Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Hnízdní fidelita u vrubozobých ptáků

Bakalářská práce

2010

Tereza Kejzlarová

Školitel: RNDr. Petr Musil, Dr.

Obsah

Abstrakt **2**

Úvod **3**

1. 1. Základní rysy fidelity a disperze **4**

1.1. Fidelita vs. disperze **4**

1.2. Evoluce fidelity **5**

1.2.1. Ekologické mechanismy **5**

1.2.2. Genetické mechanismy **6**

1.3. Měření fidelity **7**

1.4. Vliv druhu, pohlaví a stáří na fidelitu **9**

1.4.1. Mezidruhové rozdíly ve fidelitě **9**

1.4.2. Vliv pohlaví **9**

1.4.3. Věkové rozdíly ve fidelitě **11**

2. Specifika vrubozobých ptáků **12**

2.1. Načasování tvorby páru **12**

2.2. Monogamie a rodičovská péče **13**

2.3. Důvody vzniku monogamie **14**

3. Hnízdní fidelita **16**

3.1. Hnízdní fidelita u vrubozobých **16**

3.2. Studie hnízdní fidelity u vrubozobých **18**

4. **Faktory ovlivňující fidelitu** **20**

4.1. Vztah mezi hnízdní fidelitou a reprodukční úspěšností **20**

4.1.1. Vliv předchozího hnízdění na fidelitu **20**

4.1.2. Vliv fidelity na následnou reprodukci **21**

4.2. Vliv dalších faktorů na fidelitu **23**

4.2.1. Velikost hnízdící populace **23**

4.2.2. Vliv prostředí **24**

Závěr **25**

Seznam literatury **26**

Příloha **37**

Abstrakt

Tato literární rešerše se týká tématu hnízdní fidelity a je zaměřena na řád Anseriformes, konkrétně na čeleď Anatidae. Právě u této skupiny ptáků vykazuje hnízdní fidelita zajímavý rys, kterým je její prokazatelně vyšší míra u samic. U jiných ptačích druhů (např. pěvci), u nichž byla hnízdní fidelita zkoumána, byla zjištěna vyšší míra fidelity naopak u samců. Práce se snaží objasnit tento paradox a zmiňuje faktory, které mohou fidelitu ovlivnit. Mezi nejvýznamnější faktory patří zejména předchozí reprodukční úspěšnost a vliv okolního prostředí. Dále práce srovnává 40 studií týkající se hnízdní fidelity u čeledi Anatidae.

Klíčová slova: hnízdní fidelita, disperze, kachny, reprodukční úspěšnost, husy, labutě.

Abstract

The thesis is concerned in breeding site fidelity and focused on Anseriformes, especially Anatidae. Higher fidelity ratio in females than in males is an interesting pattern of breeding site fidelity in this bird group. On the contrary, an opposite pattern, i. e. higher fidelity ratio in males prevailed among other bird species. This study is aimed at describing this phenomenon and discussion of factors affecting fidelity ratio. Among, the most important factors, the importance of the previous breeding success and environmental conditions is underlined. The study includes data about fidelity ratio from 40 studies of breeding site fidelity in Anatidae.

Key words: breeding site fidelity, dispersal, ducks, reproductive success, geese, swans.

Úvod

Každoročně podnikají milióny ptáků migrace mezi hnízdišti a zimovišti, přičemž využívají zpravidla stejné tahové cesty a stejné tahové zastávky. Mezi hlavní faktory, které jsou zodpovědné za rozšíření migračního chování mezi ptáky, patří sezonalita podnebí a vnitrodruhová konkurence (Berthold 2001, Newton 2008, Cepák et al. 2008). Podle Bertholda (2001) má většina druhů svůj migrační program zakódován v genetické výbavě.

Tato práce, koncipovaná jako literární rešerše, se týká jednoho z aspektů migračního chování ptáků, a tím je návrat jedinců na známé lokality, konkrétně lokality hnízdění v předchozích letech. Ačkoli se tato vazba na určitou lokalitu objevuje u stálých i migrujících populací, u migrantů naznačuje existenci přesných navigačních schopností, díky nimž se mohou každoročně vracet do stejných oblastí. Práce je věnována hnízdní fidelitě u řádu Anseriformes, konkrétně čeledi kachnovitých Anatidae, jelikož zpracování této tematiky u všech ptačích řádů by bylo velice rozsáhlé, a také proto, že hnízdní fidelita u vrubozobých vykazuje oproti ostatním ptačím druhům některé zajímavé rysy. Pro ilustraci problému jsou však v práci zmínky i o jiných skupinách ptáků než jsou Anatidae.

Na fidelitu má vliv mnoho faktorů, z nichž nejvíce diskutovaným je vliv předchozí reprodukční zkušenosti. Naopak reprodukční zkušenost v jednom roce může mít vliv na fidelitu v roce následujícím. Práce se zmiňuje také o vlivu jiných faktorů, jako jsou např. environmentální a klimatické podmínky či vliv věku a pohlaví jedince. Na výzkum fidelity bylo provedeno mnoho studií, které se pokouším vzájemně porovnat, zejména co se týče zjištěných hodnot fidelity, lokalit, studovaných druhů a použitých metodik.

1. Základní rysy fidelity a disperze

1. 1.Fidelita vs. disperze

Pozoruhodným jevem, který můžeme spatřit u mnoha druhů ptáků, je jejich tendence se vracet každým rokem do stejných známých oblastí, které v průběhu roku užívají, ať už se jedná o hnízdiště, zimoviště, lokality určené k přepelichání či zastávky v průběhu migračních cest. Tento jev se nazývá fidelita – neboli věrnost určité lokalitě. Jakýmsi protipólem termínu fidelita je termín disperze. Oba tyto výrazy se týkají vzdáleností, které jedinec urazí mezi jednotlivými lokalitami, a tak obecně ptáci, objevující se v té samé lokalitě v jednotlivých letech, projevují fidelitu, zatímco ti, kteří se stěhují z jednoho místa na jiné, projevují disperzi. Protože se však vzdálenosti přesunů liší kontinuálně, není mezi těmito pojmy žádné přesné rozdělení (Newton 2008). Starší definice disperze dle Howarda (1960) zní takto: „Neustálý pohyb, který jedinec vykonává z místa narození na místo, kde se množí, nebo na kterém by se množil v případě přežití a nalezení partnera.“ Tato definice výslovně odkazuje na pohyby jedinců ještě před prvním zahnízděním. Ačkoli disperze je často silně ovlivněná směrem k juvenilním jedincům, dospělci se mohou také stěhovat z jedné hnízdní lokality na jinou. Newton (2008) rozlišuje 3 typy disperze:

(1)“natal dispersal“ – měřená přímými vzdálenostmi mezi rodištěm a první hnízdní lokalitou

(2)“breeding dispersal“ – měřená přímými vzdálenostmi mezi hnízdními lokalitami v jednotlivých letech

(3)“non-breeding dispersal“- měřená vzdálenostmi mezi zimovišti (popř. pelichaništi) v jednotlivých letech

Dalším často užívaným termínem, který je třeba odlišit od výrazu fidelita, je filopatrie. Filopatrie znamená věrnost rodnému místu, tedy pokračující setrvání v místě narození, nebo návrat na toto místo po období nepřítomnosti. Je tedy analogickým pojmem k „natal dispersal“ a váže se výhradně k místu/lokalitě narození, zatímco fidelita se váže k předchozí hnízdní lokalitě či zimovišti (Berthold 2001, Newton 2008).

Fidelita i disperze jsou významnými jevy působícími nejen na úrovni jedince, ale celé populace, jelikož ovlivňují genetický tok, velikost a genetickou strukturu populace i možnosti kolonizace a expanze daného druhu (Newton 2003). Oba jevy - fidelita i disperze - mají nepochybně své výhody, které jsou však ovlivněny ekologickými potřebami ptáků a převládajícími environmentálními podmínkami. Mezi výhody fidelity patří především znalost dané lokality a adaptace na ní, v případě disperze je to možnost opustit nevhodnou lokalitu a omezení inbreedingu. V některých podmínkách se vyplatí zůstat ve stejné oblasti, v jiných se přestěhovat jinam. Druhy mění své chování v souladu s tím, a některé blízce příbuzné druhy, které využívají odlišné typy prostředí nebo potravy, se mohou velmi lišit v disperzních vzdálenostech (Newton 2008).

1.2. Evoluce fidelity

Pro vysvětlení evoluce fidelitního chování bylo navrhnuto mnoho hypotéz, které mohou být obecně rozděleny do dvou kategorií – jedna kategorie předpokládá vliv ekologických mechanismů a druhá vliv mechanismů genetických (Weatherhead & Forbes 1994).

1.2.1. Ekologické mechanismy

Do tohoto rámce spadá velké množství hypotéz. Všechny tyto modely předpovídají, že jedinci projevující vyšší fidelitu by měly mít vyšší reprodukční úspěch než ti, kteří projevují větší disperzi (Robertson & Cooke 1999). Jedna z hypotéz předpokládá, že jedinci se vrací do známých lokalit, aby mohli těžit výhody z předchozí znalosti dané lokality. Dle této „local – knowledge“ hypotézy (Newton 2008) tedy návrat do známé oblasti umožní jedincům efektivněji využívat potravní zdroje, lépe bránit teritorium, či například obeznámenost s úkryty predátorů a jejich zvyky. To platí jak pro hnízdní i zimující lokality, tak i kterékoli místo, na kterém se pták může zastavit během migrace. Například dobré potravní podmínky na zimovištích mohou ovlivnit reprodukční úspěšnost v následující hnízdní sezóně (Ankney & MacInnes 1978). Výhoda znalosti dané lokality, působící na úrovni jedince, tedy může být hlavní selekční silou zásadní ve výskytu fidelity u ptáků (Newton 2008).

„Social-cohesion“ hypotéza zase předpokládá, že fidelita se vyvinula jako mechanismus k udržování sociálních vazeb s jedinci stejného druhu. U druhů s dlouhotrvajícími párovými svazky a prodlouženou rodičovskou péčí jako jsou husy a labutě tedy fidelita k lokalitě umožní opětovné shledání rodin, pokud se rozdělí například během migrace. Dle Ravelinga (1969) bylo hlavní funkcí jedné z migračních zastávek bernešky velké *Branta canadensis* právě opětovné setkání členů rodiny.

Jiná verze předchozí hypotézy je spíše spjata se systémem rozmnožování. Mnoho ptáků se páruje se stejným partnerem každý rok, ačkoli mimo hnízdní sezonu mohou žít odděleně. Partneři se mohou opět shledat, pokud sdílí společnou hnízdní lokalitu (jako u většiny ptáků) nebo společnou hnízdní a zimující lokalitu. Tento druhý případ lze nalézt například u mořských kachen z tribu Mergini, kde samec opouští samici během inkubace a poté se opět shledají až na společném zimovišti, jak bylo zdokumentováno u označených párů kajky mořské *Somateria mollisima*, hohola islandského *Bucephala islandica* a kačky strakaté *Histrionicus histrionicus* (Robertson & Cooke 1999). U těchto druhů se tedy fidelita ke společnému zimovišti vyvinula nejspíše z toho důvodu, že umožňuje jedincům opětovné spárování a získání z něho vyplývajících reprodukčních výhod (Black 1996). Zda je však věrnost partnerovi selekční silou v pozadí evoluce fidelity nebo doprovodným behaviorálním důsledkem, zůstává otevřenou otázkou (Newton 2008).

1.2.2. Genetické mechanismy

Hypotézy založené na genetických mechanismech předpokládají, že fidelita umožňuje jedincům se spářit s partnery, se kterými sdílí určitou úroveň genetické příbuznosti. Jedinci pářící se s blízkými příbuznými mohou trpět inbrední depresí, která se projeví poklesem produkce a životaschopnosti potomstva (Greenwood et al. 1978). Naopak, potomstvo těch rodičů, kteří jsou geneticky velmi odlišní, mohou také trpět sníženým fitness v důsledku rozpadu ko-adaptovaných genových komplexů. Teoreticky by tak optimální rovnováha mezi kontrastujícími riziky inbreedingu a outbreedingu měla poskytnout dostatečné míšení genů bez narušení lokálních adaptací. Disperzní vzdálenosti pak ovlivní, kdy je této rovnováhy dosaženo (Newton 2008). Proti geneticky založeným hypotézám však stojí některé

argumenty – například existence tzv. „short – stopping“, kdy husy a labutě zimují dále na sever než normálně v případě příznivých podmínek prostředí (Owen 1980). Pokud by tedy fidelita k danému zimovišti sloužila k udržení genetické izolace hejna, potom by se měli ptáci vrátit vždy na stejné zimoviště. Podobně tedy jako v případě ekologických mechanismů není dosud známo, zda genetické mechanismy stojí za evolucí fidelity (Newton 2008).

1.3. Měření fidelity

Stanovení míry fidelity má význam pouze v kontextu s oblastí, do které se jedinec vrací. Tato oblast může být definována v různých měřítcích, buď přímo jako hnízdní lokalita, např. konkrétní vodní plocha nebo i jako velká kontinentální oblast. Čím menší je daná oblast, tím nižší míru fidelity lze očekávat. Tato skutečnost činí obtíže při vzájemném porovnávání studií, jelikož jednotlivé studie se mnohdy velmi liší v měřítku, ve kterém byla fidelita hodnocena (velikost oblastí od méně než 1 km^2 až po více než 10^5 km^2) – viz Robertson & Cooke (1999). Zpočátku byla fidelita studována s pomocí kroužkování a jiného individuální značení ptáků. Většina těchto studií byla provedena v určitých definovaných oblastech, kde se okroužkovala mláďata a dospělci v jednom roce a v roce následujícím se zaznamenalo, kde byli tyto jedinci v té samé oblasti nalezeni. Některé studované areály byly však v porovnání s disperzními vzdálenostmi samotných ptáků tak malé, že pouze malá část okroužkovaných mláďat je zde později nalezena hnízdících, většina se jich usadí jinde. Málo zpětných hlášení z dané oblasti také nemusí hned znamenat vysokou míru disperze, může to být důsledek vysoké mortality mláďat (Greenwood 1982).

Pro měření fidelity jsou často používány míry návratnosti („return rates“), což je parametr definovaný jako počet spatřených či chycených jedinců, kteří tvoří podíl celkového počtu označených zvířat. Nicméně, pojem míra návratnosti je složen z dílčích pravděpodobností, že jedinec:

(1) přežije následující rok („survival rate“),

(2) vrátí se do studovaného areálu, jestliže je naživu („homing rate“), a

(3) je chycen („recapture rate“) nebo spatřen („resighting rate“), jestliže je naživu a vrátí se do studované oblasti (Hestbeck et al. 1991, White a Burnham 1999).

„Homing rate“ pak představuje ten pravý ukazatel fidelity, protože jde o „return rate“ upravenou pro meziroční přežívání. Pokud by se všichni žijící jedinci vrátili na předchozí hnízdní lokalitu, pak by byla „homing rate“ rovna jedné. Bohužel jsou míry návratnosti, jako složené pravděpodobnosti, z jednotlivých studií jen zřídkakdy porovnatelné, také kvůli nemožnosti srovnání „homing rate“ a „return rate“. Obecně jsou „recapture rates“ vysoce variabilní v závislosti na dané studii a závisí jak na jejím rozvržení, tak i na charakteru druhu. Roční míry přežívání se také mohou značně lišit, kolísají od 0.53 do 0.88 u hus a 0.32 až 0.76 u kachen. Mezi druhy kachen mají nepatrně vyšší míry přežívání potápivé kachny (Johnson et al. 1992). Obecně mají také mladí jedinci vyšší mortalitu než dospělci a samice vyšší mortalitu než samci, alespoň u kachen (Owen & Black 1990, Robertson & Cooke 1999, Fox 2005).

Metoda, která přímo odhaduje „homing rate“ je porovnaní počtu ptáků, kteří se vrátili do studované lokality s počtem těch, kteří se přesunuli jinam. Pak je tedy „homing rate“ počet ptáků vracejících se do studované oblasti vydělený celkovým počtem ptáků spatřených kdekoli jinde. Protože všichni ptáci v daném vzorku přežili, není v této metodě zahrnut parametr přežívání. Tato metoda však předpokládá, že „resighting rates“ jsou ve všech studovaných oblastech podobné, což ovšem nemusí být pravda. Obecně bude tato metoda nadhodnocovat „homing rates“, jestliže bude úsilí spatřit ptáky mimo danou oblast malé.

Podobnou metodou odhadu fidelity u vrubozobých je použití dat získaných z hlášení kroužkovaných a později hlášených (obvykle zastřelených) ptáků. „Homing rate“ je podíl počtu ptáků, kteří byli označeni v jedné zimě a zastiženi v té samé oblasti v zimě následující k celkovému počtu ptáků zastižených kdekoliv jinde. K získání nezbytného počtu zpětných hlášení ze srovnávacích oblastí je tato metoda použitelná pouze ve velkém geografickém měřítku. Zahrnutým předpokladem ke stanovení „homing rates“ ze zpětných hlášení je to, že lovecký tlak a zranitelnost jsou mezi oblastmi i druhy podobné. Pokud je v některé oblasti lov intenzivnější, zákonitě z něj bude pocházet více zpětných hlášení díky vyšší mortalitě než díky sklonu ptáků se vracet do dané oblasti. Rozdíly v míře zpětných hlášení v různých oblastech může zkreslit odhady „homing rate“ podobným způsobem (Robertson & Cooke 1999).

1.4. Vliv druhu, pohlaví a stáří na fidelitu

1.4.1. Mezidruhové rozdíly ve fidelitě

Jednotlivé druhy ptáků se liší v míře fidelity a disperze. Většina druhů projevuje vysokou míru fidelity a má tendenci se vracet do stejných lokalit po mnoho let (Greenwood & Harvey 1982). Výjimky se vyskytují u druhů, jejichž potravní zdroje v průběhu sezóny značně kolísají a které tak vykazují disperzi napříč věkovými kategoriemi i pohlavím. Příkladem mohou být semenožraví ptáci, dravci závislí na populacích hlodavců či druhy žijící v aridních oblastech, jako je lžičák širokozobý *Malacorhynchus membranaceus* z čeledi Anatidae, který osidluje vhodné habitaty v závislosti na nepravidelných srážkách (Frith 1967). Tyto druhy jsou pak označovány jako nomadické, tedy že mají tendenci se stěhovat za potravními zdroji a usidlovat se a hnízdit tam, kde jsou momentálně přítomné (Andersson 1980).

1.4.2. Vliv pohlaví

Zajímavým jevem, který se vyskytuje v souvislosti s disperzí a fidelitou, je to, že jsou téměř vždy ovlivněny pohlavím daného jedince. Pohlavně - ovlivněná fidelita znamená, že jedno pohlaví má tendenci setrvat ve svém rodišti po delší dobu než to druhé pohlaví, či mít tendenci se do dané lokality vracet s větší pravděpodobností. Pohlavně - ovlivněná disperze je tendence jednoho pohlaví dispergovat dále a s větší pravděpodobností než to druhé. Obecně řečeno projevují samci u ptáků vyšší míry fidelity než samice, a to jak v případě hnízdní fidelity, tak i filopatrie. Tento model byl nalezen u širokého spektra druhů, včetně pěvců, dravců, hrabavých nebo koloniálně hnízdících mořských ptáků (Greenwood 1980).

Pro vysvětlení toho, proč je fidelita a filopatrie ovlivněná pohlavím, bylo navrhnuto několik hypotéz – redukce inbreedingu (Bengtsson 1978), vnitropohlavní kompetice o partnery (Dobson 1982), konflikt mezi rodiči a potomky (Waser & Jones 1983). Nicméně nejvíce citovaným vysvětlením tohoto jevu je hypotéza Greenwooda (1980) založená na rozdílných rozmnožovacích systémech u ptáků a savců. V systému, který je založen na obraně partnera, což se vyskytuje u většiny savců, samci buď dispergují, aby získali partnerku, nebo jsou vyhnáni ze své rodné skupiny dominantním samcem, zatímco samice

těží výhody z toho, že setrvají ve známém habitatu v důsledku vysokých nákladů v době březosti a laktace. V systému založeném na obraně zdroje, který je u většiny ptáků, je kompetice mezi samci zprostředkována jejich schopnostmi udržet si daný zdroj, ne jejich schopností najít si samici. Ačkoli dispergují obě pohlaví, tak se samci usazují blíže svému rodnému teritoriu, zatímco samice se stěhují dále, aby nalezly kvalitní partnery nebo teritoria, ve kterých zahnízdí. Tato hypotéza tedy umožňuje vysvětlit nejen obecné modely fidelity u ptáků a savců, ale také výjimky, které se mezi nimi nacházejí. Jednou patrnou výjimkou jsou právě vrubozobí, kde se vyskytuje vyšší fidelita samic a kde se nachází právě systém založený na obraně partnera. Více se tomuto tématu bude věnovat samostatná kapitola.

Podobnou hypotézou zabývající se pohlavně-ovlivněnými rozdíly v disperzi a fidelitě je hypotéza Oedipus od autorů O.Liberga & T. von Schantze (1985), která se také zabývá jak ptáky, tak savci. Tato hypotéza říká, že v rámci reprodukční kompetice existují nejméně dva typy rozdílů, které jsou ovlivněny pohlavím. Prvním je rozdíl v reprodukčních systémech – tedy zda se jedná o monogamní či polygynní/promiskuitní systém. V monogamních systémech nemají synové takovou možnost konkurovat svým otcům v boji o samice, jako u polygynních/promiskuitních systémů, jelikož samec má dostatečnou kontrolu nad jedinou hnízdící samicí ve svém teritoriu. Navíc, matka pravděpodobně odmítá páření se svým synem za účelem vyhnutí se inbreedingu. Druhým typem rozdílu jsou odlišné způsoby rozmnožování u savců a ptáků. To znamená, že u ptáků mohou mladé samice „podvádět“ svou matku/rodiče tím, že nakladou svá vlastní vejce do hnízda rodičů. U samic savců tato možnost neexistuje, protože březost a porod mohou být jen těžko skryté, a navíc mláďata dcery a matky se nespletou. Na základě těchto faktů je tedy odvozeno, že fidelita a disperze by měla být ovlivněna pohlavím u monogamních ptáků a polygynních/promiskuitních savců. U monogamních ptáků by měla tedy fidelita být ovlivněná ze strany samic a disperze ze strany samců, a opačně by to platilo pro polygynní a promiskuitní savce. Jelikož u polygynních a promiskuitních ptáků se mohou obě pohlaví dostat do konfliktu s rodiči, není předpoklad žádné speciální tendence pro fidelitu a disperzi ani u jednoho pohlaví. Protože u monogamních savců nejsou žádné pohlavím-ovlivněné konflikty mezi rodiči a potomky, předpokládá se fidelita a disperze ve zhruba stejném poměru pro obě pohlaví viz Tab. 1. Navíc existuje i rozdíl v nákladech na reprodukci mezi pohlavími. Pohlaví, které poskytuje

větší rodičovskou péči, trpí také vyšší mortalitou. U savců i ptáků je tímto pohlavím většinou samice. U mnoha druhů ptáků však můžeme najít sdílenou rodičovskou péči, kde určitou část nákladů na reprodukci sdílí i samec, zatímco u savců jsou náklady samic na reprodukci spojené zejména s laktací vždy mnohem vyšší než u samců (Bennet & Owens 2005).

TAB.1 : Předpokládaný vliv pohlaví na disperzi a fidelitu (Liberg & von Schantz, 1985)

	TŘÍDA	
	PTÁCI	SAVCI
ROZMNOŽOVACÍ SYSTÉM	*Vnitrodruhový hnízdní parazitismus ze strany dcer*	*Rodiče nemohou být podvedeni výchovou mláďat svých dcer*
Monogamie Synové nekonkurují otcům	Vyhnáno potomstvo ♀pohlaví	Potomkům obou pohlaví je dovoleno zůstat
Polygamie/ promiskuita Synové konkurují otcům	Vyhnáno potomstvo obou pohlaví	Vyhnání potomstva ♂ pohlaví

1.4.3. Věkové rozdíly ve fidelitě

Téměř u všech druhů ptáků, u nichž byly studovány disperzní vzdálenosti, jedinci urazili mnohem větší vzdálenosti mezi místem narození a místem prvního zahnízdění, než mezi hnízdními lokalitami v jednotlivých letech (Newton 2002). To naznačuje, že vazba na danou lokalitu je mnohem silnější u starších ptáků. Fidelita má také tendenci vzrůstat s věkem jedince. Jedním z mnoha příkladů je krahujec obecný *Accipiter nisus*, kde tendence měnit lokalitu klesala s věkem. Jednoletí jedinci se vždy přesunuly ze špatné lokality, i po úspěšném zahnízdění, a z lokality lepší kvality po hnízdním neúspěchu (Newton & Marquiss 1982).

Důvodem, proč mladí jedinci vykazují nižší míry fidelity může být ten fakt, že jsou v porovnání se staršími jedinci znevýhodněni, zejména co se týče zkušeností a znalostí o dané lokalitě. Míra kompetice navíc vzrůstá s rostoucí populační hustotou. Nejsou to však jen starší jedinci, se kterými musí mladí ptáci kompetovat. U sýkory koňadry *Parus major* bylo prokázáno, že jedinci vylíhlí později v hnízdní sezóně museli dispergovat na větší vzdálenosti než jedinci vylíhlí dříve v sezóně (Dhondt & Huble 1968).

2. Specifika vrubozobých ptáků

Vrubozobí ptáci byli a jsou předmětem mnohých studií. Tato kapitola je věnována některým znakům spojeným zejména s jejich sexuálním a reprodukčním chováním. Jedná se hlavně o časnou tvorbu párů, výskyt monogamie jako dominantního rozmnožovacího systému a rodičovskou péči.

2.1. Načasování tvorby páru

Jedním z pozoruhodných jevů vyskytujících se u vrubozobých je existence časného párování. U mnoha druhů se vytváří párové svazky už několik měsíců před vlastní hnízdní sezónou (Lack 1968). Načasování tvorby párů se však liší jak mezidruhově, tak i vnitrodruhově. Obecně plovavé kachny (Anatini) tvoří páry dříve než potápivé kachny (Aythyini, Mergini). Například kopřivka obecná *Anas strepera* a kachna divoká *Anas platyrhynchos* tvoří páry v říjnu a listopadu, zatímco čírka karolínská *Anas carolinensis* a polák vlnkovaný *Aythya affinis* je vytváří v období ledna až března (Bellrose 1980). Vysvětlením může být ten fakt, že samci potápivých kachen nejsou schopni efektivně bránit potravní zdroje a střežit své partnerky, a tak pro ně stejně není párování dříve než na jaře výhodné (Rohwer & Anderson 1988). Co se týče vnitrodruhových rozdílů, tak často jedinci, kteří první získají svatební šat (breeding plumage), jsou také prvními, kdo vytvoří páry (Weller 1965). Pro vysvětlení fenoménu časného párování bylo formulováno několik hypotéz, které shrnuli Rohwer & Anderson (1988) a Owen & Black (1990):

- „Time of breeding hypothesis“ (Weller 1965) – tato hypotéza předpokládá, že ptáci, kteří první utvoří páry, také první zahnízdí. Rohwer a Anderson (1988) však nalezli pouze slabou korelaci mezi dobou párování a načasováním hnízdění a tato hypotéza potvrzena nebyla.

- „Diet quality hypothesis“ (Paulus 1983) – tato hypotéza tvrdí, že spárovaní jedinci mají vyšší sociální postavení než ti nespárovaní, a mají tedy přístup k lepším potravním zdrojům. Dle této hypotézy by tedy časné párování zvýhodňovalo obě pohlaví. Pokud by tedy hypotéza platila, tak by se časné párování mělo objevit u

všech druhů vrubozobých, což se však neobjevuje (Rohwer a Anderson 1988). Zvýhodnění časněji vytvářených párů však může existovat na vnitrodruhové úrovni (Baldassare & Bolen 2006).

- „Male/male competition hypothesis“ – předpokladem této hypotézy je, že druhy, u nichž je poměr pohlaví značně vychýlen ve prospěch samců, by měly vytvářet páry dříve. Korelace však nebyla nalezena ani v rámci rodu Anas, ani v rámci rodu Aythya a hypotéza byla zamítnuta (Rohwer a Anderson 1988, Baldassare & Bolen 2006).

- „Male costs and female benefits hypothesis“ (Oring & Sayler 1992) – tato hypotéza předpokládá vyváženost mezi výhodami časného párování pro samice, což jsou zejména lepší přístup k potravě, a tedy větší akumulace živin, a vyšší přežívání díky obraně poskytované samcem, a náklady samců ve formě zvýšených energetických nároků a větší mortality při bránění partnerky. K evoluci časného párování tak vedla zejména selekce ze strany samic. I samci však můžou těžit z časného párování, zejména ze získání samice a skrz zlepšení její následné hnízdní úspěšnosti (Oring & Sayler 1992). Tato hypotéza byla v přehledu všech hypotéz preferována.

2.2. Monogamie a rodičovská péče

Monogamie je strategie vyskytující se u 90 % všech ptačích druhů (Lack 1968, Bennet & Owens 2005). Také u vrubozobých je převládající strategií a byla nalezena u 93 % druhů (Oring &Sayler 1992, Kear 2005). Je však důležité rozlišovat mezi sociální a genetickou monogamií, tedy paternitou, protože mimopárové kopulace jsou velmi časté u mnoha druhů kachen (Kear 2005, Baldassare & Bolen 2006). Monogamie se u vrubozobých vyskytuje ve třech formách (Kear 2005):

(1) trvalá u hus a labutí (Anserinae), a husic (Tadornini),

(2) sezónní bez znovuspárování typická pro potápivé a plovavé kachny severní polokoule,

(3) sezónní s opětovným spárováním vyskytující se zejména v tribu Mergini (Newton 2008) a patrně i u kopřivky obecné (Köhler et al. 1995).

Ve vzácných případech však byly zaznamenány výjimky, např. kachna divoká *Anas platyrhynchos* řazená mezi plovavé kachny může vytvářit párové svazky trvající několik sezón (Dwyer 1973).

Způsoby rodičovské péče se v jednotlivých tribech čeledi Anatidae také liší. Samci hus a labutí se výrazně podílí na odchovu mláďat, zejména při jejich vodění a obraně, rodiny také zůstávají často spolu až do začátku příští hnízdní sezóny, což zajišťuje mláďatům vyšší míru přežívání. Podobný model sdílené péče o potomstvo nacházíme také u husic z tribu Tadornini (Cramp & Simmons 1997, Baldassare & Bolen 2006). Sdílená rodičovská péče je mezi vrubozobými považována za primitivní stav (Kear 1970). Jiný model rodičovské péče nacházíme u většiny druhů kachen z tribů Anatini, Aythyni a Mergini, kde samec opouští samici v době, kdy samice inkubuje vejce, takže se výchovy mláďat vůbec nezúčastňuje. Samci osvobození od těchto povinností by tedy měli mít tendenci k polygynii, kde by měli možnost se párovat s více než jednou samicí. Ta se však vyskytuje pouze 7 % druhů vrubozobých a vzniká tedy tento paradox, kdy namísto očekávané polygynie u vrubozobých převažuje monogamní systém (Rohwer & Anderson 1988).

2.3. Důvody vzniku monogamie

Jedním z primárních důvodů vzniku stálé monogamie u hus a labutí se zdá být potřeba obou rodičů k úspěšné výchově potomstva. V experimentu s husou sněžní *Anser caerulescens* se ukázalo, že k obraně a udržování hnízdní lokality jsou nezbytní oba partneři. Na výchovu mláďat sice stačily samice samy, ale péče o potomstvo bez přítomnosti samce mohla mít vliv na výživu mláďat a jejich další přežívání (Martin et al. 1985). Stálá monogamie také přináší výhodu v podobě vyššího reprodukčního úspěchu s narůstajícími léty trvání partnerského svazku. To je zřejmě důvodem, proč husy i labutě vykazují vysokou „mate fidelity“, tedy stálost partnerských svazků. Ze 17 studií hus a labutí, v nichž byly sledovány označené páry, se „mate fidelity“ pohybovala v rozmezí od 92 % do 100 % (Black 1996). Ke změně partnera, kdy jsou oba partneři stále naživu (tzv. „rozvodu“ páru), tedy dochází velmi vzácně. Příkladem může být labuť malá *Cygnus colombianus bewickii*, kdy u 500 označených párů,

které daný rok zahnízdily úspěšně, nebyl zaznamenán ani jediný případ „rozvodu“ (Scott 1988).

Sezónní monogamie kachen má také své důvody. Jednak je to dáno potřebami samic, které v kritickém období produkce vajec vyžadují podporu samce, jehož pozornost pak nemůže být věnována několika samicím najednou (McKinney 1986). Dalším důvodem je, že se párování objevuje několik měsíců v předstihu a samec poté následuje samici do její preferované hnízdní lokality. Není tedy zřejmě možné, aby samec následoval více než jednu samici. Rohwer & Anderson (1988) vysvětlují rozpad párů během inkubace tím, že přítomnost samce během celé hnízdní sezóny by také mohla naopak zvýšit ztráty vajec a mláďat, protože kachny nejsou ve většině případů na rozdíl od hus a labutí schopny fyzické obrany hnízda a jasně zbarvené opeření samců většiny druhů by bylo snadněji detekovatelné predátory. Toto vysvětlení však lze zpochybnit pravidelným přepeřování samců do tzv. klidového šatu po rozpadu párů, tedy zpravidla po zahájení inkubace snůšky (Cramp & Perrins 1977).

3. Hnízdní fidelita

Jedním z prvních zjištění vzešlým ze zpětných hlášení kroužkovaných jedinců byl ten fakt, že pokud ptáci již hnízdili v určité oblasti, měli tendenci zde zůstat, či se na dané místo opakovaně vracet v následujících letech. Někteří jedinci se nevracely pouze na stejnou lokalitu („breeding - site fidelity“), ale dokonce i stejné hnízdo („nest - site fidelity“). Hnízdní fidelita byla postupně zdokumentována u široké škály ptačích druhů zahrnující pěvce, dravce, koloniálně hnízdící mořské ptáky či vrubozobé, a to jak u stálých, tak i migrujících populací (Newton 2008). Ukázalo se, že vrubozobí ptáci jsou mezi ostatními taxony výjimkou v tom, že samice většiny vrubozobých vykazují vyšší míru fidelity než samci (Rohwer a Anderson 1988). U většiny ostatních druhů ptáků, jako jsou například pěvci, jsou to samci, kteří vykazují silnou vazbu k lokalitě, kde obhajují teritorium a lákají samice (Lack 1968).

3.1. Hnízdní fidelita u vrubozobých

Fidelita samic u vrubozobých ptáků byla první zdokumentována u plovavých kachen (Anatini) včetně dodnes nejstudovanějšího druhu kachny divoké *Anas platyrhynchos* (Lincoln 1934). Od té doby byla dokázána jak u sezónně monogamních druhů, jako je většina potápivých a plovavých kachen, tak i u druhů se stálou monogamií, tj. u hus a labutí (Baldassare & Bolen 2006). Návrat do lokality předchozího hnízdění je pro samici jednoznačně výhodný, protože je to ona, kdo investuje více do reprodukce a trpí během hnízdní sezóny vyšší mortalitou (Sargeant et al. 1984). Fidelita tedy samici umožňuje lepší využití potravních zdrojů, zvyšuje její reprodukční úspěch a poskytuje jí známé prostředí pro výchovu potomstva.

Rohwer a Anderson (1988) připisují existenci vyšší fidelity samic časnému párování, a faktu, že po vytvoření páru následuje samec samici do její vybrané lokality, ať už se jedná o její rodnou oblast, či místo zahnízdění v předchozím roce. Tomuto jevu, kdy se samec následuje samici, se říká „abmigrace“ a je typický právě pro plovavé kachny z tribu Anatini (Owen & Black 1990). Pojem „abmigrace“ tedy představuje jakousi formu emigrace a používá se pro popis chování těch jedinců migrujících druhů, kteří změní své tahové cesty (Thompson 1931). Hypotéza, zda je „abmigrace“ skutečně spojena s časným párováním a překrytím zimovišť populací užívající různé tahové cesty, byla testována pomocí více než 9000 zpětných hlášení o jedincích čírky obecné *Anas crecca*, okroužkovaných v 50. – 70.

letech v oblasti Camargue v jižní Francii (Guillemain et al. 2005). Oblast Camargue je považována za součást Mediterránní tahové cesty, a tak zde byla „abmigrace“ definována jako změna tahové cesty z Mediterránní (Severovýchodní Evropa, Střední Evropa, Mediterránní oblast) na Severozápadní (Skandinávie, Atlantské pobřeží) evropskou tahovou cestu (Scott & Rose 1996). Pokud by hypotéza platila, tak by měla být „abmigrace“ prokazatelně vyšší u samců a její frekvence by měla narůstat s dobou uplynulou mezi kroužkováním a zpětným hlášením. Přestože byla míra „abmigrace“ vysoká, ani jeden z těchto předpokladů potvrzen nebyl – míra „abmigrace“ byla podobná u obou pohlaví a nevykazovala žádný vzrůst od doby kroužkování. Výsledky studie tak naznačují, že mezi oběma tahovými cestami tak existuje určitá prostupnost pro všechny skupiny jedinců. Podobné výsledky prokázala studie hvízdáka euroasijského *Anas penelope*, kde také nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi mírou „abmigrace“ u samců a samic (Owen & Mitchell 1988). Také dosud analyzované údaje z území České republiky dokládají „abmigraci“ u samců i samic, avšak u samic je zřejmě častější (Musil et al. 2001).

Dalším důsledkem tvorby párů na zimovištích, které mohou sdílet různé populace, je také skutečnost, že samci se mohou dostat každým rokem do jiných hnízdišť navzájem vzdálených i stovky kilometrů (Newton 2008). U většiny druhů kachen tedy samci vykazují velmi nízké míry fidelity, ačkoli nespárovaní samci se mohou vracet do jim známých lokalit (Anderson et al. 1992).

Hnízdní fidelita u hus a labutí je ovlivněna dobou trvání partnerského svazku. Protože tyto druhy tvoří stálé páry, lze v těchto zavedených párech očekávat podobou hnízdní fidelitu u obou partnerů, protože samec následuje svou partnerku každým rokem na stejnou lokalitu, a tudíž je u něj podobná míra fidelity. To bylo prokázáno například ve studii berneška velké *Branta canadensis*, kdy dospělci obou pohlaví vykazovali podobnou míru fidelity. Naopak po rozpadu páru, způsobeném nejčastěji úmrtím samice, vykazovali samci nižší míry fidelity, protože následovali novou partnerku do její preferované lokality (Lessels 1985). V případě „rozvodu“ či ztráty partnera mohou navíc někteří jedinci zůstat po nějakou dobu nespárovaní a vracet se na svou preferovanou lokalitu (Owen et al. 1988).

3.2. Studie hnízdní fidelity u vrubozobých

Prvotní důkaz o fidelitě samic u vrubozobých pochází ze studií založených na označení a zpětném odchycení jednotlivých jedinců, které poskytovaly nízké (pravděpodobně značně podceněné) odhady „return rates“ (Newton 2008). Doklady o fidelitě závisely na odchytu vracejících se jedinců a následném přečtení jejich značek. Jelikož byly samice většinou odchytávány během hnízdění, data pocházející z těchto studií byla zkreslena variabilními proměnnými jako je predace hnízda či pravděpodobnost odchytu samice. Pozdější studie už poskytly značně zpřesněné odhady „return rates“ díky použití lepších značících technik včetně barevného individuálního značení jedinců, což umožnilo jejich zaznamenání bez nutnosti odchytu, a tak mohli být identifikováni téměř všichni jedinci vracející se do studované lokality (Anderson et al. 1992).

Mnoho odhadů „return rates“ pochází ze studií, kde byli jedinci primárně kroužkováni za jiným účelem než je stanovení míry fidelity, a tak se metody studia, velikosti vzorků a pravděpodobně i kvalita dat mezi jednotlivými studiemi mohou značně lišit. Dalšími problémy při porovnávání studií jsou také různé velikosti studovaných areálů a nemožnost srovnání jednotlivých „return rates“, které jsou složené z jednotlivých dílčích pravděpodobností – „survival rate“, „homing rate“ a „recapture/resighting rate“ (Hestbeck et al. 1991).

V přílohách práce jsou shrnuty výsledky ze 41 studií týkající se 23 druhů, které jsou však poměrně nerovnoměrně pokryty, jak mezi jednotlivými druhy, tak i mezi oblastmi. Většina prací pochází ze Severní Ameriky. Z Evropy je známo jen několik málo prací, mezi nimiž nejvýznamnější je studie 3 druhů kachen v oblasti Engure Marsch v Lotyšsku (Blums 2002). Mezi studovaným druhy převažují kachny z tribů Anas a Aythya, méně prací už je věnováno kachnám z tribu Mergini a podčeledi Anserinae. U většiny studií byla hnízdní fidelita měřena pouze u samic. Doba studia fidelity se napříč studiemi také značně liší, některé studie trvaly pouze několik let, zatímco jiné i přes tři desítky let.

Většina studií se věnovala měření regionální fidelity, tedy návratnosti jedinců na danou lokalitu. Výsledky míry této fidelity jsou těžko porovnatelné, jelikož značně kolísají. Obecně jsou míry fidelity u samců nižší než u samic, což odpovídá předpokladu, že u

vrubozobých je pohlavně – ovlivněná fidelita ze strany samic. Starší studie zaznamenaly poměrně nízké míry fidelity, zatímco ty novější naopak poměrně vysoké, blížící se 100% fidelitě (viz Blums 2002, Doherty et al. 2002, Nicolai 2005). Důvodem je zřejmě použití různých značících metod od kovových kroužků přes barevné kroužky až po individuální nosní značky a telemetrické sledování, které následně umožnily získání zpětných hlášení v různé míře. Dalším rozdílem je pak užití jiných modelů k výpočtu jednotlivých parametrů, jako je „return rate“ či survival rate“. Tři výše zmíněné novější studie využily metodu vyvinutou Burnhamem (1993), která umožňuje vypočítat míru fidelity s eliminací parametru přežívání (program MARK, White & Burnham 1999), což značně zpřesňuje následné odhady fidelity. Přestože se zdá být tato metoda užitečná při odhadech fidelity, je stále málo využívána.

Některé studie, týkající se zejména dutinově hnízdících druhů, také zaznamenávaly „nest-site“ fidelitu, tedy návrat samic do stejné budky či hnízdní dutiny. Zde jsou výsledky studií lépe porovnatelné a míry této fidelity se pohybují se v rozmezí 42 až 68%. Čtyři z těchto studií měřily jak „nest-site“, tak i regionální fidelitu, kde pak byla ve všech případech zjištěna nižší míra fidelity u „nest-site“ fidelity než u „regionální fidelity“. Obecně lze také říci, že dutinově hnízdící druhy vykazovaly vyšší míry fidelity než druhy hnízdící na zemi.

Intenzita míry studia hnízdní fidelity se u jednotlivých druhů kachnovitých výrazně lišila. Jediný druh, u něhož se mi podařilo získat více publikovaných údajů o míře hnízdní fidelity byla kachna divoká, kde existuje 10 publikovaných studií na toto téma. Tyto studie se liší geografickou polohou zkoumaných území (zeměpisnou šířkou, kontinentem), rokem publikování (a s ním související metodikou zpracování a interpretace dat), metodou značení (kovové kroužky, barevné kroužky, nosní značky). Statistické hodnocení těchto rozdílů je vzhledem k nízkému počtu dostupných studií značně obtížné až nemožné. Lze však zmínit například vysokou míru hnízdní fidelity u studie Doherty et al. (2002) využívající stanovení míry hnízdní fidelity dle Burhama (1993). Naopak nejnižší míru fidelity zjistil Sowls (1955) využívající značení pomocí barevných kroužků. Je zajímavé, že druhá nejnižší míra fidelity byla zaznamenána v jediné studií pocházející z Evropy, a to z Polska (Majewski & Beszterda 1990).

4. Faktory ovlivňující fidelitu

4.1. Vztah mezi hnízdní fidelitou a reprodukční úspěšností

Široce rozšířený výskyt hnízdní fidelity mezi ptáky naznačuje, že toto chování je pro jedince výhodné (Hepp & Kennamer 1992). Hnízdní fidelita (návrat na hnízdiště) může být ovlivněna řadou faktorů, mezi něž k nejvýznamnějším a nejčastěji diskutovaným patří úspěšnost předchozího hnízdění. Na druhou stranu samotný návrat na hnízdiště může ovlivnit průběh hnízdění (reprodukční parametry) a výsledně i celkovou reprodukční úspěšnost v roce následujícím.

4.1.1. Vliv předchozího hnízdění na fidelitu

Rozhodnutí, zda se vrátit na předchozí hnízdní lokalitu, ovlivňuje řada faktorů. Patrně nejdůležitějším z nich je vliv předchozí reprodukční zkušenosti. U jedinců hnízdících úspěšně je větší pravděpodobnost, že se vrátí na předchozí lokalitu než u těch, kteří úspěšní nebyli, což bylo prokázáno v mnoha studiích nejen u vrubozobých, ale i u jiných druhů ptáků (Greenwood & Harvey 1982, Haas 1998). Pozitivní vztah mezi hnízdní úspěšností, vyjádřenou pomocí úspěšnosti snůšky i počtu vyvedených mláďat, v jednom roce a fidelitou v roce následujícím byl prokázán ve studii populací poláka velkého *Aythya ferina* a lžičáka pestrého *Anas clypeata* na významné hnízdní lokalitě vrubozobých v Engure Marsch v Lotyšsku. U třetího studovaného druhu v této lokalitě, poláka chocholačky, byl tento pozitivní vztah prokázán pouze v případě vyjádření hnízdní úspěšnosti pomocí počtu vyvedených mláďat, protože úspěšnost snůšek byla u tohoto druhu velmi vysoká, což znemožnilo prokázat korelaci fidelity a hnízdního úspěchu (Blums 2002).

Dalším příkladem může být studie kachničky karolínské *Aix sponsa* na lokalitě Savannah River v Jižní Karolíně, kdy 47,2 % samic, které zahnízdily úspěšně, se vrátilo v další sezóně na stejné hnízdo, zatímco u neúspěšných samic se jich na stejné hnízdo vrátilo pouze 10,8 % (Hepp&Kennamer 1992) – viz Tab. 2.

Tab. 2. Tabulka ukazuje na vztah mezi hnízdním úspěchem samic kachničky karolínské v roce *t* a hnízdní fidelitou v roce *t* + 1 v Jižní Karolíně, USA (Hepp & Kennamer 1992)

Stupeň „nest-site" fidelity	Hnízdní úspěch	
	úspěšní (%)	neúspěšní (%)
Stejné hnízdo	102 (47)	4 (11)
Jiné hnízdo, stejná lokalita	72 (33)	23 (62)
Jiné hnízdo i lokalita	42 (19)	10 (27)

Ve studii zaměřené na populaci hohola bělavého *Bucephala albeola* v Britské Kolumbii v Kanadě (Gauthier 1990) se však neprokázalo, že by hnízdní úspěšnost v jednom roce ovlivnila návratnost samic v roce následujícím. Je tedy možné, že v určitých podmínkách výhody fidelity převáží náklady na disperzi, i v případě hnízdního neúspěchu.

Obecně je ale u samic všech druhů ptáků obvyklé, že po neúspěšném hnízdění změní lokalitu (Harvey et al. 1979, Dow & Fredga 1983). Zdá se, že samicím toto chování přináší výhody, jak naznačuje například studie samic hohola severního *Bucephala clangula*, kdy 81 % samic, které po předchozím neúspěchu změnily hnízdo, zahnízdilo v následující sezóně úspěšně.

4.1.2. Vliv fidelity na následnou reprodukci

Hnízdní fidelita u vrubozobých ptáků je předmětem mnoha studií. Většina studií se však zabývá pouze měřením míry fidelity a jen některé se také věnují jejímu vztahu s reprodukčním úspěchem v následujícím roce. Ke studiu tohoto vztahu jsou obzvláště vhodné zejména ty dutinově hnízdící druhy, jako je například hohol bělavý *Bucephala albeola* či kachnička karolínská *Aix sponsa*. Sledování fidelity, stejně jako jednotlivých reprodukčních

parametrů je takto hnízdících druhů je snazší než u druhů hnízdících na zemi či v litorálních porostech. Hnízdní fidelita u obou typů hnízdění je přitom obdobná (Sowls 1955).

Obecně se předpokládá, že hnízdní fidelita zvyšuje reprodukční úspěšnost (Greenwood & Harvey 1982). Výsledky studie hohola severního *Bucephala clangula* (Dow & Fredga 1983) ukázaly, že samice, vracející se do stejné hnízdní budky jako v předchozím roce, měly tendenci produkovat větší snůšky, měly více mláďat a začaly hnízdit dříve, než samice, které hnízdo oproti loňské sezóně změnily, viz Tab. 3. Podobně také samice hohola bělavého *Bucephala albeola* hnízdící ve stejné hnízdní dutině zahnízdily dříve a měly větší snůšky (Gauthier 1990). Kvůli malému počtu analyzovaných dat se však v tomto případě nepodařilo prokázat signifikantní rozdíl. Samice kachničky karolínské *Aix sponsa*, které se vrátily na stejné hnízdo, zahnízdily průměrně o 13 dní dříve než samice, které se vrátily pouze do stejné mokřadní lokality, ale na jiné hnízdo, a o 19 dní dříve než samice, které změnily hnízdo i lokalitu. Pozitivní korelace mezi fidelitou a reprodukčním úspěchem se však ani v této studii prokázat nepodařilo (Hepp & Kennamer 1992). Nelze však vyloučit, že fidelitní samice mohly být úspěšnější v produkci mláďat, čímž se ale uvedená studie nezabývala. Dle Hindeho (1956) jsou hlavní důvody vyššího reprodukčního úspěchu u fidelitních samic znalost dané lokality spojená s redukcí času při hledání nové lokality či místa zahnízdění, výnosnější využívání místních potravních zdrojů a povědomí o přítomnosti predátorů.

Tab. 3. Porovnání reprodukčních parametrů samic hohola severního hnízdících ve stejném hnízdě jako rok předtím s jejich reprodukčními parametry v případě meziroční změny hnízda na lokalitě Varmland, Švédsko (Dow & Fredga 1983).

	Velikost snůšky	Počet mláďat	Datum začátku snášení vajec
Změna hnízda	8.80 ± 0.36	8.43 ± 0.35	+3.51 ± 1.42
Návrat na stejné hnízdo	9.89 ± 0.35	9.05 ± 0.43	-6.00 ± 1.64
Rozdíl v reprodukčních parametrech v případě návratu na stejné hnízdo *	+1.10 ± 0.47 (více vajec)	+0.62 ± 0.46 (více mláďat)	-9.5 ± 1.79 (časnější začátek)

Data počátku hnízdění jsou stanovena jako počet dní před (−) nebo po (+) průměru (nula).

* Dané hodnoty jsou změny pozorované u stejných samic

Načasování hnízdění je velmi důležitý faktor ovlivňující reprodukční úspěšnost. Samice, které zahnízdí dříve, mají větší snůšky a více mláďat než ty, které zahnízdí později (viz např. Lack 1968, Owen & Black 1990, Kear 2005). Načasování hnízdění má také vliv na přežívání mláďat. Mnoho studií ptáků ukázalo, že mláďata dříve hnízdících samic rostou a přežívají nejlépe (Sedinger & Flint 1991). Dřívějším zahnízděním také samice zvyšují šanci na novou snůšku v případě neúspěchu té první či na více snůšek v rámci jedné sezóny (Kennamer & Hepp 1987).

4.2. Vliv dalších faktorů na fidelitu

Úspěšnost předchozího hnízdění je pouze jedním z faktorů, který ovlivňuje fidelitu. Mezi další významné faktory patří zejména velikost hnízdící populace a vliv okolního prostředí.

4.2.1. Velikost hnízdící populace

Vyšší hustota jedinců znamená větší kompetici o hnízda, což je významné hlavně u dutinově hnízdících druhů (Dow & Fredga 1983) či druhů hnízdících v koloniích. S rostoucí velikostí populace lze tedy očekávat nižší návratnost jedinců obou pohlaví. Degradace habitatu způsobená rostoucí velikostí populace mohla zvýšit pravděpodobnost disperze z tradičních hnízdních lokalit u husy sněžní *Anser caerulescens caerulescens* (Cooch et al. 1993). Podobně také vysoká populační hustota ovlivnila návratnost samic berneška tmavé kanadské *Branta bernicla nigricans* na jejich rodné lokality. Navíc mohla ovlivnit také pravděpodobnost toho, že samice v daném roce nezahnízdily (Lindberg et al. 1998). Negativní vztah mezi rostoucí populační hustotou a pravděpodobností návratu na danou lokalitu však nebyl potvrzen v případě samic kachničky karolínské, kdy velikost populace neměla vliv na jejich rozhodnutí se vrátit na stejné hnízdo (Hepp & Kennamer 1992).

S větší velikostí populace souvisí také častější výskyt hnízdního parazitismu, tedy snesení vejce jiné než inkubující samice do inkubované snůšky. Parazitismus se však objevuje méně často ve snůškách, které jsou sneseny později v hnízdní sezóně, a tedy naopak jsou častěji parazitovány snůšky těch samic, které zahnízdí dříve (Dow 1982). Samice tedy mohou změnit hnízdní lokalitu, aby se vyhnuly hnízdnímu parazitismu. V této

souvislostmi však lze obtížně odlišit, zda snížení pravděpodobnosti parazitace snůšky ovlivní změna lokality nebo posun hnízdění do pozdější fáze hnízdní sezóny.

4.2.2. Vliv prostředí

Kvalita lokality může spolu s předchozí reprodukční zkušeností také působit na rozhodnutí se vrátit na lokalitu předchozího hnízdění. Zvláště u kachen je kvalita a dostupnost vodních ploch důležitým parametrem ovlivňujícím jejich reprodukci. Johnson a Grier (1988) se domnívají, že pokud jsou v určité oblasti v daném roce vysoké srážky, které ovlivní počet vhodných lokalit a výšku vodní hladiny, mají kachny větší tendenci se vracet, než v letech na srážky chudých. Tento vztah byl odvozen ze studií mnoha druhů kachen. Jedním z příkladů, kde byl prokázán vztah fidelity a výšky vodní hladiny, je lžičák pestrý *Anas clypeata* (Blums 2002). Relativně vysoká hladina vody znamenala pro samice lepší přístup k hnízdním lokalitám a lepší potravní podmínky, zejména v kritickém období snášení vajec a inkubace. V letech na srážky příznivých pak byla skutečně zjištěna vyšší míra fidelity než v letech, kdy byla srážkové úhrny nižší.

Také klimatické faktory, jako je teplota během zimního období, mohou ovlivnit míru fidelity. U poláka velkého *Aythya ferina* a poláka chocholačky *Aythya fuligula* byl prokázán vliv teplot na zimovištích na míry přežívání („survival rates“), což následně ovlivnilo také jejich míry návratnosti („return rate“). Vliv teplot na přežívání byl však prokazatelně větší u prvního zmíněného druhu, který je svým způsobem získávání potravy náchylnější na její nedostatek během tuhých zim, a trpí pak vyšší mortalitou (Suter & van Eerden 1992).

Je tedy zřejmé, že na rozhodnutí jedince vrátit se na stejné hnízdo či lokalitu se podílí mnoho faktorů. Nejvýznamnějším z nich je bezpochyby předchozí hnízdní zkušenost – jedinci úspěšní mají větší tendenci se vrátit na stejnou lokalitu než ti neúspěšní. Protože však na celkové reprodukční parametry mají vliv i další faktory jako je kvalita habitatu, velikost populace, predace a další, není možno jejich vlivy od sebe odlišit a uvažovat pouze o působení jednoho z nich. Záleží tedy na konkrétních podmínkách daného prostředí, ve kterém se zrovna daný jedinec nachází.

Závěr

Tato literární rešerše je věnována problematice hnízdní fidelity u vrubozobých ptáků. Obecně je hnízdní fidelita u ptáků ovlivněna pohlavím a věkem jedince, také jednotlivé druhy ptáků se vzájemně v míře fidelity a disperze značně liší. Z faktorů, které působí na hnízdní fidelitu, byla podrobně zmíněna zejména předchozí reprodukční zkušenost. Obecně mají jedinci tendenci se vracet na stejnou lokalitu či dokonce stejné hnízdo po hnízdním úspěchu v předchozím roce a lokalitu změnit po neúspěchu. Na jejich rozhodnutí se vrátit nebo se přestěhovat jinam však mohou působit i jiné faktory, jako je velikost hnízdící populace či převládající podmínky okolního prostředí. Je tedy zřejmé, že fidelitu ovlivňuje mnoho faktorů, které působí společně. Porovnávání jednotlivých studií fidelity u vrubozobých je obtížné zejména z důvodů užití různých metodik a modelů k výpočtu míry fidelity. Proto by se do budoucna měla převládnout snaha o sjednocení těchto metod, což by následně umožnilo lepší srovnání získaných výsledků a analýzu faktorů ovlivňujících hnízdní fidelitu různých druhů v odlišných geografických a ekologických podmínkách.

Seznam citované literatury

Afton, A. D. 1983. Male and female strategies for reproduction in lesser scaup. Dissertation, University of North Dakota, Grand Forks, USA ex Anderson et al. 1992.

Alliston, W. G. 1979. The population ecology of an isolated nesting population of redheads (Aythya americana). Dissertation, Cornell University, Ithaca, New York, USA ex Anderson et al. 1992.

Anderson, M. G. 1985. Social behavior of breeding canvasbacks (Aythya valisineria): male and female strategies of reproduction. PhD. Thesis, Univ. Minnesota, Minneapolis. 281 pp. ex Anderson et al. 1992.

Anderson, M. G., Rhymer, J. M. & Rohwer, F. C. 1992. Philopatry, dispersal, and the genetic structure of waterfowl populations. Ecology and Management of Breeding Waterfowl (eds B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu), pp. 365–395. University of Minnesota Press,Minneapolis.

Andersson, M. 1980. Nomadism and site tenacity as alternative reproductive tactics in birds. J. Anim. Ecol. 49: 175-184 ex Greenwood 1982.

Ankney, C. D., MacInnes, C. D. 1978. Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. Auk 95: 459-471 ex Robertson & Cooke 1999.

Arnold, T. W., Anderson, M. G., Sorenson, M. D. & Emery, R. B. 2002. Survival and philopatry of female Redheads breeding in southwestern Manitoba. Journal of Wildlife Management 66:162–169.

Baldassare, G. A. & Bolen, E. G. 2006. Waterfowl Ecology and Management. Krieger Publishing Company. Malabar, Florida.

Bellrose, F. C. 1980. Ducks, geese and swans of North America. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania ex Baldassare & Bolen 2006.

Bengtson, S. A. 1972. Breeding ecology of the Harlequin Duck (Histrionicus histrionicus L.) in Iceland. Ornis Scandinavica 3: 1-19 ex Anderson et al. 1992.

Bengtsson, B. 0. 1978. Avoiding inbreeding: at what cost? Journal of Theoretical Biology 73:439-444 ex Greenwood 1980.

Bennet, P. M. & Owens, P. F. 2005. Evolutionary Ecology of Birds. Oxford University Press, New York.

Berthold, P. 2001. Bird Migration: A general Survey, English edn. Oxford University Press, New York.

Bishop, R. A., Humburg, D. D. & Andrews, R. D. 1978. Survival and homing of female mallards. J. Wildl. Manage. 42:192-196 ex Anderson et al. 1992.

Black, J. M. 1996. Introduction: pair bonds and partnerships. Pages 3-20 in J. M. Black, editor. Partnership in birds. The study of monogamy. Oxford University Press, Oxford ex Kear 2005.

Black, J. M. 1996. Partnerships in birds: The study of monogamy. Oxford University Press, Oxford ex Robertson & Cooke 1999.

Blohm, R. J. 1979. The breeding ecology of the Gadwall in southern Manitoba. Dissertation, University of Wisconsin, Manitoba ex Anderson et al. 1992.

Blums, P. 2002. Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of Europian ducks. Journal of Animal Ecology Vol. 71, 431-450.

Bolen, E. G. & McCamant, R. E. 1977. Mortality rates for black-bellied whistling ducks. Bird-banding 48:350-353 ex Anderson et al. 1992.

Burnham, K. P. 1993. A theory for combined analysis of ringed recovery and recapture data in marked individuals. In: The study of birds populations (Lebreton, J. D., North, P. M., eds). Basel: Birkhauser, 199-213.

Cepák, J., Klvaňa, P., Škopek, L., Schröpfer, L., Jelínek, M., Hořák, D., Formánek, J. & Zárybnický, J. 2008. Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventinum, Praha.

Cooch, E. G., Jefferies, R. L., Rockwell, R. F. & Cooke, F. 1993. Environmental change and the cost of philopatry: an example in the Lesser Snow Goose. Oecologia 93:128-138 ex Lindberg et al. 1998.

Cooke, F. & Findlay, C. S. 1982. Polygenic variation and stabilizing selection in a wild population of Lesser Snow Geese (Anser caerulescensc aerulescens). Amer. Natur. 120: 543-547 ex Anderson et al. 1992.

Cooke, F., MacInnes, C. D. & Prevett, J. P. 1975. Gene flow between breeding populations of Lesser Snow Geese. Auk 92: 493-510.

Coulter, M. W. & Miller, W. R. 1968. Nesting biology of Black Ducks and Mallards in northern New England. Vermont Fish and Game Dept. Bull. 68: 1-74 ex Anderson et al. 1992.

Cramp, S. & Perrins, C. M. 1977. The birds of the Western Palearctic. Vol 11.: Buntings and New York Warblers. Oxford University Press, Oxford and New York.

Derrickson, S. R. 1977. Aspects of breeding behavior in the Pintail (Anus acuta). Ph.D. thesis, Univ. Minnesota, Minneapolis ex Anderson et al. 1992.

Dhondt, A. A., Huble, J. 1968. Fledging date and sex in relation to dispersal in young tits. Bird Study 15: 127-134 ex Greenwood & Harvey 1982.

Dobson, S. F., 1982. Competition for mates and predominate juvenile male dispersal in mammals. Anim Behav 30: 1183-1192 ex Doherty et al. 2002.

Doherty, P.F., Nichols, J.D., Tautin, J., Voelzer, J.V. Smith, G.W., Benning, D.S., Bidwell, J.K., Bollinger, K., Brazda, A.R., Buelna, E.K., Goldsberry, J.R., King, R.J., Roetker, F.H., Solberg, J.W., Thorpe, P.P. & Wortham, J.S. (2002). Sources of variation in breeding ground fidelity of mallards (Anas platyrhynchos). Behavioural Ecology, 13:543-550.

Doty, H. A., & Lee, F. B. 1974. Homing to nest baskets by wild female Mallards. J. Wildl. Mgmt. 38: 714-719.

Dow, H. & Fredga, S. 1983. Breeding and natal dispersal of the goldeneye, Bucephala clangula. Journal of Animal Ecology **52**: 681-695.

Dow, H. 1982. Breeding ecology of the goldeneye, Bucephala clangula (L.). Unpublished Ph.D. thesis, University of Newcastle upon Tyne ex Dow & Fredga 1983**.**

Dwyer, T. J., Derrickson, S. R., Gilmer, D. S. 1973. Migrational homing by a pair of Mallards. Auk 90:687.

Erskine, A. J. 1972. Buffleheads. Can. Wildl. Serv. Monogr. Ser. 4. ex Anderson et al. 1992.

Evrard, J. O. 1999. Mallard and Blue-winged Teal philopatry in Northwest Wisconsin. North American Bird Bander 24: 38-42.

Fox, A. D. J. 2005. Population ecology. In: Kear, J. 2005: Bird Families of the World: Ducks, Geese and Swans. Oxford University Press, Oxford, U: 62-75.

Frith, H. J. 1967. Waterfowl in Australia. Sydney: Angus & Robertson ex Greenwood & Harvey 1982.

Gates, J. M. 1962. Breeding biology of the gadwall in northern Utah. Wilson Bull. 74:43-67 ex Anderson et al. 1992.

Gauthier , G. 1990. Philopatry, nest-site fidelity and reproductive performance in Buffleheads. Auk 107: 126–132.

Gollop, J. B. 1959. Homing. Naturalist 10(1): 29-30 ex Anderson et al. 1992.

Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28: 1140-1162.

Greenwood, P. J., Harvey, P. H., Perrins, C. M. 1978. Inbreeding and dispersal in the Great Tit. Nature 271: 52-54 ex Robertson & Cooke 1999.

Greenwood, P. J. & Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. Annual review of Ecology and Systematics 13:1-21.

Grice, D. & Rogers, J. P. 1965. The Wood Duck in MassachusettsF. inal Report, Federal Aid Project W- 19R, Massachusetts Div. Fish and Game ex Anderson et al. 1992.

Guillemain, M., Sadoul, N. & Simon, G. 2005. European flyway permeability and abmigration in teal Anas crecca, an analysis based on ringing recoveries. Ibis, 147, 688-696.

Haas, C. A. 1998. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach. Auk 115:929-936.

Harvey, P. H., Greenwood, P. J. & Perrins, C. M. 1979. Breeding area fidelity of Great Tits (Parus major). J. Anim. Ecol. 48: 305-313 ex Gauthier 1990.

Hepp, G. R. & Kennamer, R. A. 1992. Characteristics and consequences of nest-site fidelity in wood ducks. Auk 109:812-818.

Hestbeck, J. B., Nichols, J. D., Malecki, R. A. 1991. Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada Geese. Ecology 72: 523-533.

Hinde, R. A. 1956. The biological significance of the territoriesof birds. Ibis, 98, 340-369.

Howard, W. E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. Am. Midl. Nat. 63: 152-161 ex Greenwood & Harvey 1982.

Johnson, D. H. & Grier, J. W. 1988. Determinants of breeding distributions of ducks. Wildl. Monogr. 100:1-37.

Johnson, D. H., Nichols, J. D., Schwartz, M. D. 1992. Population dynamics of breeding waterfowl. Pages 446-485 in Breeding ecology and management of waterfowl (B. D. J. Batt, A.D. Afton, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu). University of Minnesota Press, Minneapolis.

Johnson, D. J. 1978. Age related breeding biology of the redhead duck in southwestern Manitoba. Thesis, Texas A & M University, College Station, USA ex Anderson et al. 1992.

Kear, J. 1970. The adaptive radiation of parentel care in waterfowl. Pages 357-392 in J. H. CROOK, editor. Social behavior in birds and mammals. Academic Press, London ex Baldassare & Bolen 2006.

Kear, J. 2005. Bird Families of the World: Ducks, Geese and Swans. Oxford University Press, Oxford, UK.

Kennamer, R. A., & Hepp, G. R. 1987. Frequency and timing of second broods in Wood Ducks. Wilson Bull. 99:655-662 ex Hepp & Kennamer 1992.

Köhler, P., Köhler, U., Pykal, J., von Krosigk, E. & Firsching, U. 1995. Sustained pair bonds during moult migration? Pair – formation during break up of family Gross in Gadwall Anas stopera. J. Orn. 136: 167-175.

Kuchel, C. R. 1977. Some aspects of the behavior and ecology of Harlequin Ducks breeding in Glacier National Park, Montana. Unpublished M.S. thesis, Missoula, Univ. Montana ex Anderson et al. 1992.

Lack D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen, London.

Lessells, C. M. 1985. Natal and breeding dispersal of Canada geese Branta canadensis. Ibis **127**: 31-41.

Liberg, O. & von Schantz, T. 1985. Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the Oedipus hypothesis. Am. Nat. 126, 129-135.

Lincoln, F. C. 1934. The operation of homing instinct. Bird-Banding 5 :149-155.

Lindberg, M. S., J. S. Sedinger, D. V. Derksen, and R. F. Rockwell. 1998. Natal and breeding philopatry in a Black Brant (Branta bernicla nigricans), Metapopulation. Ecology **79**:1893–1904.

Lokemoen, J. T., Duebberta, H. F. & Sharp, D. E. 1990. Homing and reproductive habits of Mallards, Gadwalls, and Blue-winged Teal. Wildl. Monogr. 106.

Majewski, P. & Beszterda, P. 1990. Influence of nesting success on female homing in the mallard. J Wildl Manag 54: 459-462 ex Anderson et al. 1992.

Martin, K., Cooch, F. G., Rockwell, R. F., Cooke, F. 1985. Reproductive performance in Lesser Snow Geese : are two parents essential? Behav. Ecol. Sociobiol. 17:257-263 ex Baldassare & Bolen 2006.

McHenry, M. G. 1971. Breeding and post-breeding movements of blue-winged teal (Anas discors) in southwestern Manitoba. Ph.D. Thesis, Univ. Oklahoma, Norman. 76pp ex Anderson et al. 1992.

McInnes, C. D. & B. C. Lieff, B. C. 1968. Individual behavior and composition of a local population of Canada geese. Pp. 93-101. In Hine, R. L., and C. Schoenfeld (Eds.). Canada goose management. Dembar, Madison, Wis. 195 pp ex Anderson et al. 1992.

McKinney, F. 1986. Ecological factors influencing the social systems of migratory dabbling ducks. Pages 153-174 in D. I. Rubenstein, R. W. Wrangham, editors. Ecological aspects of social evolution – birds and mammals. Princeton University Press, Princeton, New Jersey ex Baldassare & Bolen 2006.

Musil, P., Cepák, J., Hudec, K. & Zárybnický, J. 2001: The long-term trends in the breeding waterfowl populations in the Czech Republic. Oiseaux Migrateurs du Paléarctique Occidental & Institute of Applied Ecology, PB tisk Příbram, Czech Republic.

Newton I. 2003 Speciation and biogeography of birds. London. Academic Press.

Newton, I., Brockie, K. 2008. The migration ecology of birds. Academic Press.

Newton, I., Marquiss, M. 1982. Fidelity to breeding area and mate in sparrowhawks Accipiter nisus. J. Anim. Ecol. 51: 327-341 ex Greenwood 1982.

Nicolai, C. A., Flint, P. L. & Wege, M. L. 2005. Annual survival and site fidelity of northern pintails banded on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. Journal of Wildlife Management 69:1202–1210.

Oring, L. W., Sayler, R. D. 1992. The mating systems of waterfowl. Pages 190-213 in Ecology and management of breeding waterfowl. Batt B.D.J., Afton A.D., Ankney C.D., Johnson D.H., Kadlec J. A. & Krapu G. L.eds.). Univ. Minnesota Press, Minneapolis.

Owen, M. & Black, J. M. 1990. Waterfowl Ecology. London: Blackie & Sons.

Owen, M. & Mitchell, C. 1988. Movements and migrations of Wigeon Anas penelope wintering in Britain and Ireland Bird Study **35**: 47–59 ex Guillemain et al. 2005.

Owen, M. 1980. Wild geese of the world. B. T. Batsford Limited. Fakenham. United Kingdom ex Robertson & Cooke 1999.

Owen, M., Black, J. M. & Liber, H. 1988. Pair bond duration and timing of its formation in Barnacle Geese (Branta leucopsis). Pp.257-269 in Weller, M. W., Waterfowl in winter, Minnneapolis. University of Minnesota Press ex Owen & Black 1990.

Paulus, S. L. 1983. Dominance relations, resource use, and pairing chronology of Gadwalls in winter. Auk 100: 947-952 ex Baldassare & Bolen 2006.

Phillips, L. M. & Powell, A. N. 2006. Evidence for wing molt and breeding site fidelity in King Eiders. Waterbirds 26:148–153.

Poston, H. J. 1974. Home range and breeding biology of the Shoveler. Canadian Wildlife Service. Report Series 25 ex Anderson et al. 1992.

Raveling, C. D. 1969. Preflight and flight behavior of Canada Geese. Auk 86: 671-681.

Robertson, G. J., Cooke, F. 1999. Winter philopatry in migratory waterfowl. Auk 116:20–34.

Rohwer, F. C. & Anderson, M. G. 1988. Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. Current Ornithology 5: 187-221.

Sargeant, A. B., Allen, S. H., Eberhardt, R. T. 1984. Red fox predation on breeding ducks in midcontinent North America. Wildlife Monographs 89 ex Baldassare & Bolen 2006.

Savard, J.-P. L. 1985. Evidence of long-term pair bonds in Barrow's Goldeneye (Bucephula islandica). Auk 102:389-391.

Scott , D. K. 1988. Breeding success of Bewick ´s Swans. Pp. 220-236 in Clutton-Brock, T. H. (ed.), Reproductive Success. Chicago, University of Chicago Press ex Owen & Black 1990.

Scott, D. A. & Rose, P. M. 1996. Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International Publication 41. Wageningen, Netherlands: Wetlands International ex Guillemain et al. 2005.

Sedinger, J.S. & Flint, P.L. 1991: Growth rate is negatively correlated with hatch date in black brant. Ecology 72: 496-502

Seymour, N. R. 1991. Philopatry in male and female American Black Duck. Condor 91:189-191.

Sowls, L. K. 1955. Prairie Ducks. Harrisburg, Pennsylvania: Stackpole.

Sutter, W. & van Eerden, M. R. 1992. Simultaneous mass starvation of wintering diving ducks in Switzerland and the Netherlands: a wrong decision in the right strategy? Ardea 80:229-242 ex Blums et al. 2002.

Swennen, C. 1990. Dispersal and migratory movements of Eiders Somateria mollissima breeding in the Netherlands. Ornis. Scand. 21, 17–27.

Thomson, A. L. 1931. On 'abmigration' among the ducks, an anomaly shown by the results of bird-marking. Proc. Int. Ornithol. Congr. **7**: 382–388 ex Guillemain et al. 2005.

Titman, R. D. 1983. Spacing and three-bird flights of Mallards breeding in podole habitat. Canadian Journal of Zoology 61:839-847 ex Anderson et al. 1992.

Trauger, D. L. 1971. Population ecology of lesser scaup (Aythya affinis) in subarctic taiga. - Ph.D. thesis, Iowa State University ex Anderson et al. 2002.

Waser, P. M., Jones, W. T., 1983. Natal philopatry among solitary mammals. Q Rev Biol 58: 623-643 ex Doherty et al. 2002.

Weatherhead, P. J., Forbes, M. R. L. 1994. Natal philopatry in passerine birds: Genetic or ecological influences? Behavioral Ecology 5: 426-433 ex Robertson & Cooke 1999.

Weller, M. W. 1965. Chronology of pair formation in some Nearctic Aythya (Anatidae). Auk 82: 227-235 ex Baldassare & Bolen 2006.

White, G. C. & Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. Bird study 46: 120-139.

Zimpfer, N. L. & Conroy, M. J. 2006. Modeling movement and fidelity of American black ducks. Journal of Wildlife Management 70:1770–1777.

Příloha: Přehled publikovaných údajů o míře hnízdní fidelity kachnovitých (Anatidae)

Druh	Zdroj	Stát/ Oblast	Roky	Značka	Nest-site fidelity ratio (%)	Regional fidelity ratio (%)
Dendrocygna bicolor	Bolen & McCamant 1977	Texas, USA	13	B		F 23,5 M 26,6
Chen caerulescens caerulescens	Cooke et al. 1975	N.W.T., Kanada	12	C		F 10,3 M 5,4
	Cooke & Findlay 1982	Manitoba, Kanada	6	C		F 75,8 M 33,7
Branta canadensis	MacInnes & Lieff 1968	N.W.T., Kanada	4	C		F 54,5, M 49,1
	Lessels 1985	Velká Británie	3	C		Stejný partner F i M 57,6 Jiný partner F 35,3 M 15,4
Branta bernicla nigricans	Lindberg 1998	Alaska, USA	9	C		F, M > 90
Aix sponsa	Grice & Rogers 1965	Massachusetts, USA	5	B	F 48,4, M 9,1	F 83
	Hepp & Kennamer 1992	South Carolina, USA	9	C	F 41,9	F 79
Anas strepera	Sowls 1955	Manitoba, USA	4	C		F 37,5
	Gates 1962	Utah, USA	2	N		F 28,8
	Blohm 1979	Manitoba, USA	3	N		F 40,7 M 9,5

Druh	Zdroj	Stát/ Oblast	Roky	Značka	Nest-site fidelity ratio (%)	Regional fidelity ratio (%)
	Lokemoen et al. 1990	North Dakota, USA	6	N		F 48,5
Anas rubripes	Coulter & Miller 1968	Maine & Vermont, USA	7	B		F 24,7
	Seymour 1991	Nova Scotia, Kanada	17	N		F 36 M 27,3
	Zimpfer & Conroy 2006	USA, Kanada	34	N		F 96 M 97
Anas platyrhynchos	Sowls 1955	Manitoba, Kanada	4	C		F 13,3
	Gollop 1959	Saskatchewan, Kanada	6	B		F 43
	Coulter & Miller 1968	Maine & Vermont, USA	7	B		F 41,7
	Doty & Lee 1974	North Dakota, USA	4	N	F 46	F 73
	Bishop et al. 1978	Iowa, USA	6	N		F 57,9
	Titman 1983	Manitoba, Kanada	4	N		F 50 M 3,3
	Lokemoen 1990	North Dakota, USA	6	N		F 33,3
	Majewski & Beszterda 1990	Polsko	8	B		F 30
	Evrard 1999	Wisconsin, USA	5	N		F 33 M 5
	Doherty et al. 2002	Alberta, Kanada	13	B		F 85 M 76
Anas discors	Sowls 1955	Manitoba, Kanada	4	C		F 13,8

Druh	Zdroj	Stát/ Oblast	Roky	Značka	Nest-site fidelity ratio (%)	Regional fidelity ratio (%)
	McHenry 1971	Manitoba, Kanada	2	N		F 0
Anas discors	Lokemoen et al. 1990	North Dakota, USA	6	N		F 4,4
	Evrard 1999	Wisconsin, USA	5	N		F 18,4 M 1,8
Anas clypeata	Sowls 1955	Manitoba, Kanada	4	C		F 13,8
	Poston 1974	Saskatchewan, Kanada	3	N		F 25,0 M 10,5
	Blums et al. 2002	Lotyšsko	35	C		F 88-100
Anas acuta	Sowls 1955	Manitoba, Kanada	4	C		F 38,6
	Derrickson 1977	North Dakota, USA	2	N		F 27
	Nicolai et al. 2005	Alaska, USA	12	N		F 89,8-94,3 M 77,4-87,2
Aythya valiniseria	Anderson 1985	Manitoba, Kanada	8	N		F 74,5 M 9,6
Aythya americana	Johnson 1978	Manitoba, Kanada	2	N		F 69,6
	Alliston 1979	New York, USA	2	N		F 53
	Arnold et al. 2001	Manitoba, Kanada	11	N		F 92,3
Aythya ferina	Blums 2002	Lotyšsko	35	C		F 100
Aythya fuligula	Blums 2002	Lotyšsko	35	C		F 97

Druh	Zdroj	Stát/ Oblast	Roky	Značka	Nest-site fidelity ratio (%)	Regional fidelity ratio (%)
Aythya affinis	Trauger 1971	N. W. T., Kanada	4	N		F 20 M 5,9
Aythya affinis	Afton 1983	Manitoba, Kanada	3	N		F 65,5 M 9,1
Somateria spectabilis	Philips & Powell 2006	Alaska, USA	3	T		F 100 M 9
Somateria mollisima	Swennen 1990	Nizozemí	26	B		F 100
Histrionicus histrionicus	Bengtson 1972	Island	4	C		F 50 M 34,2
	Kuchel 1977	Montana, USA	3	C		F 77,8 M 66,7
Bucephala albeola	Erskine 1972	British Columbia, Kanada	11	-	F 50	
	Gauthier 1990	British Columbia, Kanada	5	N	F 68	
Bucephala clangula	Dow & Fredga 1983	Varmland, Švédsko	22	C	F 42	F 80
Bucephala islandica	Savard 1985	British Columbia, Kanada	3	N		F 76 M 67

Vysvětlivky:

Nest – site fidelity – návrat na stejné hnízdo/hnízdní dutinu

Regional fidelity – návrat do stejné lokality

F – samice, M – samec

Značky: N – nosní značka, C – barevný kroužek, B – kovový kroužek, T – telemetrická studie