc péče na tom druhém. Velmi silný konflikt může vést k opuštění snůšky oběma rodiči (Pogány et al. 2012). Existuje několik hypotéz a teoretických modelů, které se snaží objasnit, proč tento konflikt nevede k vymizení biparentální péče (tj. péče oběma rodiči).

Teoretickými modely objasňujícími intenzitu rodičovské péče jsou *sealed-bid* (fixní dohoda), *negotiation* (vyjednávání) a *matching* (srovnání). Model **fixní dohody** popisuje situaci, kdy je intenzita rodičovské péče fixována evolučně, jedinci nemění úsilí podle aktuální situace, ale změna se děje na evoluční škále změnou selekčního tlaku (Houston & Davies 1985). Pokud je intenzita péče dána **vyjednáváním**, pak pokles či naopak nárůst úsilí jednoho rodiče je následován opačnou reakcí rodiče druhého; kompenzace může a nemusí být úplná (McNamara et al. 1999). Při **srovnání** uzpůsobí rodič intenzitu péče podle toho druhého; čili pokles je následován poklesem a naopak. Model vychází z předpokladu, že pokud je jeden z partnerů lépe informován o potřebách mláďat, jako první změní intenzitu péče a ten druhý v reakci na jeho chování také změní úsilí (Johnstone & Hinde 2006, Harrison et al. 2009). Zatímco u **fixní dohody** je chování partnerů nezávislé, u **vyjednávání** a **srovnání** se změny v péči mezi partnery odehrávají během hnízdění a jsou na sobě závislé.

Jiným řešením konfliktu je **manipulace samce samicí**. Tento přístup říká, že úroveň otcovské péče mohou samice ovlivnit přes fenotyp vajec a mlád'at. Např. za předpokladu, že vyšší hladina androgenů a karotenoidů ve žloutku způsobí, že mlád'ata více žadoní o potravu, a také za toho předpokladu, že samci reagují silněji na toto žadonění, může samice umístit do vejce při jeho tvorbě vyšší množství těchto látek, a tak mohou být samci touto manipulací ovlivněni a silně žadonící mlád'ata krmit intenzivněji (Moreno-Rueda 2007, Paquet & Smiseth 2016). Dalším znakem, který může samice vědomě ovlivnit, je zbarvení vejce. Hypotéza vydírání (*blackmail hyp.*, Hanley et al. 2010, Hanley 2013) říká, že samice manipulují samce k zasednutí na vejce tím, že produkují výrazně barevná vejce. Nápadná vejce mohou prozradit hnízdo predátorům orientujícím se zrakem nebo hnízdním parazitům, a samec tak je nucen snižovat riziko rozpoznání hnízda „zakrytím“ vajec, čímž je manipulován k jejich zahřívání.

1.2 Inkubace u pěvců

Inkubace, nebo-li zahřívání vajec, je chování, které vede k udržování teploty embrya uvnitř vejce v takovém rozmezí, ve kterém se embryo úspěšně vyvíjí. U pěvců je nejběžnější samičí a biparentální inkubace, u menšiny druhů se setkáváme s hnízdním parazitismem nebo skupinovou inkubací (Cockburn 2006). Bez zahřívání embrya není schopné se vyvíjet (Webb 1987). Jako prostředek přenosu tepla z rodiče na vejce slouží hnízdní nažina. Nažina je dočasně vypelichané peří na břišní oblasti ptáka (Deeming 2002). Transfer tepla ale zdaleka není dokonalý; teplota vejce se nedokáže přiblížit teplotě těla ptáka v oblasti nažiny (Deeming 2008). Zajímavé je, že samci mnoha biparentálně inkubujících druhů hnízdní nažinu nevytváří, ale i tak může být „jejich“ inkubace stejně účinná, či účinnější než jejich partnerky (Ball 1983, Auer et al. 2007). Dříve byla inkubace považována za méně energeticky náročnou než třeba fáze krmení mlád'at, avšak laboratorními i terénními měřeními bylo dokázáno, že inkubující ptáci musí zvyšovat metabolismus výrazně nad úroveň bazálního metabolismu, což s sebou nese zvýšené nároky na energetický příjem (Thomson et al. 1998).

Inkubační perioda (IP) je doba, po kterou se vyvíjí embryo. Experimenty s výměnou vajec mezi hnízdy ukázaly, že délka IP je z velké části dána prostředím, nejen geneticky (Martin et al. 2007, Husby et al. 2012), a rodiče tak můžou svým inkubačním chováním účelně ovlivnit rychlost vývoje embrya. Aktivně rodiče ovlivní trvání IP například délkou inkubačních směn a mezisměn (Conway & Martin 2000). Vnější faktory, které ovlivňují délku IP, jsou například teplota okolí a riziko predace; při vyšší okolní teplotě jsou sníženy energetické výdaje, inkubující jedinec proto může mít delší inkubační směny, ale zároveň i mezisměny, jelikož nehrozí, že snůška bude rychle podchlazena vlivem nepříznivých podmínek (Conway & Martin

2000). Vysoké riziko predace snůšky podmiňuje dlouhé směny i mezisměny, vysvětlováno je to tím, že tento inkubační rytmus minimalizuje pohyb u hnízda a riziko prozrazení hnízda (Conway & Martin 2000, Matysioková & Remeš 2018).

Déle inkubovaná vejce jsou déle pod rizikem predace (Martin & Schwabl 2008), není to však jediný faktor určující délku IP, proto vysoké riziko predace snůšky automaticky neznamená, že druh má krátkou IP a naopak (Martin & Schwabl 2008). Byla podpořena hypotéza o významném vlivu mortality dospělců (Martin & Schwabl 2008, Martin et al. 2015). Při nízké mortalitě dospělců nemusí rodiče investovat tolik času do současného hnízdění (mají šance na další hnízdění), což se projeví kratšími směny a delšími mezisměny na hnízdě, a to má za následek delší vývoj embrya a delší IP (Martin 2002). Podle jiné hypotézy vysoká mortalita mláďat snižuje šance na vyvedení snůšky, rodiče pak raději investují do údržby vlastního těla čímž zvýší pravděpodobnost přežití do dalšího hnízdění (Martin et al. 2015). Jiná práce však ukazuje, že vysoká mláděcí mortalita selektuje rychlejší vývoj mláďat, kratší IP tak najdeme u druhů s vysokou mláděcí mortalitou (Remeš 2007).

1.3 Role samce během hnízdění u pěvců

Samci pěvců většinou pečují o potomky s menším úsilím než samice; na rozdíl od samic nemají jistotu toho, že pečují o mláďata, která mají jejich geny (Queller 1997). Tuto myšlenku podpořilo významné zjištění, že bezvýhradnou genetickou monogamii nenajdeme u většiny ptáčích druhů (Griffith et al. 2002). Samci čelí konfliktu mezi alokací času a energie do rodičovské péče, hledání mimopárových kopulací a péče o sebe samého (údržba těla); poměr mezi těmito faktory je dán evolučně (nepodléhá změnám při měnících se podmínkách během jednoho hnízdění), nebo se může měnit podle aktuálních podmínek (např. dostupnost fertálních samic nebo predační tlak, Magrath & Komdeur 2003). Avšak kvalitní samci mohou poskytovat stále množství rodičovské péče (např. krmení mláďat), i když dají více energie do získávání mimopárových kopulací (Magrath & Komdeur 2003). I přesto se samci podílí na péči o mladá během všech fází hnízdění: od stavby hnízda až po krmení, provázení a obranu mláďat, která již vyletěla z hnízda. Péči samce můžeme rozdělit na přímou a nepřímou nebo také podle fáze hnízdění. Přímá péče zahrnuje inkubaci vajec, zahřívání mláďat, jejich krmení a doprovázení. Nepřímá péče zahrnuje pomoc samicí a konstrukci hnízda; přehled všech typů otcovské péče ukazuje Tabulka č. 1.

Tabulka č. 1: Přehled typů chování, kterým samci pomáhají samicím při hníždění a kterým se podílí při péči o mláďata.

Fáze	Pomoc samicí	Péče o mláďata
<i>Před inkubací</i>	Zásnubní krmení Doprovázení	Stavba hnízda Chránění hnízda
<i>Během inkubace</i>	Inkubační krmení Doprovázení	Inkubace vajec Chránění hnízda
<i>Po inkubaci</i>	-	Krmení mláďat Zahřívání mláďat Doprovázení

1.3.1 Inkubační krmení

Matysioková (2010) uvádí, že inkubační krmení (IK) je chování, kdy samec krmí samici během inkubace. Nutriční hypotéza nebo také hyp. samičí výživy zdůrazňuje energetické nároky inkubace a považuje IK za důležitý zdroj energetických zisků pro samici (Royama 1966). IK představuje uvolnění pro samici během náročné fáze inkubace a je také prostředkem ke zvýšení hnízdního úspěchu (Galván & Sanz 2011, Matysioková & Remeš 2014).

Důležitou charakteristikou prostředí, na které IK reaguje, je teplota okolí. Při nižších teplotách prostředí se zvyšuje úroveň IK (Nilsson & Smith 1988, Amininasab et al. 2017). Při poklesu teploty jsou zvýšeny energetické výdaje samice, je tedy možné, že samice komunikuje samci své potřeby a samec zvýší intenzitu IK ne v reakci na změnu podmínek, ale v reakci na chování samice. Jiné vztahy byly nalezeny pro vlastnosti IK na jižní a severní polokouli. Zatímco na jižní polokouli (Austrálie a Nový Zéland) predace hnízd korelovala pozitivně s úrovní IK, u druhů na severní polokouli (Severní Amerika) bylo IK s rostoucím rizikem predace méně časté (Matysioková et al. 2011). V mezidruhovém srovnání mají druhy s IK větší snůšky (Galván & Sanz 2011), avšak inkubace a IK jsou započaty až po naklazení vajec, IK tedy nemůže mít vliv na velikost snůšky během jednoho hnízdního pokusu (pokud je to první pokus daného páru a samice nemá zkušenost s chováním samce během inkubace) a tento vztah platí i opačně, velikost snůšky nemusí mít vliv na intenzitu IK (Amininasab et al. 2017).

Mezi významné efekty IK patří zvýšení času, který samice může strávit na hníždě (*nest attentiveness*, Matysioková & Remeš 2014); když jsou vejce zahřívána intenzivněji, může dojít ke zkrácení inkubační periody (Lifjeld & Slagsvold 1986, Nilsson & Smith 1988), a to znamená

snížení rizika predace snůšky. Druhy s IK mají větší snůšky a vyšší podíl vylíhnutých mlád'at (Galván & Sanz 2011). Kratší IP společně s vyšším počtem mlád'at zvyšují naději na vyšší hnízdní úspěch.

1.3.2 Samčí inkubace vajec

Stejně jako inkubační krmení (viz výše) i inkubace samcem (SI) představuje jak pomoc samici, tak potenciální prostředek zvýšení hnízdního úspěchu. Intenzita SI se mění v závislosti na vlastnostech prostředí i při změnách sociálního prostředí (Kleindorfer et al. 1995, Magrath & Elgar 1997).

Významným způsobem souvisí SI se synchronností hnízdění. Pokud je hnízdění párů v populaci asynchronní, samice v populaci nejsou fertlní v jeden čas, šance nalézt fertlní samici klesá a samci se více věnují inkubaci (Magrath & Elgar 1997, Morton et al. 1998). V tomto případě je možné, že samicím se nepodaří najít tolik mimopárových kopulací a samci pak jsou genetickými otci většího počtu mlád'at ve snůšce, a proto je SI intenzivnější. Z tohoto úhlu pohledu se na tento vztah podívali Matysioková a Remeš (2013). Zaměřili se na otcovství samců a zjistili, že samci druhů, kde byli otci většího procenta vajec ve snůšce, inkubovali více než partneři u druhů, kde jsou samice méně věrné.

Pozitivními efekty, které SI má na průběh hnízdění, jsou snížená predace snůšek (Morton et al. 1998) a kratší IP (Kleindorfer et al. 1995, Reid et al. 2002). Pro samici představuje SI významnou pomoc, protože čím delší dobu stráví samec na vejcích, tím více času má samice na péči o sebe sama, která je velmi důležitá během energeticky náročné inkubace (Kleindorfer et al. 1995, Morton et al. 1998, Reid et al. 2002, Matysioková & Remeš 2014). Někteří samci nejsou schopni vejce účinně inkubovat a jejich inkubační směny slouží jako prostředek zpomalení klesání teploty vajec, když je samice mimo hnízdo (Voss et al. 2008).

SI odpovídá na změny prostředí, nízké okolní teploty podmiňují vyšší intenzitu SI a rychlejší výměny partnerů na hnízdě (Kleindorfer et al. 1995, Kleindorfer & Hoi 1997). Podle hypotézy vydírání (*blackmail hyp.*) je samec manipulován samicí k inkubaci, na což ukazuje zjištění, že zbarvení vajec v čeledi drozdcovití (*Mimidae*) pozitivně koreluje s mírou samčí inkubace (Hanley et al. 2010, Hanley 2013). Podle této teorie samice produkuje výrazná vejce, aby donutila samce k zasednutí na vejce během inkubace, a on tak zabránil vizuální detekci vajec predátory či hnízdními parazity.

1.4 Evoluce rodičovského chování u ptáků

Stále nevyřešenou otázkou týkající se původu rodičovské péče u ptáků je, zda původní péče byla biparentální, nebo uniparentální (Varricchio & Smith 2016). Rozřešení této otázky je ztíženo faktem, že o inkubačním chování ptačích předků nemáme žádný konkrétní důkaz (Deeming 2002).

Pokud chceme zjistit, jakou rodičovskou péči (a zda vůbec) vykazovali předci ptáků, můžeme se podívat na známé fylogenetické rekonstrukce, ze kterých společně se známou péčí žijících taxonů můžeme usoudit na pravděpodobnou péči jejich předků. Fylogenetická analýza plazů, ptáků a savců (Tullberg et al. 2002) neodhalila jednoznačně původní rodičovskou péči pro předka ptáků, nicméně společný předek ptáků a krokodýlů vykazoval nejspíše pouze samičí péči. Pokud chceme zjistit, proč mají různé druhy rozdílnou rodičovskou péči, můžeme porovnat například vlastnosti prostředí, ve kterém žijí, vlastnosti sociálního prostředí a vliv pohlavního výběru. Analýza vlivu těchto faktorů na komponenty rodičovské péče mezi ptačími druhy různých čeledí odhalila, že pouze sociální prostředí a pohlavní výběr ovlivňují stupeň kooperace pohlaví během rodičovské péče (Remeš et al. 2015).

Vznik určitého typu rodičovské péče a její přechody mezi uniparentální samčí, uniparentální samičí a biparentální péčí na evoluční škále mohou být způsobeny rozdílnými faktory životních historií pro obě pohlaví, především rozdílnou mortalitou dospělců (Klug et al. 2013a,b). Predace a okolní teplota jsou faktory, které ovlivňují rodičovskou péči nejen okamžitě, ale též na evoluční škále; tyto faktory usměrnily evoluci inkubačního chování pěvců, a to tak, že delší inkubační směny a zároveň mezisměny najdeme u druhů, které mají během inkubace vyšší okolní teploty a vyšší riziko predace snůšky (Conway & Martin 2000, Matysioková & Remeš 2018).

1.5 Úkoly a hypotézy

Ve své práci se snažím detekovat faktory, které směřovaly evoluci otcovské péče a utvořily dnešní podobu inkubačních strategií pěvců. Dále se pokusím o rekonstrukci typu otcovské péče u předka všech pěvců. K tomu použiji rozsáhlý datový soubor obsahující všechny pěvce (5965 druhů, podle seznamu BLI verze 8, Birdlife International 2015) a volně dostupnou fylogenetickou hypotézu příbuznosti pěvců (<http://birdtree.org>, Jetz et al. 2012). Součástí mé práce je také odhad přechodových pravděpodobností mezi nejčastějšími typy rodičovské péče pěvců.

Konkrétně testuji tyto hypotézy:

- Rostlinná strava je chudá na výživné látky. Předpokládám, že samci herbivorních druhů častěji krmí své partnerky během inkubace nebo pomáhají s inkubací, aby jí poskytli přímo energii nebo čas k doplnění energie bez ohrožení snůšky;
- Otevřené hnízdo je pod vyšším predáčním tlakem než hnízda uzavřená a pro rodiče může být důležité snížit pohyb u otevřeného hnízda, aby nedošlo k jeho prozrazení. Na základě tohoto očekávám, že u druhů s otevřeným hnízdem bude nižší výskyt inkubačního krmení;
- Náročnost hnízdění stoupá s velikostí snůšky a delší inkubační periodou. Očekávám tedy, že více pomoci při inkubaci získávají samice druhů, které mají v tomto ohledu větší nároky hnízdění;
- Pokud pohlavní výběr působí silněji na samce, samci se místo rodičovské péče věnují hledání mimopárových kopulací nebo získávání dalších partnerek. Předpokládám, že více pomoci od samce během inkubace získávají samice druhů, které jsou sociálně monogamní, a druhů, které mají relativně nízkou úroveň dimorfismu pohlaví.

2 Metody

Všechna data pro svůj datový soubor jsem získala z tištěné literatury a zdrojů dostupných online. Shromažďovala jsem informace týkající se rodičovské péče během inkubace u všech druhů pěvců (tj. 5965 druhů podle seznamu BLI verze 8, Birdlife International 2015). Jsou to informace o párovacím (*mating*) a sociálním (*social*) systému, hmotnosti jedinců, potravě a hnízdní ekologii, tj. typ hnízda, velikost snůšky, inkubující jedinci, (ne)přítomnost inkubačního krmění, délka inkubační periody a dimorfismus jedinců.

Základními zdroji byly monografie a kompendia zaměřené buď na určitý taxon nebo region; jejich seznam se nachází v Příloze č. 1. Informace o druzích ze seznamu BLI ver. 8 (Birdlife International 2015), které se neobjevily v žádné monografii, jsem vyhledala v HBW Online (Del Hoyo et al. 2015). Mnoho druhů se vyskytuje ve více regionech, hodnoty spojených proměnných jsem tedy zprůměrovala tak, aby se každý druh nacházel v mém datovém souboru právě jednou.

Data

Párovací (*mating*) systém dělím na monogamii, polygamii a druhy, které mají leky. Polygamní párovací systém dále dělím na polygynii (jeden samec hnízdí s více samicemi), polyandrii (jedna samice hnízdí s více samci) a polygynandrii (tzn. že se vyskytují v populacích jednoho druhu jak polygynní samci, tak polyandriní samice). V literatuře se převážně uvádí procento jedinců nebo populací, které je polygamní; jako hranici mezi monogamií a polygamií jsem určila 15 %. Lek (tokaniště) je místo, kde se v hnízdním období seskupují samci a prezentují se přichozím samicím; typicky se jeden samec páří s více samicemi a o snůšku pak pečuje pouze samice. Polygynandriní druhy a druhy s leky jsem v analýzách zařadila mezi polygynní druhy.

Informace o **sociálním (*social*) systému** jsem získala z práce Cockburn (2006). Sociální systém vyjadřuje, kolik jedinců pečuje o snůšku. Kategorie sociálního systému pěvců jsou: pečuje pouze samice; pečuje pár; kooperativní hnízdění (pečuje víc jedinců než jen rodičovský pár); skupinové hnízdění (více párů hnízdí pohromadě, ale o snůšku pečují pouze rodiče) a konečně hnízdní paraziti (u hnízdních parazitů rodičovská péče není vyvinuta, samice klade vejce do hnízd jiných druhů). Cockburn (2006) rozlišuje po metodické stránce známý (*known*) a odvozený (*inferred*) sociální systém. Já jsem použila odvozený systém pro ty druhy, u kterých známý není k dispozici. U některých druhů se pouze předpokládá kooperativní hnízdění; já tyto druhy označuji jako kooperativně hnízdící. Sociální systém používám v některých případech k určení inkubační strategie (viz dále).

Základní rozdělení **typů hnízda** je otevřené/uzavřené. Podle popisů v literatuře bylo občas obtížné rozhodnout, jestli je hnízdo uzavřené. Hnízda jsou popisována jako *partially*

domed, nebo je hnízdo sice otevřené, ale velmi dobře skryto ve vegetaci, případně je u téhož druhu někdy otevřené a někdy uzavřené. V případě nejasných informací jsem konzultovala HBW online (Del Hoyo et al. 2015); tam, kde typ hnízda zůstával nadále nejasný, jsem rozhodla tak, aby u všech druhů, jejichž hnízdo bylo popsáno stejně, byl i typ hnízda stejný.

Dále jsem zaznamenala **velikost snůšky** (počet vajec) a **délku inkubační periody** (dny). Pro určení převládajícího **typu potravy** jsem oskórovala těchto sedm kategorií: *Semena, ovoce, části květů, jiné části rostlin, bezobratlí, obratlovci a jiné zdroje*. Mezi *jiné zdroje* řadím lidské jídlo a odpady, hmyzí produkty (medovice), ptačí vejce, zvířecí zdechliny a houby. Přiřazovala jsem skóre od 0 do 5 tak, aby součet skóre všech kategorií pro jeden druh byl 5. Druhy tak dělím podle převládajícího typu potravy na herbivory (živí se částmi rostlin, součet skóre všech rostlinných částí větší než 3), karnivory (konzumují bezobratlé a obratlovce, součet skóre kategorií *bezobratlí* a *obratlovci* větší než 3) a omnivory (v literatuře bylo uvedeno omnivor, nebo poměr skóre rostlinná:živočišná strava je 2:3 až 3:2 a u druhů, které využívají i *jiné zdroje*, je skóre rostlinné i živočišné stravy menší než 3).

Další proměnnou je **inkubující pohlaví**; její kategorie jsou samice/samec/obě pohlaví (biparentální)/více jedinců. Inkubující pohlaví jsem mohla dodatečně odvodit – když Cockburn (2006) uvádí u druhu pouze samičí péči, je jasné, že inkubuje pouze samice. Původní slovní popisy podílu pohlaví na inkubaci uváděné v literatuře, které jsem použila k přiřazení ke třem konečným kategoriím inkubace, uvádím v Tabulce č. 2.

Inkubační krmení (IK) považuji za přítomné tehdy, pokud o něm existuje v literatuře alespoň jeden doklad. Pokud je naopak u druhu jediná informace ta, že samec samici během inkubace nekrmí, považuji IK u druhu za nepřítomné. Nepřítomnost IK jsem mohla dodatečně odvodit, když Cockburn (2006) uvádí u druhu pouze samičí péči – když samec není během hnízdění přítomen, nemůže samici krmit. Pokud se ví, že má druh biparentální inkubaci, ale není informace o IK, odvodila jsem, že IK není přítomno. Jsou sice druhy, kde inkubují oba rodiče a zároveň samec krmí samici, ale já dávám větší váhu tomu, že samec inkubuje, a dávám těmto druhům inkubační strategii biparentální (**B**, viz dále).

Primárním zdrojem **tělesných hmotností** (gramy) druhů je pro region Severní Ameriky online verze BNA (Rodewald 2015), pro ostatní to je CRC Handbook of avian body masses (Dunning 2008); hmotnosti druhů, které v tomto zdroji nejsou, jsem dohledala v příslušných monografiích, v práci Lislewand et al. (2007), nebo na HBW online (Del Hoyo et al. 2015). Následně jsem vypočítala **váhový poměr pohlaví** podle vzorce $\text{dimorfismus} = \log(\text{hmotnost samce} / \text{hmotnost samice})$.

Každý druh, pro který existují požadované informace, je zařazen ve výsledném datovém souboru a má přiřazenu svou **INKUBAČNÍ STRATEGII (IS)**. IS jsem určila jako kombinaci sociálního systému, inkubujícího pohlaví a (ne)přítomnosti IK. Nejdříve jsem podle sociálního

systému určila, zda je samec při výchově přítomen, nebo ne. Tam, kde je přítomen, jsem rozlišila, zda inkubuje, nebo ne. Tam, kde samec neinkubuje, jsem rozlišila, zda samici krmí, nebo nekrmí. Kategorie IS jsou následující:

- během celého hnízdění pečuje o snůšku pouze samice (a tedy i inkubuje sama) – **S**;
- inkubuje jen samice, samec je přítomen a nekrmí ji (případně inkubuje i samec, ale samice vždy větším dílem, viz Tabulka č. 2) – **S-~~IK~~**;
- samec je přítomen (opět může inkubovat, ale menším dílem než samice) a samici krmí – **IF**
- inkubuje samec – **M**;
- inkubují oba rodiče – **B**;
- inkubují i jedinci mimo rodičovský pár – **G**;
- hnízdí parazitě – **P**.

Tabulka č. 2: Kategorie inkubace a slovní popisy, které jsem jim přiřadila při určování inkubujícího pohlaví.

Inkubace	Slovní popis
<i>Uniparentální samičí</i>	F incubates Mainly F Probably F Probably/possibly/perhaps/maybe B F, rarely B F, occasionally B F, sometimes B B in captivity and F in wild F or B
<i>Biparentální</i>	B or F B B, occasionally only M
<i>Uniparentální samčí</i>	'M typically taking greater share'

F = female (samice), B = both sexes (obě pohlaví), M = male (samec)

Druhy s biparentální inkubací jsem automaticky označila jako **B** a druhy se skupinovou inkubací jako **G**, i když se u nich vyskytuje **IK** (více cením pomoc samce a jiných jedinců v podobě inkubace, než když krmí samici).

Kde nebyla informace o inkubaci, ale Cockburn (2006) uvádí sociální systém 'female only' (f), bylo jasné, že celou péči o snůšku obstarává jen samice, a tedy IS je **S**. Pro potřeby analýzy jsem vytvořila z kategorií **S** a **S-IK** jednu IS, která vyjadřuje, že samice inkubuje a není krmena samcem; tuto kategorii značím **F**. Jen u jednoho druhu inkubuje samec větším dílem než samice (kategorie **M**), proto jsem tento druh zahrnula do kategorie **B**. Ve výsledku jsem tedy pracovala s kategoriemi **F** (původní **S** a **S-IK**), **IF**, **B** (původní **B** a **M**), **G** a **P**.

Analýza dat

Analyzovala jsem vztah inkubačních strategií a těchto proměnných: párovací systém, potrava, typ hnízda (vše proměnné kategorické); velikost snůšky (proměnná diskretní); délka inkubační periody a pohlavní dimorfismus (proměnné spojité). Z analýzy jsem z důvodu nízké početnosti vyloučila druhy se strategiemi **G** (27 druhů) a **P** (24). Analyzovala jsem celkem 2218 druhů se známými IS. Všechny analýzy jsem provedla v programu R (R Core Team 2017) za použití těchto knihoven: nnet (Venables & Ripley 2002), effects (Fox 2003), diversitree (FitzJohn 2012), ape (Paradis & Schliep 2019) a phytools (Revell 2012).

Multinomiální logistická regrese

– R knihovna nnet (Venables & Ripley 2002), funkce *multinom*

– vizualizace vlivu prediktorů na IS pěvců: R knihovna effects (Fox 2003), funkce *predictorEffects*

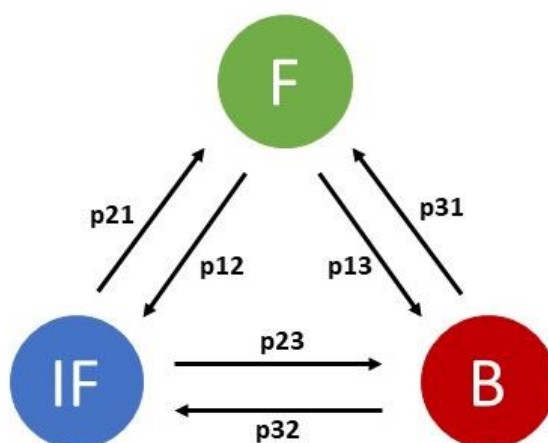
Multinomiální logistická regrese odhaduje vztah mezi kategorickou nebo kontinuální nezávislou proměnnou a vícestavovou kategorickou závislou proměnnou. Vytvořila jsem dva modely k určení vlivu prediktorů na inkubační strategie (IS) pěvců. Hladiny závislé proměnné IS byly: samičí inkubace bez inkubačního krmení – **F**, samičí inkubace s inkubačním krmením – **IF** a biparentální inkubace – **B**. V prvním modelu jsem testovala vliv znaků životních historií – potrava (hladiny *herbivor*, *karnivor*, *omnivor*), hnízdo (*otevřené* a *zavřené*), velikost snůšky a délka inkubační periody. Druhý model testuje vliv prediktorů, které vyjadřují sílu pohlavního výběru – párovací systém (hladiny *monogamie* a *polygynie*) a pohlavní dimorfismus. Třetí model, který odhaduje vliv všech výše uvedených prediktorů na IS pěvců, je vytvořen z nejmenšího vzorku druhů, protože čím více prediktorů do modelu vstupuje, tím více druhů z analýzy vypadne (díky chybějícím hodnotám některých znaků u některých druhů). Modely 1 a 2 jsem otestovala také na vzorku druhů vstupujících do modelu 3, abych ověřila jejich robustnost vůči výběru druhů. Hodnoty proměnných velikost snůšky a délka inkubační periody byly před analýzami transformovány odmocněním, resp. zlogaritmováním. Analýzy jsem provedla bez zohlednění fylogenetických vztahů mezi druhy. Při testování modelů jsem se řídila volně dostupným on-line postupem (Blissett 2017).

Přechodové pravděpodobnosti

– R knihovna `diversitree` (FitzJohn 2012), funkce `make.mkn` a `find.mle`

Přechodové pravděpodobnosti vyjadřují, s jakou pravděpodobností docházelo během evoluce pěvců k přechodům mezi nejčastějšími typy rodičovské péče. Vytvořila jsem 5 biologicky přijatelných modelů, jejichž relativní kvalitu jsem následně srovnala podle jejich AIC (Akaikeho informační kritérium). Odhadovala jsem pravděpodobnosti přechodu mezi třemi typy rodičovské péče během inkubace (viz Obrázek č. 1). První model je bez předem daných omezení, ostatní jsou s různými omezeními pro některé hodnoty přechodových pravděpodobností:

- model A – Hodnoty přechodových pravděpodobností jsou bez omezení (mohou nabývat libovolných hodnot);
- model B – Oba přechody mezi dvojicemi stavů jsou stejné (omezení $p_{12}=p_{21}$, $p_{13}=p_{31}$, $p_{23}=p_{32}$);
- model C – Je stejná pravděpodobnost, že strategie F (samičí inkubace bez inkubačního krmení) se změní na IF (samičí inkubace s inkubačním krmením) nebo na B (biparentální inkubace, omezení $p_{12}=p_{13}$);
- model D – Přechod z F na B jen přes IF s tím, že strategie B se může vrátit na původní F přímo nebo přes IF (omezení $p_{13}=0$);
- model E – Přechod z F na B jen přes IF s tím, že strategie B se může vrátit na F jen přes IF (omezení $p_{13}=0$, $p_{31}=0$).



Obrázek č. 1: Obecné schéma přechodových pravděpodobností mezi třemi nejčastějšími typy rodičovské péče během inkubace u pěvců.

Ancestrální rekonstrukce

– R knihovna phytools (Revell 2012), funkce *rerootingMethod*

Pomocí ancestrální rekonstrukce jsem určila nejpravděpodobnější typ rodičovské péče předků dnešních pěvců a společného předka všech pěvců. Ancestrální rekonstrukci jsem provedla na konsenzuálním stromu vytvořeném ze vzorku 500 fylogenetických stromů (verze Stage2_MayrAll_Hackett_decisive), které jsem získala z <http://birdtree.org> (Jetz et al. 2012), za použití přístupu maximální věrohodnosti. Relativně nejlepším modelem při odhadování přechodových pravděpodobností byl první obecný model s různými hodnotami pravděpodobností (model A, viz výše), proto jsem ancestrální rekonstrukci provedla za užití tohoto modelu (ve funkci pro odhad ancestrálních stavů je označován jako ARD, *All Rates Different*).

3 Výsledky

Datový soubor

Při vytváření datového souboru jsem se řídila seznamem druhů BLI ver. 8 (Birdlife International 2015), který obsahuje 5965 druhů pěvců. Podařilo se mi nalézt dostatek informací k určení inkubační strategie u 2269 (37 %) druhů (viz Tabulka č. 3). V Příloze č. 2 uvádím přehled všech proměnných užitých v analýzách a počty druhů, u kterých jsem našla informace o daných proměnných.

Tabulka č. 3: Přehled inkubačních strategií pěvců.

Inkubační strategie	Značka	Počet druhů
Inkubují oba rodičové	B	829
Inkubuje samice nekrmená samcem	S-IK	641
Inkubuje samice krmená samcem	IF	465
O celou snůšku pečuje pouze samice	S	282
Inkubují více než dva jedinci	G	27
Hnízdní parazité	P	24
Inkubuje samec	M	1
Celkem určeno	-	2269
Neurčeno	-	3696
Celkem druhů	-	5965

V analýzách jsem dále pracovala pouze s 2218 druhy, které mají jednu ze tří nejčastějších IS: inkubuje samice a není krmena samcem (**F**; původní strategie S a S-IK) – 923 druhy; inkubuje samice krmená samcem (**IF**) – 465 druhů a inkubují oba rodičové (**B**; původní strategie B a M) – 830 druhů.

Multinomiální logistická regrese

– Vliv znaků životních historií na inkubační strategie (IS) pěvců (viz Tabulka č. 4, Obrázek č. 2):

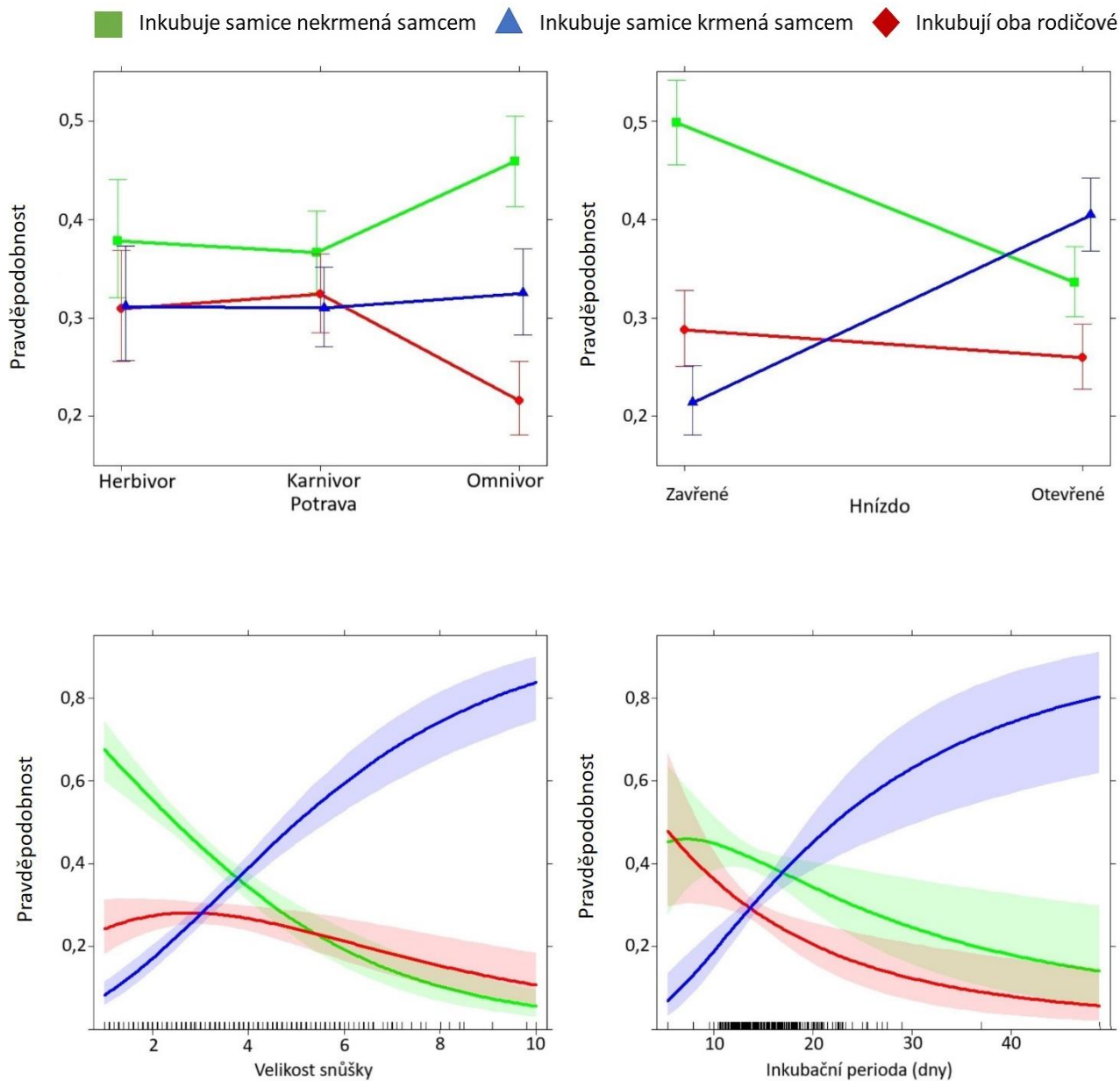
Omnivorní strava má významný vliv na snížení pravděpodobnosti výskytu IS biparentální inkubace (**B**) vůči IS inkubuje samice nekrmená samcem (**F**). Druhy s otevřeným hnízdem mají vůči strategii **F** vyšší pravděpodobnost výskytu strategií **B** i strategie, kdy inkubuje samice krmená samcem (**IF**). S rostoucí velikostí snůšky významně klesá pravděpodobnost výskytu strategie **F** vůči oběma zbývajícím strategiím. S rostoucí délkou inkubační periody významně roste pravděpodobnost výskytu strategie **IF** vůči **F**.

Tabulka č. 4: Vliv potravy, typu hnízda, velikosti snůšky a délky inkubační periody na inkubační strategie pěvců (N = 1355).

Prediktor	B/F				IF/F			
	$\log\left(\frac{P(B)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(B)}{P(F)}$	z	P	$\log\left(\frac{P(IF)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(IF)}{P(F)}$	z	P
Intercept	-0,62 (1,38)	0,54	-	-	-9,31 (1,37)	<0,01	-	-
Potrava								
<i>karnivor</i>	0,08 (0,18)	1,08	0,43	0,668	0,03 (0,19)	1,03	0,14	0,888
<i>omnivor</i>	-0,55 (0,19)	0,58	-2,93	0,003	-0,15 (0,19)	0,86	-0,80	0,423
Hnízdo								
<i>otevřené</i>	0,29 (0,14)	1,34	2,05	0,040	1,03 (0,15)	2,81	6,97	<0,001
sqrt(Snůška)	0,78 (0,23)	2,17	3,31	<0,001	2,22 (0,23)	9,24	9,58	<0,001
log10(IP)	-1,00 (0,99)	0,37	-1,02	0,308	3,80 (0,95)	44,63	3,98	<0,001

Uvedeny jsou původní koeficienty rovnice multinomiální logistické regrese se středními chybami průměru, poměr šancí, výsledky z-testu a P-hodnoty. F = inkubuje samice a během inkubace není krmena samcem, IF = inkubuje samice krmena samcem, B = inkubují oba rodičové, IP = délka inkubační periody. Referenční kategorie: IS – F, potrava – *herbivor*, hnízdo – *uzavřené*. Sqrt (tj. odmocnina) a log10 (tj. dekadický logaritmus) značí provedené transformace proměnných.

Inkubační strategie



Obrázek č. 2: Vlivy jednotlivých znaků životních historií na pravděpodobnost výskytu inkubačních strategií pěvců (N = 1355). Zobrazeny jsou střední chyby průměru, nebo 95% konfidenční intervaly.

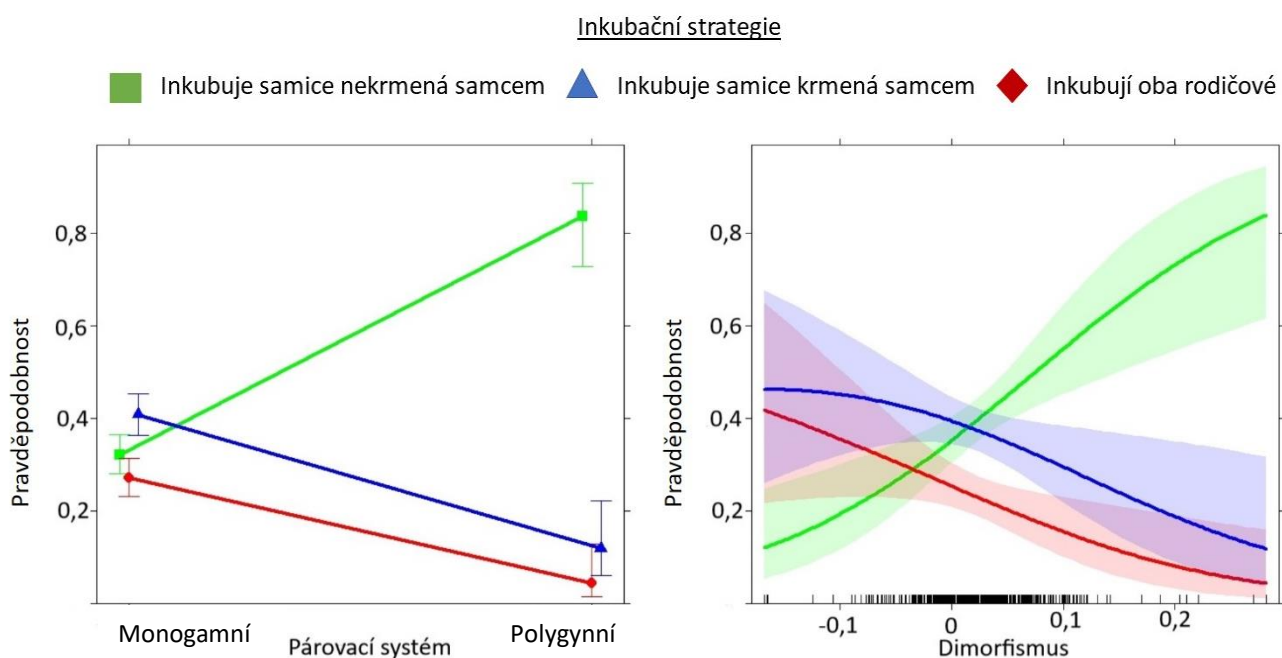
– Vliv proměnných vyjadřujících sílu působení pohlavního výběru na IS pěvců (viz Tabulka č. 5, Obrázek č. 3).

Polygynní párovací systém i rostoucí míra dimorfismu pohlaví významně zvyšují pravděpodobnost výskytu inkubační strategie **F**, jak ve srovnání se strategií **B**, tak i **IF**.

Tabulka č. 5: Vliv párovacího systému a pohlavního dimorfismu na inkubační strategie pěvců (N = 1151).

Prediktor	B/F				IF/F			
	$\log\left(\frac{P(B)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(B)}{P(F)}$	z	P	$\log\left(\frac{P(IF)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(IF)}{P(F)}$	z	P
Intercept	0,05 (0,13)	1,05	-	-	0,41 (0,12)	1,51	-	-
Párovací s.								
<i>polygynní</i>	-2,78 (0,61)	0,06	-4,56	<0,001	-2,19 (0,4)	0,11	-5,52	<0,001
Dimorfismus	-9,38 (2,87)	<0,01	-3,26	0,001	-7,36 (2,49)	<0,01	-2,96	0,003

Uvedeny jsou původní koeficienty rovnice multinomiální logistické regrese se středními chybami průměru, poměr šancí, výsledky z-testu a P-hodnoty. F = inkubuje samice a během inkubace není krmena samcem, IF = inkubuje samice krmena samcem, B = inkubují oba rodičové. Referenční kategorie: IS – F, párovací systém – *monogamní*.



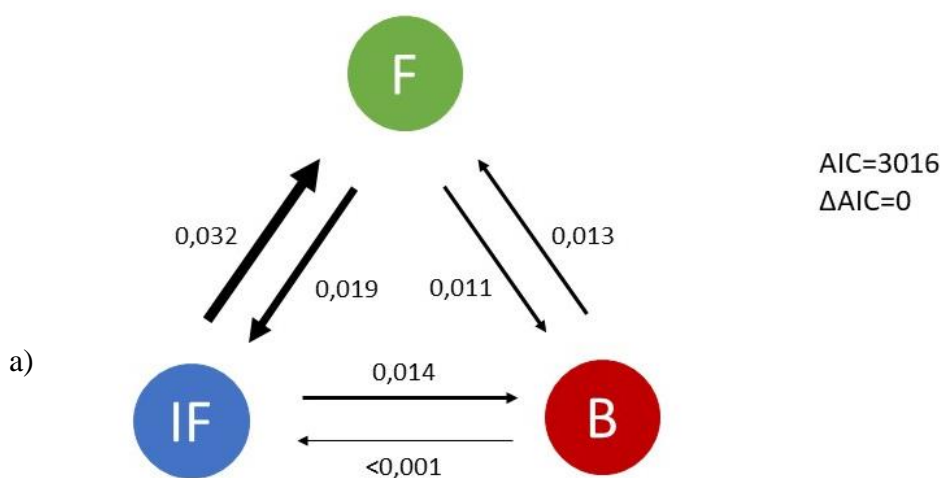
Obrázek č. 3: Vlivy znaků vyjadřujících sílu působení pohlavního výběru na pravděpodobnost výskytu inkubačních strategií pěvců (N = 1151). Zobrazeny jsou střední chyby průměru, nebo 95% konfidenční intervaly.

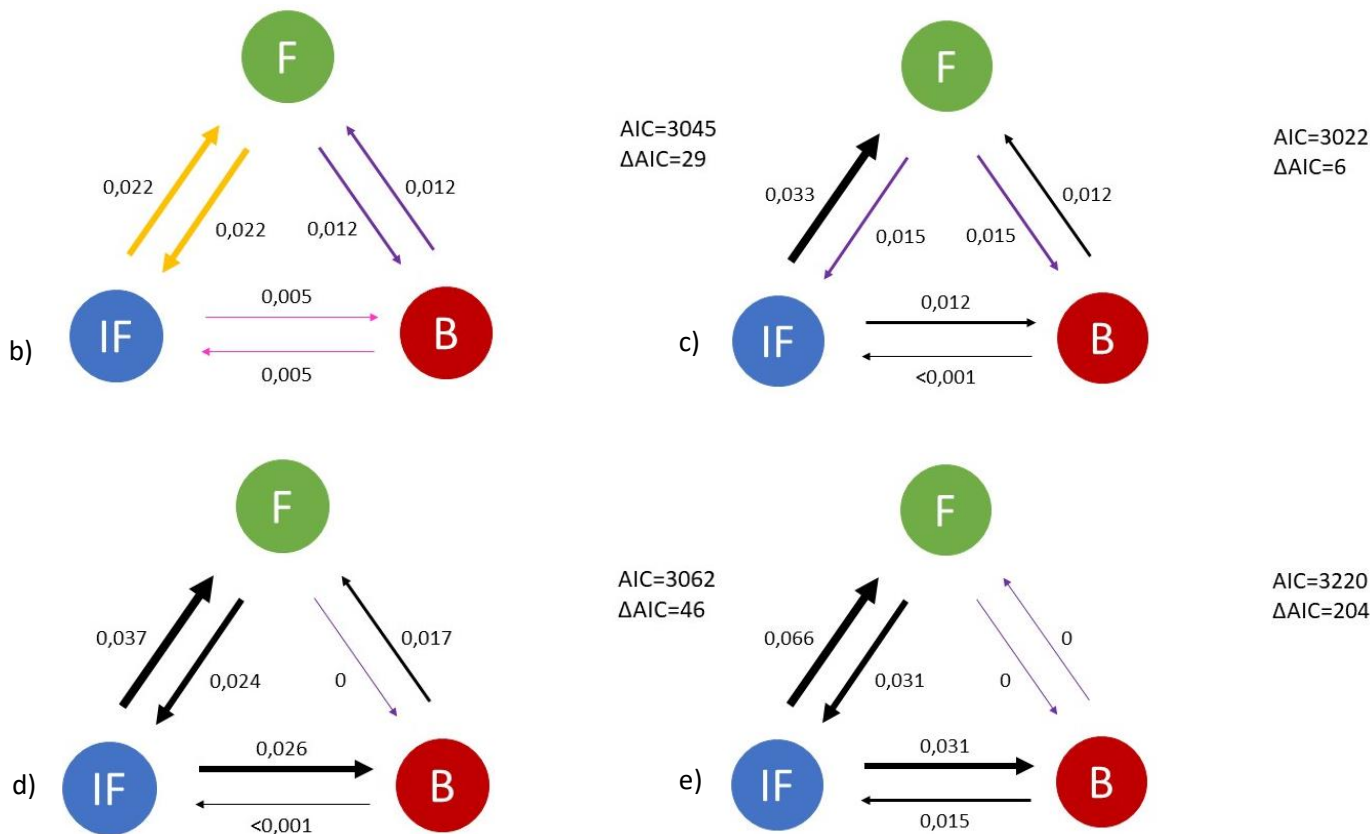
– Vliv všech proměnných na IS pěvců:

Vytvořila jsem také celkový model odhadující vliv všech prediktorů na IS pěvců (viz Příloha č. 3). Oproti dvěma výše uvedeným modelům došlo ve třech případech ke ztrátě signifikance (*omnivorní* potrava, *otevřené* hnízdo, velikost snůšky). Dva výše uvedené modely jsem otestovala také na vzorku druhů, které vstupovaly do celkového modelu, abych ověřila jejich robustnost vůči datovému souboru (viz Příloha č. 4). U prvního modelu došlo ve dvou případech (*omnivorní* potrava a *otevřené* hnízdo) ke ztrátě signifikance oproti původnímu modelu, výsledky druhého modelu oproti tomu původnímu zůstaly nezměněny.

Přechodové pravděpodobnosti

Vytvořila jsem 5 modelů, jejichž relativní podporu jsem následně porovnála pomocí AIC (Akaikeho informační kritérium). Nejvyšší podporu (tj. nejnižší AIC) získal model s libovolnými hodnotami přechodových pravděpodobností (viz Obrázek č. 4a). Podle tohoto modelu docházelo nejčastěji během evoluce pěvců ke ztrátě pomoci samce ve formě inkubačního krmení, tedy k přechodu ze strategie inkubuje samice krmená samcem (**IF**) na strategii inkubuje samice nekrmená samcem (**F**). Pokud přestal samec pomáhat samici s inkubací (strategie **B**), častěji docházelo k celkové ztrátě samčí pomoci (vznik strategie **F**), než k přechodu na strategii **IF**. Ke vzniku samčí spolupráce během inkubace docházelo během evoluce pěvců častěji přechodem z **F** na **IF**, než přímým přechodem z **F** na **B**.



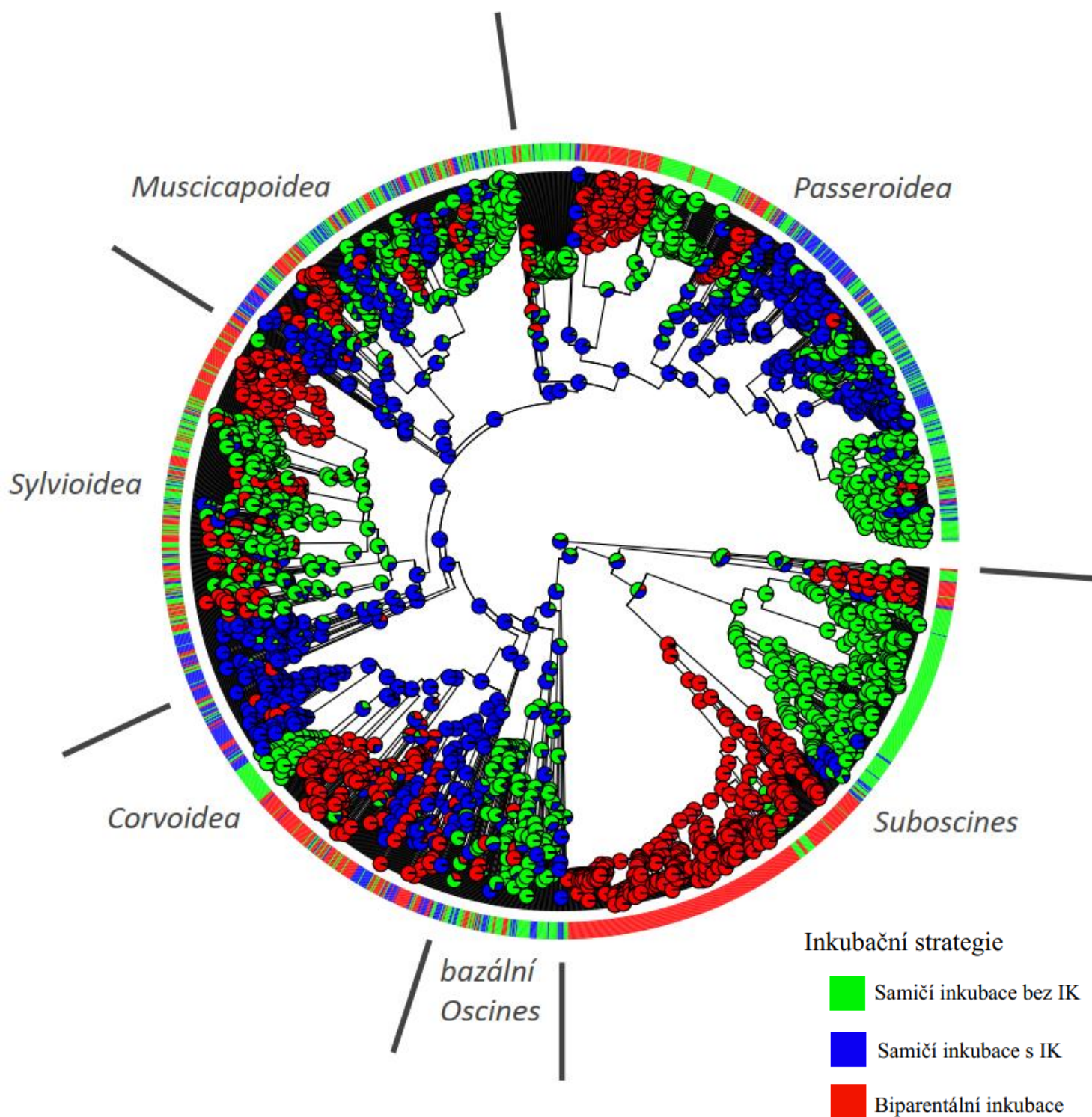


Obrázek č. 4: a) Model přechodových pravděpodobností nejlépe popisující změny v evoluci rodičovské péče během inkubace u pěvců; b) – e) Ostatní navržené modely s různými předem danými omezeními, která jsou v obrázcích vyznačena jako barevné šipky (stejná barva šipek znamená, že hodnoty těchto přechodových pravděpodobností měly být stejné nebo nulové – to v případě, že vedle šipky je 0). F = inkubuje samice a během inkubace není krmena samcem, IF = inkubuje samice krmena samcem, B = inkubují oba rodičové. Tloušťka šipky je úměrná dané přechodové pravděpodobnosti; N = 2195.

Ancestrální rekonstrukce

Pro určení pravděpodobného typu rodičovské péče u předků pěvců jsem použila model přechodových pravděpodobností, který povoluje různé hodnoty pravděpodobností přechodu mezi inkubačními strategiemi; tento model popisoval evoluci strategií pěvců relativně nejlépe (viz podkapitola Přechodové pravděpodobnosti). U společného předka pěvců nejpravděpodobněji inkubovala pouze samice a byla během inkubace krmena samcem (57%),

s menší pravděpodobností inkubovala samice a nebyla přítom krmena samcem (35 %), s nejmenší pravděpodobností inkubovali oba rodičové (8 %; viz Obrázek č. 5).



Obrázek č. 5: Ancestrální rekonstrukce inkubačních strategií (IS) předků pěvců a jejich společného předka za užití přístupu maximální věrohodnosti. Diagramy na každém nodu ukazují pravděpodobnost přítomnosti tří zkoumaných IS u daného předka. Pravděpodobnosti přítomnosti IS u společného předka: IF 57 %, F 35 %, B 8 %. N = 2195. Delimitace vyšších taxonů podle Selvatti et al. 2015.

4 Diskuze

U pěvců je otcovská péče během inkubace ovlivněna mimo jiné znaky životních historií (viz Tabulka č. 4, Obrázek č. 2). Mezi omnivorními druhy je významně více druhů s inkubační strategií (IS) **F** (inkubuje samice nekrmená samcem) oproti **B** (inkubují oba rodičové). Více pomoci od samce ve formě inkubačního krmení (IK) nebo přímé inkubace získávají samice druhů, které mají otevřené hnízdo. S rostoucí velikostí snůšky také roste pravděpodobnost, že samec pomáhá samici během inkubace, a to oběma způsoby, jak formou IK, tak přímou inkubací. S rostoucí délkou inkubační periody (IP) dále významně vzrůstá pravděpodobnost inkubace s přítomností IK, ale ne s biparentální inkubací (obě ve srovnání s čistě samičí péčí). Rodičovská péče samců pěvců je během inkubace také pod významným vlivem pohlavního výběru (viz Tabulka č. 5, Obrázek č. 3). Polygynní párovací systém i rostoucí míra pohlavního dimorfismu negativně korelují s přítomností otcovské péče během inkubace. Během evoluce rodičovské péče u pěvců docházelo nejčastěji k přechodům mezi strategiemi **F** a **IF** (inkubuje samice krmená samcem; součet pravděpodobností vzájemného přechodu je 0,051, viz Obrázek č. 4). Nejméně stálou strategií je **IF** (součet pravděpodobností obou změn z **IF** je 0,046), naopak nejstálejší je strategie **B** (součet pravděpodobností obou změn z **B** je 0,014). Ancestrální rekonstrukce IS předků dnešních pěvců odhalila, že společný předek všech pěvců měl s nejvyšší pravděpodobností pouze samičí inkubaci a že samice byla během inkubace krmena samcem (viz Obrázek č. 5). Nejméně pravděpodobná je u společného předka inkubace oběma rodiči.

Galván & Sanz (2011) našli u palearktických pěvců spojení mezi nekarnivorní stravou a IK. Potravní strategie pěvců v mém datovém souboru mají malý vliv na jejich rodičovskou péči během inkubace; herbivorní strava nepodmiňuje přítomnost IK ani biparentální inkubace, hypotéza vlivu této na proteiny chudé stravy na IS pěvců tedy není podpořena. Otevřená hnízda jsou pod vyšším predčním tlakem, hnízdící jedinci by tedy měli preferovat takové chování, které riziko predace snůšky snižuje. Podporu pro tuto hypotézu nenalezli Matysioková & Remeš (2018) u pěvců s uniparentální samičí péčí, kdy sice druhy tropů a severního mírného pásu s rostoucí mírou predace snůšky snižovaly frekvenci pohybu u hnízda, ale mezi druhy s otevřenými a uzavřenými hnízdy nebyl významný rozdíl ve frekvenci pohybu u hnízda. Hypotézu o spojení typu hnízda s typem inkubační strategie nepodporují výsledky analýzy palearktických pěvců (Galván & Sanz 2011), kdy IK nebylo častější u druhů s dutinovými hnízdy, ani výsledky méj analýzy nenaznačují, že by u dutinově hnízdících druhů převládalo IK; naopak u druhů s otevřeným hnízdem IK významně převažuje. Inkubační krmení zvyšuje čas, který samice stráví na hnízdě během světlé části dne (Matysioková & Remeš 2014) a při

intenzivnějším zahřívání může dojít ke zkrácení IP (Lifjeld & Slagsvold 1986, Nilsson & Smith 1988); při kratší IP jsou vejce kratší dobu pod rizikem predace. Je tedy možné, že pěvci nesnižují riziko predace snůšky typem hnízda, ale spíše zkracováním doby, po kterou je snůška pod rizikem predace. Moje zjištění o významné pozitivní korelaci mezi velikostí snůšky a pravděpodobností přítomnosti biparentální inkubace a inkubačního krmení odpovídá zjištění, že palearktičtí pěvci s IK mají větší snůšky (Galván & Sanz 2011). Samci mohou přizpůsobovat intenzitu krmení samice podle velikosti snůšky, protože inkubace větších snůšek je energeticky náročnější (Thomson et al. 1998), u dvou druhů sýkor ale velikost snůšky s intenzitou IK nesouvisela (Matysioková & Remeš 2010, Amininasab 2017). Výskyt IK u druhů s většími snůškami je možno vysvětlit dvěma způsoby: buď během evoluce samčí rodičovské péče pěvců vznikalo IK jako strategie kompenzující energetické nároky inkubace větších snůšek, nebo došlo ke zvýšení průměrné velikosti snůšky u těch druhů, u kterých IK již bylo přítomné, a samice tak zvládly s pomocí samce ve formě IK inkubovat i větší snůšky.

Absence samčí rodičovské péče během inkubace je spojena s vysokou mírou pohlavního dimorfismu, stejně jak ukázali Remeš et al. (2015) v práci analyzující mimo jiné vliv pohlavního dimorfismu na spolupráci obou pohlaví během hnízdění u 659 druhů ptáků. Samci polygynních druhů jsou pod větším tlakem pohlavního výběru, protože jsou mezi nimi velké rozdíly v reprodukčním úspěchu; polygynní samci věnují více času získávání dalších samic a obhajování dalších teritorií. Tyto faktory mají u pěvců mého datového souboru významný vliv na intenzitu samčí péče během inkubace v tom smyslu, že u polygynních druhů samec během hnízdění není přítomen vůbec, nebo přítomný je, ale inkubuje pouze samice a samec ji nekrmí. U polygynních druhů je velké zastoupení druhů se strategií F; část této korelace je však dána metodikou, protože všechny druhy, u kterých jsem IS určovala dodatečně podle sociálního systému byly polygynní (viz Metody). Vysoká míra pohlavního dimorfismu převládá u polygynních druhů, není to však pravidlem; výrazně dimorfické druhy mohou být i mezi monogamními pěvci (Wells et al. 2015).

Nejnižší stálost strategie **IF** je nejspíše způsobena tím, že společný předek pěvců měl nejpravděpodobněji tuto IS a pozdější předci pěvců přecházeli na ostatní dvě IS. Na vyšších kládech pěvců vidíme u současných druhů i jejich předků shlukování inkubačních strategií (viz Obrázek č. 5). Klád *Suboscines* (křikaví pěvci) se dělí na dvě velké skupiny – *Tyrannida* a *Furnariida* (Selvatti et al. 2015); druhy čeledí skupiny *Tyrannida* jsou (a stejně tak jejich předci byli) polygynní, současné druhy mají častý pohlavní dimorfismus a dichromatismus (rozdílné zbarvení peří), běžně inkubuje pouze samice a samec ji během inkubace nekrmí; naopak v čeledích patřících do kládu *Furnariida* jsou převážně druhy monogamní s nízkou úrovní dimorfismu pohlaví a s biparentální inkubací; jejich předci pravděpodobně také měli

biparentální inkubaci. Ve skupině čeledí označovaných jako bazální *Oscines* (zpěvní pěvci, např. *Menuridae* – lyrochvostovití, *Meliphagidae* – kysráčkovití a *Climacteridae* – ležčíkovití) není patrné shlukování, druhy mají samičí inkubaci a samice krmená u některých druhů je, a jinde se samec na hnízdění nepodílí vůbec. V nadčeledi *Corvoidea* jsou v čeledích *Corvidae* (krkavcovití) a *Laniidae* (tuhýkovití) druhy převážně monogamní, kde je inkubující samice krmena samcem; dále v nadčeledi *Corvoidea* najdeme mnoho čeledí s biparentální inkubací a monogamním párovacím systémem (např. *Oriolidae* – žluvovití, *Vireonidae* – zelenáčkovití nebo *Vangidae* – vangovití); naopak druhy čeledi *Paradisaeidae* (rajkovití) jsou ve většině polygynní, kde samice pečuje o celou snůšku sama. V nadčeledi *Sylvioidea* je patrné shlukování IS u nejodvozenějších čeledí této nadčeledi a jejich předků (např. *Zosteropidae* – kruhoočkovití a *Timaliidae* – timálievití); druhy těchto taxonů mají a jejich předci nejspíše měli převážně biparentální inkubaci. V nadčeledi *Muscicapoidea* výrazné shlukování IS patrné není. V největší nadčeledi *Passeroidea* převládají druhy se samičí inkubací, kdy samice během inkubace krmená je, nebo pečuje o snůšku sama; pouze u čeledí jako *Passeridae* (vrabcovití), *Estrildidae* (astrildovití) nebo *Motacillidae* (konipasovití) převládá biparentální inkubace.

Samec může zvyšovat svou *fitness* (zdatnost) podílením se na daném hnízdním pokusu, nebo vyhledáváním kopulací s jinými samicemi, což obnáší zpěv nebo aktivní obranu teritoria, nebo vkládá energii do údržby sebe sama, čímž zvýší pravděpodobnost přežití do dalšího hnízdního pokusu. Během hnízdění tedy samci čelí trade-off mezi alokací energie do hnízdění, do získávání dalších partnerek a do údržby sebe sama (Magrath & Komdeur 2003). Hormon testosteron vyvolává u samců teritoriální chování, naopak prolaktin je důležitý hormon pro rozvoj rodičovského chování (Duckworth et al. 2003, Van Roo et al. 2003). Snížení hladiny testosteronu v krvi samců a zvyšování hladiny prolaktinu souvisí se změnami morfologickými a behaviorálními. Při inkubaci vajec může dojít u samce vlivem hormonálních změn k vypadání peří na břišní straně těla a následné vaskularizaci; vzniká tím hnízdní nažina, jejíž funkcí je efektivnější přenos tepla mezi inkubujícím jedincem a vejci (Deeming 2008). Opětovné dorůstání peří s sebou může nést pro samce dodatečné energetické nároky. Behaviorální změny zahrnují například usednutí na vejce a následnou nízkou aktivitu, např. při zpozorování predátora je důležité se v hnízdě přikrčit, aby nedošlo k jeho prozrazení, zatímco když samec neinkubuje, může na predátora zaútočit. Pokud srovnáme inkubaci vajec a IK, vznik IK není spojen se vznikem nového typu chování; samec pořád získává potravu, jen nekrmí sebe, ale samici.

Model přechodových pravděpodobností mezi IS ukázal, že u samců pěvců jsou možné přechody mezi různými stupni rodičovské péče během inkubace (viz Obrázek č. 4a). Zároveň tento model ukázal, že u samců pěvců je možný vznik i ztráta rodičovské péče prostřednictvím

přepnutí ze žádné rodičovské péče na péči ve formě náročné inkubace, tedy že IK není nutný mezikrok při vzniku a zániku samčí rodičovské péče během inkubace (viz Obrázek č. 4a vs. 4d, e). Samci pěvců dokonce mnohem častěji opouštěli během evoluce rodičovskou péči přepnutím z přímé inkubace na žádnou péči než prostřednictvím mezikroku ve formě IK, protože pravděpodobnost přechodu z B na IF byla nejnižší ze všech analyzovaných přechodových pravděpodobností (viz Obrázek č. 4a). Pravděpodobnost vzniku a zániku jednotlivých samčích rodičovských strategií během inkubace u pěvců se liší (viz Obrázek č. 4a vs. 4b). Zároveň se liší pravděpodobnosti vzniku obou typů samčí rodičovské péče během inkubace – častěji dochází ke vzniku IK než ke vzniku strategie B, a tato strategie potom také častěji zaniká (viz Obrázek č. 4a vs. 4c). Tyto výsledky mohou naznačovat, že vznik a zánik inkubačního krmení je evolučně jednodušší a fyziologicky dostupnější než vznik přímé samčí inkubace, která zřejmě vyžaduje více fyziologických a behaviorálních změn (viz výše).

V řádu pěvců je jediná čeleď, jejíž druhy jsou bez výjimky hnízdní parazité (samice kladou vejce do hnízd jiných ptáků). Jedná se o čeleď *Viduidae* (vdovkovití), kdy druhy této čeledi jsou výhradně polygynní a samci jsou výrazněji zbarveni než samice; vznik hnízdního parazitismu byl pro jejich předky zřejmě výhodnou strategií, jak se úplně vymanit z rodičovských povinností. Hnízdní parazitismus najdeme i v čeledi *Icteridae* (vlhovcovití), kde jsou na jednu stranu druhy s běžnými strategiemi, ale pro předky některých druhů bylo pravděpodobně výhodné přejít na hnízdní parazitismus.

Poznání o vlastnostech hnízdění a znacích životních historií pěvců je značně nedostatečné, u stovek druhů nebylo nikdy pozorováno hnízdo nebo není ani známo, čím se živí. Vzorek druhů v mém datovém souboru není náhodný, navíc v analýzách nezohledňuji fylogenetické vztahy mezi druhy; výsledky ancestrální rekonstrukce ani analýz tedy nelze zobecnit pro všechny druhy pěvců, protože mohlo dojít ke zkreslení efektů.

5 Literatura

- AMININASAB, S. M., BIRKER, M., KINGMA, S. A., HILDENBRANDT, H. a KOMDEUR, J. 2017. The effect of male incubation feeding on female nest attendance and reproductive performance in a socially monogamous bird. *Journal of ornithology*, 158: 687-696.
- AUER, S. K., BASSAR, R. D. a MARTIN, T. E. 2007. Biparental incubation in the chestnut-vented tit-babbler *Parisoma subcaeruleum*: mates devote equal time, but males keep eggs warmer. *Journal of Avian Biology*, 38: 278-283.
- BALL, G. F. 1983. Functional incubation in male Barn Swallows. *The Auk*, 100: 998-1000.
- BLISSETT, R. 2017. Logistic regression in R. Rpubs. https://rpubs.com/rsbliss/r_logistic_ws
Naposledy navštíveno 26.3.2019.
- COCKBURN, A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273: 1375-1383.
- CONWAY, C. J. a MARTIN, T. E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54: 670-685.
- DEEMING, D. C. (ed.) 2002. Avian incubation. Behaviour, environment, and evolution. Oxford University Press.
- DEEMING, D. C. 2008. Avian brood patch temperature: Relationships with female body mass, incubation period, developmental maturity and phylogeny. *Journal of Thermal Biology*, 33: 345-354.
- DUCKWORTH, R. A., BADYAEV, A. V. a PARLOW, A. F. 2003. Elaborately ornamented males avoid costly parental care in the house finch (*Carpodacus mexicanus*): a proximate perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 176-183.
- GALVÁN, I. a SANZ, J. J. 2011. Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. *Behavioral Ecology*, 22: 1088-1095.
- GRIFFITH, S. C., OWENS, I. P. F. a THUMAN, K. A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular ecology*, 11: 2195-2212.
- HANLEY, D. 2013. Eggshell conspicuousness is related to paternal brood patch vascularisation in the American thrashers. *Avian Biology Research*, 6: 163-177.

- HANLEY, D., DOUCET, S. M. a DEARBORN, D.C. 2010. A blackmail hypothesis for the evolution of conspicuous egg coloration in birds. *The Auk*, 127: 453-459.
- HARRISON, F., BARTA, Z., CUTHILL, I. a SZÉKELY, T. 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1800-1812.
- HOUSTON, A. I. a DAVIES, N. B. 1985. The evolution of cooperation and life history in the dunnock *Prunella modularis*. V: Sibly, R. M. a Smith, R.H. (eds) British Ecological Society, Vol. 25. Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, pp. 471-487. Blackwell, Oxford.
- HUSBY, A., GUSTAFSSON, L. a QVARNSTROM, A. 2012. Low genetic variance in the duration of the incubation period in a collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) population. *American Naturalist*, 179: 132-136.
- JOHNSTONE, R. A. a HINDE, C. A. 2006. Negotiation over offspring care – how should parents respond to each other's efforts? *Behavioral ecology*, 17: 818-827.
- KLEINDORFER, S., FESSL, B. a HOI, H. 1995. More is not always better: male incubation in two *Acrocephalus* warblers. *Behaviour*, 132: 607-625.
- KLUG, H., BONSAAL, M. B. a ALONZO, S. H. 2013a. The origin of parental care in relation to male and female life history. *Ecology and Evolution*, 3: 779-791.
- KLUG, H., BONSAAL, M. B. a ALONZO, S. H. 2013b. Sex differences in life history drive evolutionary transitions among maternal, paternal, and bi-parental care. *Ecology and Evolution*, 3: 792-806.
- LIFJELD, J. T. a SLAGSVOLD, T. 1986. The function of courtship feeding during incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Animal behaviour*, 34: 1441-1453.
- LISLEVAND, T., FIGUEROLA, J. a SZÉKELY, T. 2007. Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behavior, and resource sharing. *Ecology*, 88: 1605.
- MAGRATH, M. J. a ELGAR, M. A. 1997. Paternal care declines with increased opportunity for extra-pair matings in fairy martins. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 264: 1731-1736.
- MARTIN, T. E., AUER, S. K., BASSAR, R. D., NIKLISON, A. M. a LLOYD, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61: 2558-2569.

- MARTIN, T. E. 2002 A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 269: 309-316.
- MARTIN, T. E. a SCHWABL, H. 2008. Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 363: 1663-1674.
- MARTIN, T. E., OTEYZA, J. C., BOYCE, A. J., LLOYD, P. a TON, R. 2015. Adult mortality probability and nest predation rates explain parental effort in warming eggs with consequences for embryonic development time. *The American Naturalist*, 186: 223-236.
- MATYSIOKOVÁ, B. 2010. Inkubační krmení u ptáků. *Sylvia*, 46: 3-21.
- MATYSIOKOVÁ, B. a REMEŠ, V. 2010. Incubation feeding and nest attentiveness in a socially monogamous songbird: role of feather colouration, territory quality and ambient environment. *Ethology*, 116: 596-607.
- MATYSIOKOVÁ, B. a REMEŠ, V. 2014. The importance of having a partner: male help releases females from time limitation during incubation in birds. *Frontiers in Zoology*, 11:24.
- MATYSIOKOVÁ, B. a REMEŠ, V. 2018. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. *Evolution*, 72: 2214-2224.
- MATYSIOKOVÁ, B., COCKBURN, A. a REMEŠ, V. 2011. Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. *Animal Behaviour*, 82: 1347-1356.
- McNAMARA, J. M., GASSON, C. E. a HOUSTON, A. I. 1999. Incorporating rules for responding into evolutionary games. *Nature*, 401: 368-371.
- MORENO-RUEDA, G. 2007. Yolk androgen deposition as a female tactic to manipulate paternal contribution. *Behavioral Ecology*, 18: 496-498.
- MORTON, E. S., STUTCHBURY, B. J. M., HOWLETT, J. S. a PIPER, W. H. 1998. Genetic monogamy in blue-headed vireos and a comparison with a sympatric vireo with extrapair paternity. *Behavioral Ecology*, 9: 515-524.
- NILSSON, J.-A. a SMITH, H. G. 1988. Incubation feeding as a male tactic for early hatching. *Animal behaviour*, 36: 641-647.

- PAQUET, M. a SMISETH, P. T. 2016. Maternal effects as a mechanism for manipulating male care and resolving sexual conflict over care. *Behavioral Ecology*, 27: 685-694.
- PARKER, G. A. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 361: 235-259.
- POGÁNY, A., VAN DIJK, R. E., HORVÁTH, P. a SZÉKELY, T. 2012. Parental behavior and reproductive output in male-only cared and female-only cared clutches in the eurasian penduline tit (*Remiz pendulinus*). *The Auk*, 129: 773-781.
- QUELLER, D. C. 1997. Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 264: 1555-1557.
- REID, J. M., MONAGHAN, P. a RUXTON, G. D. 2002. Males matter: the occurrence and consequences of male incubation in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 255-261.
- REMEŠ, V. 2007. Avian growth and development rates and age-specific mortality: the roles of nest predation and adult mortality. *Journal of evolutionary biology*, 20: 320-325.
- REMEŠ, V., FRECKLETON, R. P., TÖKÖLYI, A. a SZÉKELY, T. 2015. The evolution of parental cooperation in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 13 603-13 608.
- ROYAMA, T. 1966. A re-interpretation of courtship feeding. *Bird study*, 13: 116-129.
- SELVATTI, A. P., GONZAGA, L. P. a de MORAES RUSSO, C. A. 2015. A Paleogene origin of crown passerines and the diversification of the Oscines in the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 88: 1-15.
- THOMSON, D. L., MONAGHAN, P. a FURNESS, R. W. 1998. The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews*, 73: 293-304.
- TULLBERG, B. S., AH-KING, M. a TEMRIN, H. 2002. Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 357: 251-257.
- VAN ROO, B. L., KETTERSON, E. D. a SHARP, P. J. 2003. Testosterone and prolactin in two songbirds that differ in paternal care: the blue-headed vireo and the red-eyed vireo. *Hormones and behavior*, 44: 435-441.

VARRICCHIO, D. J. & JACKSON, F. D. 2016. Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproduction mode. *The Auk*, 133: 654-684.

VOSS, M. A., RUTTER, M. A., ZIMMERMAN, N. G. a MOLL, K. M. 2008. Adaptive value of thermally inefficient male incubation in barn swallows (*Hirundo rustica*). *The Auk*, 125: 637-642.

WEBB, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: A review. *The Condor*, 89: 874-898.

WELLS, S. J., JI, W., DALE, J., JONES, B. a GLEESON, D. 2015 Male size predicts extrapair paternity in a socially monogamous bird with extreme sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology*, 26: 200-206.

Příloha č. 1 – Seznam literatury použité při tvorbě datového souboru

ADAMIAN, M. S. a KLEM, D. (eds) 1999. Handbook of the Birds of Armenia. American University of Armenia, Yerevan.

ALI, S. a RIPLEY, S. D. (eds) 2001. Handbook of the Birds of India and Pakistan. Volumes 4-10. Oxford University Press, New Dehli.

BirdLife International. 2013. The BirdLife checklist of the birds of the world, with conservation status and taxonomic sources. Version 6. Staženo z http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/Taxonomy/BirdLife_Checklist_Version_6.zip [.xls zipped 1 MB]

Birdlife International. 2015. The BirdLife checklist of the birds of the world: Version 8. Staženo z http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/Taxonomy/BirdLife_Checklist_Version_80.zip [.xls zipped 1 MB]

CLEMENT, P. 2000. Thrushes. Princeton University Press.

CLEMENT, P. 2015. Robins and Chats. Helm Identification Guides, London.

CRAMP, S. (ed.) 1988. The Birds of the Western Palearctic, Vol. V. Oxford University Press.

CRAMP, S. a DUNCAN, J. B. (eds) 1992. The Birds of the Western Palearctic, Vol. VI. Oxford University Press.

CRAMP, S. a PERRINS, C. M. (eds) 1994. The Birds of the Western Palearctic Vol. VIII. Oxford University Press.

CRAMP, S. a PERRINS, C. M. (eds) 1994. The Birds of the Western Palearctic Vol. IX. Oxford University Press.

CRAMP, S., PERRINS, C. M. a DUNCAN, J. B. (eds) 1993. The Birds of the Western Palearctic Vol. VII. Oxford University Press.

DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., SARGATAL, J., CHRISTIE, D. A. a DE JUANA, E. (eds) 2015. Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. Online: <http://www.hbw.com/species>, naposledy navštíveno dne 22. 2. 2019.

- DUNNING, J. B. (ed.) 2008. CRC Handbook of avian body masses. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- ERRITZOE, J. 1998. Pittas of the World. A Monograph on the Pitta Family. The Lutterworth Press, Cambridge.
- FITZJOHN, R. G. 2012. Diversitree: Comparative Phylogenetic Analyses of Diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution* (in press), doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00234.x
- FOX, J. 2003. Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *Journal of Statistical Software*, 15: 1-27.
- FRY, C. H. , KEITH, S. a URBAN, E. K. (eds) 2000. The Birds of Africa Vol. VI. Academic Press, London.
- FRY, C. H. a KEITH, S. (eds) 2004. The Birds of Africa Vol. VII. Christopher Helm, London.
- HIGGINS, P. J. a PETER, J. M. (eds) 2002. Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Volume 6: Pardalotes to Shrike-thrushes. Oxford University Press, Melbourne.
- HIGGINS, P. J., PETER, J. M. a COWLING, S. J. (eds) 2006. Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Volume 7: Boatbill to Starlings. Oxford University Press, Melbourne.
- HIGGINS, P. J., PETER, J. M. a STEELE, W. K. (eds) 2001. Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Volume 5: Tyrant-flycatchers to Chats. Oxford University Press, Melbourne.
- HOCKEY, P. A. R., DEAN, W. R. J. a RYAN, P. G. (eds) 2005. Roberts - Birds of Southern Africa. The Trustees of the John Voelcker Bird Book Fund, Cape Town.
- JETZ, W., THOMAS, G. H., JOY, J. B., HARTMANN, K. a MOOERS, A. O. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491: 444-448. Dostupné online: <http://birdtree.org/>.
- KEITH, S., URBAN, E. K. a FRY, C. H. (eds) 1992. The birds of Africa. Vol. IV. Academic Press, London.
- KIRWAN, G. M. AND GREEN, G. 2011. Cotingas and manakins. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- LEPAGE, D. 2018. Avibase - the world bird database. Online: <http://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?region=index&lang=CS&list=clements>, naposledy navštíveno dne 26. 6. 2018.

R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

REVELL, L. J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 2017-223.

RODEWALD, P. (ed.) 2015. The Birds of North America, Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, New York. Online: <http://bna.birds.cornell.edu/BNA/>, naposledy navštíveno dne 20.1.2016.

SAFFORD, R. a HAWKINS, F. (eds) 2013. The Birds of Africa, Vol. VIII. Christopher Helm, London.

SKUTCH, A. F. 1954. Life Histories of Central American Birds I. Pacific Coast Avifauna 31: 1-448. Online: https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/pca/pca_031.pdf.

SKUTCH, A. F. 1960. Life Histories of Central American Birds II. Pacific Coast Avifauna 34: 1-593. Online: https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/pca/pca_034.pdf.

SKUTCH, A. F. 1967. Life Histories of Central American Highland Birds. Cambridge, Massachusetts.

SKUTCH, A. F. 1969. Life Histories of Central American Birds III. Pacific Coast Avifauna 35: 1-580. Online: https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/pca/pca_035.pdf.

SKUTCH, A. F. 1972. Studies of Tropical American Birds. Cambridge, Massachusetts.

SKUTCH, A. F. 1981. New Studies of Tropical American Birds. Cambridge, Massachusetts.

SKUTCH, A. F. 1996. Antbirds and Ovenbirds. Their Lives and Homes. University of Texas Press, Austin.

The Cornell Lab of Ornithology: Life histories of all species breeding in Mexico, Central America, and South America. Online: <https://neotropical.birds.cornell.edu/>, naposledy navštíveno dne 26. 6. 2018.

URBAN E. K., FRY C. H. a KEITH, S. (eds) 1997. The birds of Africa Vol. V. Academic Press, London.

VENABLES, W. N. a RIPLEY, B. D. 2002. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York.

Příloha č. 2 – Přehled proměnných užitých v analýzách a počty druhů

Tabulka č. 6: Přehled všech proměnných užitých v analýzách a počty druhů, u kterých jsem našla informace o daných proměnných.

Proměnná	Počet druhů
Párovací systém	2253
<i>monogamní</i>	2001
<i>polygynní</i>	141
<i>polyandrinní</i>	4
<i>polygynandrinní</i>	14
<i>lekující</i>	93
Typ hnízda	3870
<i>otevřené</i>	2033
<i>uzavřené</i>	1837
Potrava	4795
<i>herbivor</i>	814
<i>karnivor</i>	2474
<i>omnivor</i>	1507
Velikost snůšky	3395
Inkubační perioda	1653
Inkubující pohlaví	2386
(Ne)přítomnost inkubačního krmení	2253
Dimorfismus pohlaví	1947

Příloha č. 3 – Výsledky celkového modelu

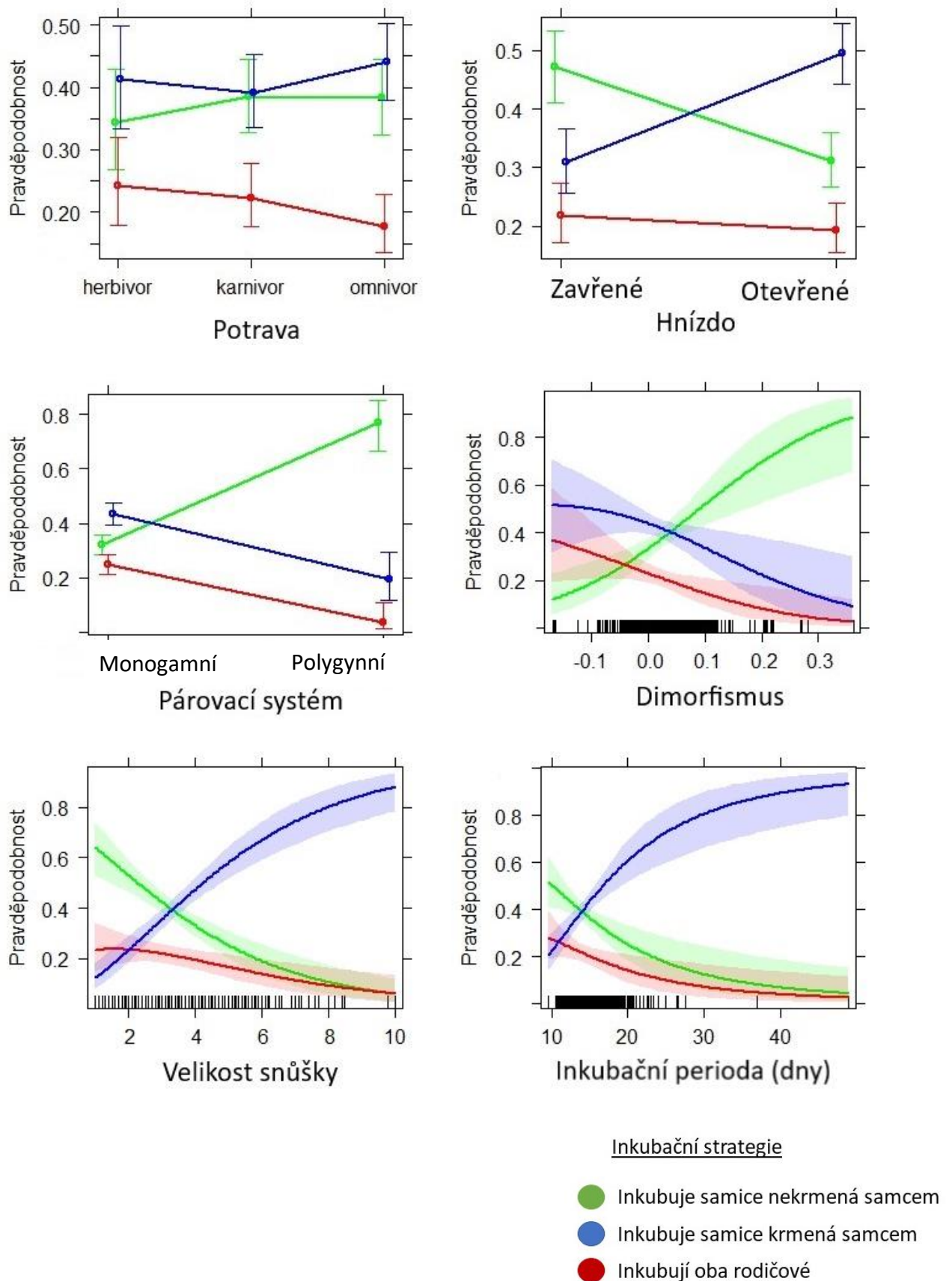
– Vliv všech proměnných na IS pěvců:

Otevřené hnízdo, rostoucí velikost snůšky a délka inkubační periody významně zvyšují pravděpodobnost přítomnosti inkubační strategie (IS) inkubuje samice krmená samcem (**IF**) vůči strategii inkubuje samice nekrmená samcem (**F**). Polygynní párovací systém a rostoucí míra dimorfismu pohlaví významně zvyšují pravděpodobnost přítomnosti IS **F** vůči strategiím **B** i **IF**.

Tabulka č. 7: Vliv znaků životních historií, párovacího systému a dimorfismu na inkubační strategie pěvců (N = 817).

Prediktor	B/F				IF/F			
	$\log\left(\frac{P(B)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(B)}{P(F)}$	z	P	$\log\left(\frac{P(IF)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(IF)}{P(F)}$	z	P
Intercept	-0,98 (2,14)	0,37	-	-	-10,27 (1,84)	<0,01	-	-
Potrava								
<i>karnivor</i>	-0,19 (0,27)	0,83	-0,72	0,472	-0,16 (0,25)	0,85	-0,67	0,506
<i>omnivor</i>	-0,42 (0,27)	0,66	-1,55	0,120*	-0,04 (0,24)	0,96	-0,17	0,862
Hnízdo								
<i>otevřené</i>	0,29 (0,20)	1,33	1,42	0,157*	0,89 (0,19)	2,43	4,75	<0,001
sqrt(Snůška)	0,48 (0,38)	1,61	1,41	0,158*	2,00 (0,30)	7,41	6,72	<0,001
log10(IP)	0,10 (1,59)	1,11	0,06	0,949	5,64 (1,32)	280,79	4,27	<0,001
Párovací s.								
<i>polygynní</i>	-2,79 (0,60)	0,06	-4,62	<0,001	-1,70 (0,31)	0,18	-5,53	<0,001
Dimorfismus	-8,92 (2,62)	<0,01	-3,40	<0,001	-7,06 (2,22)	<0,01	-3,17	0,002

Hvězdičky označují změnu (ztrátu) signifikance oproti původnímu modelu (viz Tabulka č. 4 ve Výsledcích). Uvedeny jsou původní koeficienty rovnice multinomiální logistické regrese se středními chybami průměru, poměr šancí, výsledky z-testu a P-hodnoty. F = inkubuje samice a během inkubace není krmena samcem, IF = inkubuje samice krmena samcem, B = inkubují oba rodičové, IP = délka inkubační periody. Referenční kategorie: IS – *F*, potrava – *herbivor*, hnízdo – *uzavřené*, párovací systém – *monogamní*. Sqrt (odmocnina) a log10 (dekadický logaritmus) značí provedené transformace proměnných.



Obrázek č. 6: Vlivy jednotlivých prediktorů na pravděpodobnost výskytu inkubačních strategií pěvců (N = 817). Zobrazeny jsou střední chyby průměru, nebo 95% konfidenční intervaly.

Příloha č. 4 – Výsledky 1. a 2. modelu na vzorku druhů pro celkový model

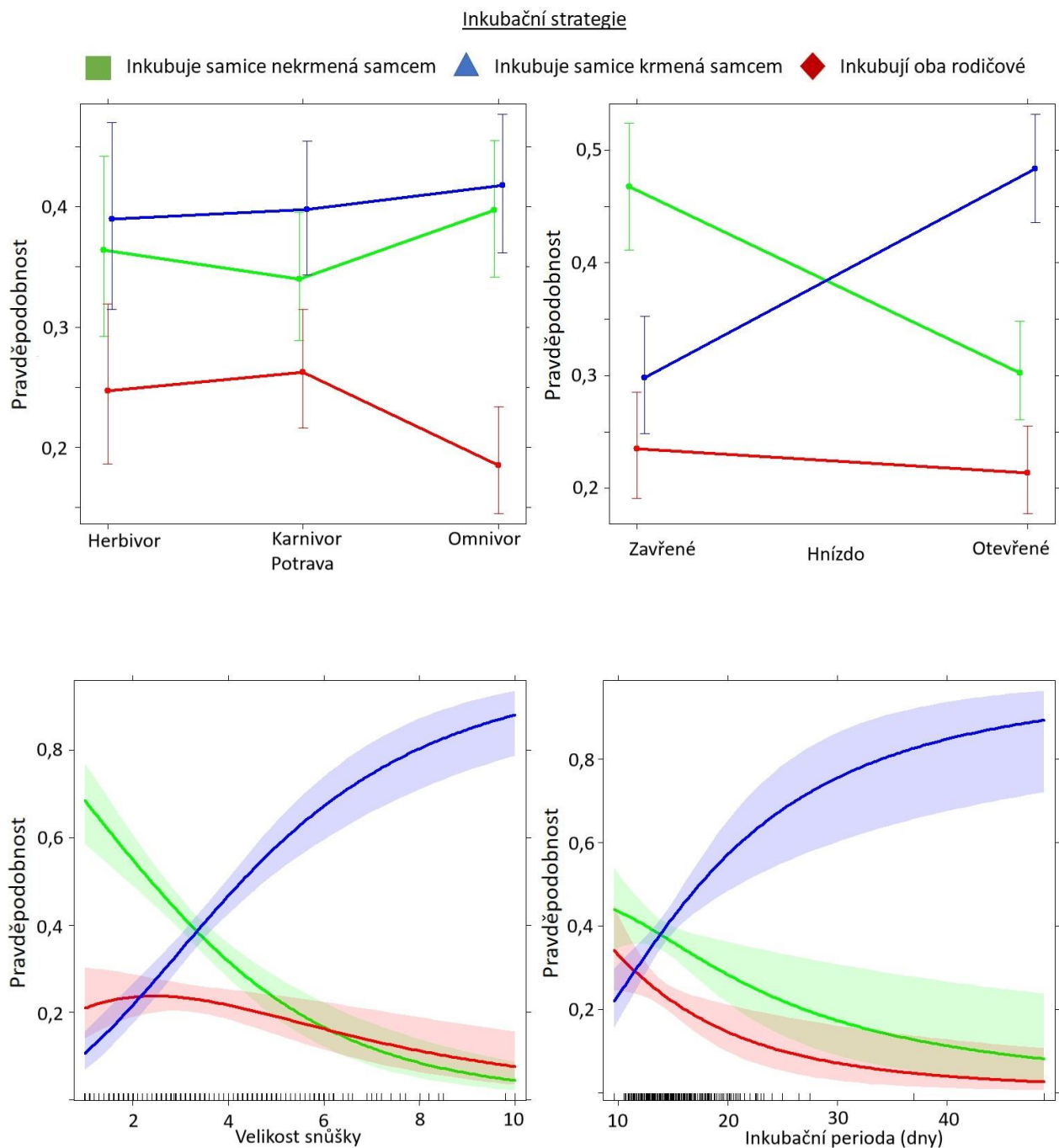
– Vliv znaků životních historií na inkubační strategie IS pěvců na vzorku pro model obsahující všechny prediktory (N = 817, celkový model viz Příloha č. 3).

Otevřené hnízdo a rostoucí délka inkubační periody významně zvyšují pravděpodobnost přítomnosti IS inkubuje samice krmená samcem (**IF**) vůči strategii inkubuje samice nekrmená samcem (**F**). Rostoucí velikost snůšky významně snižuje pravděpodobnost přítomnosti strategie **F** vůči strategiím **B** i **IF**.

Tabulka č. 8: Vliv potravy, typu hnízda, velikosti snůšky a délky inkubační periody na inkubační strategie pěvců (N = 817).

Prediktor	B/F				IF/F			
	$\log\left(\frac{P(B)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(B)}{P(F)}$	z	P	$\log\left(\frac{P(IF)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(IF)}{P(F)}$	z	P
Intercept	-0,58 (1,96)	0,56	-	-	-9,80 (1,73)	<0,01	-	-
Potrava								
<i>karnivor</i>	0,13 (0,25)	1,14	0,52	0,604	0,09 (0,23)	1,09	0,38	0,705
<i>omnivor</i>	-0,38 (0,25)	0,69	-1,48	0,138*	-0,02 (0,23)	0,98	-0,07	0,942
Hnízdo								
<i>otevřené</i>	0,34 (0,19)	1,41	1,76	0,079*	0,92 (0,18)	2,51	5,13	<0,001
sqrt(Snůška)	0,80 (0,31)	2,23	2,55	0,011	2,26 (0,28)	9,54	7,93	<0,001
log10(IP)	-1,30 (1,46)	0,27	-0,89	0,375	4,38 (1,21)	80,10	3,61	<0,001

Hvězdičky označují změnu (ztrátu) signifikance oproti původnímu modelu (viz Tabulka č. 4 ve Výsledcích). Uvedeny jsou původní koeficienty rovnice multinomiální logistické regrese se středními chybami průměru, poměr šancí, výsledky z-testu a P-hodnoty. F = inkubuje samice a během inkubace není krmená samcem, IF = inkubuje samice krmená samcem, B = inkubují oba rodičové, IP = délka inkubační periody. Referenční kategorie: IS – F, potrava – *herbivor*, hnízdo – *uzavřené*. Sqrt (odmocnina) a log10 (dekadický logaritmus) značí provedené transformace proměnných.



Obrázek č. 7: Vlivy jednotlivých znaků životních historií na pravděpodobnost výskytu inkubačních strategií pěvců (N = 817). Zobrazeny jsou střední chyby průměru, nebo 95% konfidenční intervaly.

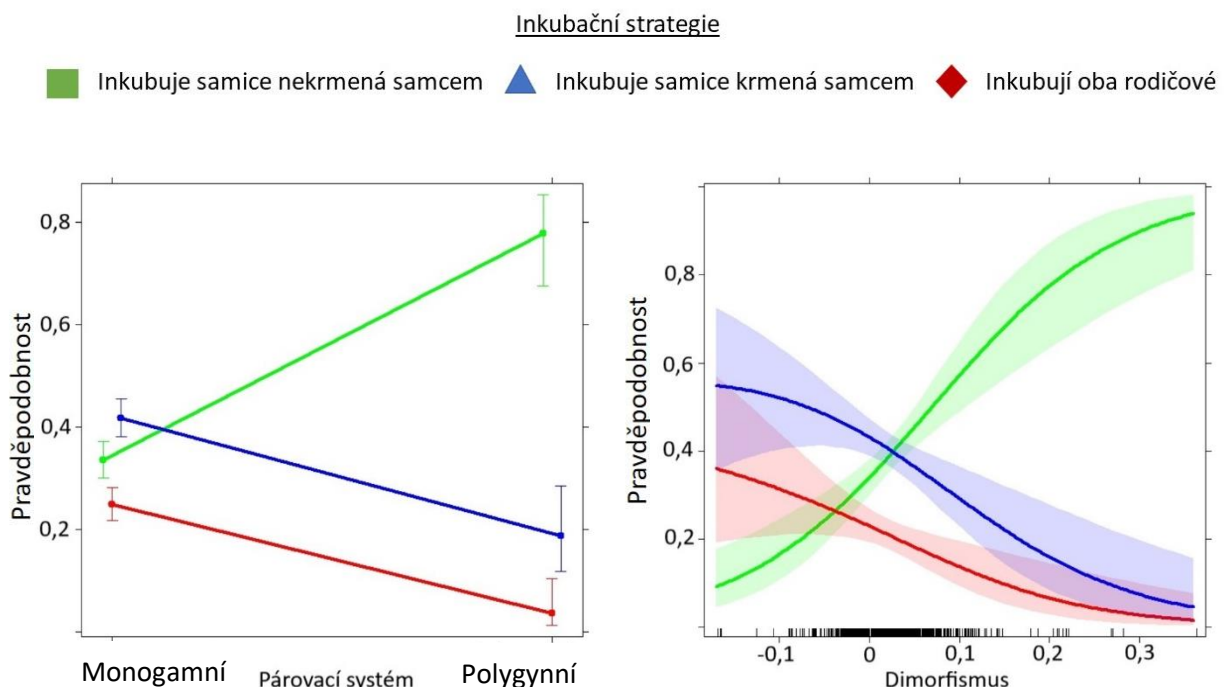
– Vliv proměnných vyjadřující sílu působení pohlavního výběru na IS pěvců na vzorku pro model obsahující všechny prediktory (N = 817, celkový model viz Příloha č. 3).

Polygynní párovací systém i rostoucí míra dimorfismu významně zvyšují pravděpodobnost výskytu inkubační strategie **F**, jak ve srovnání se strategií **B**, tak i **IF**.

Tabulka č. 9: Vliv znaků vyjadřujících sílu pohlavního výběru na inkubační strategie pěvců (N = 817).

Prediktor	B/F				IF/F			
	$\log\left(\frac{P(B)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(B)}{P(F)}$	z	P	$\log\left(\frac{P(IF)}{P(F)}\right)$ (SE)	$\frac{P(IF)}{P(F)}$	z	P
Intercept	-0,05 (0,11)	0,95	-	-	0,44 (0,10)	1,55	-	-
Párovací s.								
<i>polygynní</i>	-2,81 (0,60)	0,06	-4,56	<0,001	-1,64 (0,30)	0,19	-5,52	<0,001
Dimorfismus	-10,35 (2,53)	<0,01	-3,26	0,001	-9,11 (2,01)	<0,01	-2,96	0,003

Oproti původnímu modelu (viz Tabulka č. 5 ve Výsledcích) nedošlo ke změnám signifikance. Uvedeny jsou původní koeficienty rovnice multinomiální logistické regrese se středními chybami průměru, poměr šancí, výsledky z-testu a P-hodnoty. F = inkubuje samice a během inkubace není krmena samcem, IF = inkubuje samice krmena samcem, B = inkubují oba rodičové, IP = délka inkubační periody. Referenční kategorie: IS – F, párovací systém – *monogamní*.



Obrázek č. 8: Vlivy znaků vyjadřujících sílu působení pohlavního výběru na pravděpodobnost výskytu inkubačních strategií pěvců (N = 817). Zobrazeny jsou střední chyby průměru, nebo 95% konfidenční intervaly.