

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
Katedra zoologie

Bakalářská práce

**Příbuzenský výběr a jeho role v evoluci
reprodukčních strategií ptáků**

Ondřej Šťovíček

Školitel: Mgr. Tomáš Albrecht, PhD.

Konzultant: Mgr. Jakub Kreisinger

Praha 2007

OBSAH

OBSAH	2
PODĚKOVÁNÍ.....	3
ABSTRAKT	4
1. ÚVOD.....	5
2. ROZPOZNÁVÁNÍ PŘÍBUZNÝCH	6
2.1. Mechanismy rozpoznávání	6
3. KOOPERATIVNÍ HNÍZDĚNÍ (POMOCNÍCI)	8
4. TOKANIŠTĚ.....	9
4.1. Předpokládaná role příbuzenského výběru při vzniku tokanišť	10
4.2. Rozpoznávání příbuzných vs. nízká míra disperze.....	11
4.3. Jak lze jinak dosáhnout příbuzenské struktury populace.....	12
4.4. Jiné vlivy působící na tokaništi.....	14
5. VNITRODRUHOVÝ HNÍZDNÍ PARAZITIZMUS	15
5.1. Teorie vzniku hnízdního parazitizmu	16
5.2. Kdy parazitovat příbuzné a kdy nepříbuzné	17
5.3. Vliv nedokonalého rozpoznávání příbuznosti	18
5.4. Další aspekty parazitizmu	20
5.5. Parazitizmus a kooperativní hnízdění	21
5.6. Podmínky fungování vnitrodruhového hnízdního parazitizmu z hlediska příbuzenského výběru	22
6. ZÁVĚR.....	24
Literatura	25

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych chtěl poděkovat svému školiteli Mgr. Tomáši Albrechtovi, PhD. a konzultantovi Mgr. Jakubu Kreisingerovi za jejich cenné rady a pomoc při psaní mé bakalářské práce. Rovněž bych rád vyjádřil díky své rodině za jejich trpělivost a podporu.

ABSTRAKT

Všudypřítomným jevem v přírodě je obecný tlak na živé organismy chovat se co nejekonomičtěji. Každý organismus se snaží dosáhnout maximální fitness. Velmi často se lze tomuto ideálu přiblížit kooperací s příbuznými jedinci. Příbuzenským výběrem nazýváme právě situaci, kdy jedinec upřednostňuje příbuzné před nepříbuznými. Pro tuto formu diskriminace je nezbytné být schopen rozlišovat příbuzenské vztahy mezi jedinci. Mechanismy, které toto rozlišování umožňují, nejsou doposud zcela objasněny. Příbuzenský výběr patrně hraje roli v mnoha reprodukčních strategiích. V této práci je diskutováno uplatnění této teorie u kooperativního hnízdění, toku a vnitrodruhového hnízdního parazitizmu, případně jaké další ekologické faktory mohou být ve výsledku srovnatelně významné.

1. ÚVOD

Jedinci pod vlivem přirozeného výběru často upřednostňují vlastní prospěch před zájmy druhu či skupiny, ve které žijí (Krebs & Davies 1993). Takovéto sobecké chování se však nezdá být výhodné v každé situaci, občas přináší větší zisk spolupráce. Jedinci se mohou vzájemně varovat před predátorem, či si pomáhat s výchovou mláďat (Krebs & Davies 1993). Vedle kooperace, která přináší jedincům zjevné přímé výhody, jako je spolupráce hnízdícího páru při péči o potomstvo, existují i formy spolupráce přinášející spíše nepřímé zisky (např. kooperativní hnízdění). Chování, kdy jedinec pomáhá ostatním s reprodukcí na úkor vlastního rozmnožení a mnohdy i přežití, je označováno jako altruismus (Krebs & Davies 1993). Richard Dawkins (1976) již před lety vyslovil domněnku, že podstatou a cílem všech evolučních strategií je předat vlastní geny do další generace. Jak je který jedinec v této snaze úspěšný se měří pomocí získané fitness. Jako přímá (exklusivní) fitness se označuje zisk z vlastní reprodukce, nepřímou se obvykle rozumí zisk z pomoci v reprodukci příbuzným (Brown 1980). Obě dvě předchozí jsou shrnuty v inkusivní fitness, která uvažuje obě formy zisku (Hamilton 1964). Díky sdílení určitého množství genů může jedinec získávat nepřímou fitness prostřednictvím reprodukčního úspěchu svých příbuzných (Hamilton 1964). Přednostní kooperace s příbuznými jedinci se tedy zdá být výhodnější než kooperace s nepříbuznými. Teorie, kdy upřednostňujeme příbuzné před nepříbuznými, se nazývá příbuzenský výběr (Smith 1964). Zda je kooperace s příbuznými pro jedince výhodná či nevýhodná se hodnotí pomocí vzorce $rB - C > 0$, kde r je koeficient příbuznosti, B vyjadřuje zisk či prospěch příjemce a C velikost nákladů či ztrátu dárce (Hamilton 1964).

Naučit se rozpoznávat příbuznost tedy bylo zřejmě klíčovým krokem ve vývoji mnoha strategií (Komdeur & Hatchwell 1999). Asi nejlépe patrná je výhoda této schopnosti při výběru vhodného partnera pro rozmnožování, kdy je ve většině případů naopak důležité umět se vyhnout blízkce příbuznému jedinci a zabránit tak inbreedingu – příbuzenskému křížení (Brown 1997, Jennison & Petrie 1997, Widemo & Sæther 1999).

Uplatnění příbuzenského výběru v reprodukčních strategiích je velmi široké. Ve své práci se podrobněji zabývám problematikou tří reprodukčních strategií, u nichž se tato hypotéza předpokládá a testuje. První z nich je kooperativního hnízdění, kdy se o výchovu mláďat z jednoho hnízda stará, kromě rodičů, ještě několik takzvaných pomocníků. Další kapitola je věnována tokaništím, která mohou být v podstatě kooperacemi příbuzných samců při snaze přilákat co nejvíce samiček a získat tak co největší reprodukční úspěch či alespoň nepřímou fitness. Jako poslední jsou zde rozebrány výhody rozpoznávání příbuzných při

vnitrodruhovém hnízdním parazitizmu. Zároveň jsou zde zmíněny i další faktory, které se mohou s příbuzenským výběrem dobře doplňovat, případně ho vylučovat.

V této bakalářské práci se soustředím na teoretické poznatky z oblasti reprodukčních strategií ptáků z pohledu uplatnění příbuzenského výběru. Získané poznatky budou podkladem pro moji diplomovou práci, ve které se chci zabývat testováním role příbuzenského výběru a jeho uplatnění ve vnitrodruhovém hnízdním parazitizmu u poláka velkého (*Aythya ferina*).

2. ROZPOZNÁVÁNÍ PŘÍBUZNÝCH

Často prokázaným jevem u mnoha druhů je tendence blízkých příbuzných zdržovat se například při toku či hnízdění blíže k sobě navzájem než k nepříbuzným jedincům (např. Höghlund 1999, Andersson & Åhlund 2000). Je možné, že se zde ale uplatňují pasivní mechanismy jako je omezená disperze a dlouhá koheze rodinné struktury, kdy je velká pravděpodobnost, že vzájemně si pomáhající jedinci jsou příbuzní, aniž by to sami aktivně poznali (např. Höghlund & Shorey 2003, Bouzat & Johnson 2004). V některých případech se však tento jev nedá vysvětlit pouze pasivními mechanismy. Kritickým bodem teorie příbuzenského výběru je tedy umět rozlišovat mezi příbuzným a nepříbuzným jedincem. Bez této schopnosti by se role příbuzenského výběru nemohla vůbec uplatnit (Komdauer & Hatchwell 1999).

2.1. Mechanismy rozpoznávání

Ačkoli bylo u mnoha druhů pozorováno zjevné upřednostňování pomoci příbuzným, jsou mechanismy, podle kterých se jedinci rozpoznávají, často neznámé. Lze předpokládat dva základní způsoby rozpoznávání (Waldman et al. 1988). Nepřímý, kdy jedinci vnímají jako příbuzné ty, se kterými se setkávají na místech, kde lze s velkou pravděpodobností očekávat výskyt příbuzných (například hnízda či nory) (Hauber & Sherman 2001). Druhou možností je přímé rozpoznávání založené na fenotypové podobnosti (Hauber & Sherman 2001). Bylo totiž pozorováno, že schopnost bezpečně poznat příbuzné od parazitických mlád'at si zachovávají i mlád'ata, která vyrostla v hnízdech vzniklých vlivem vnitrodruhové parazitace (Hauber & Sherman 2001).

Rozpoznávání příbuzných podle fenotypu pomocí hledání podobného fenotypového vzoru se zdá být spolehlivé, neboť fenotypová podobnost částečně koreluje s genotypovou

příbuzností (Sherman et al. 1997). Mnoho ptáků se učí rozpoznávat příbuzné během raného vývoje pomocí fyzikálních či chemických vjemů, se kterými se setkávají za jedinečných sociálních okolností, například v rodném hnízdě (Hatchwell et al. 2001, van der Jeugd et al. 2002).

U ptáků je známým příkladem rozpoznávání dle fenotypu sexuální imprinting. Dospělí jedinci si vybírají partnera podle podobnosti jeho fenotypu se vzorem, který se naučili od rodičů či sourozenců během časného vývoje (Bateson 1978, Clayton 1990). Ptačí zpěv je další projev fenotypu, který si mláďata vštěpují pomocí imprintingu. U mnoha pěvců totiž zpěv hraje v rozpoznávání klíčovou roli, u mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*) je natolik individuálně specifický, že slouží i k rozpoznávání příbuznosti (Hatchwell et al. 2001). Mláďata si jej osvojují již v hnízdě, tedy během období, kdy jsou schopna se učit podněty z okolí a přítomnost nepříbuzných jedinců je málo pravděpodobná (Waldman 1988), nejčastěji odposloucháním od otce (ten Cate et al. 1999).

Rozpoznávání podle fenotypu se patrně uplatňuje i při vzniku shluků příbuzných jedinců na tokaništích u páva korunkatého (*Pavo cristatus*). Byly zde řešeny i alternativní hypotézy, např. dědičné preference pro určité stanoviště či kooperace jedinců ze stejné snůšky. Všechny tyto hypotézy byly zamítnuty (Petrie et al. 1999). Podobná situace byla zjištěna i u pipulky bělobradé (*Manacus manacus*) (Shorey et al. 2000) a tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) (Höglund et al. 1999), ačkoli u posledních zmíněných hraje patrně roli i filopatrie, jelikož zde byla prokázána nízká míra disperze samců (Höglund 1999, Caizergues & Ellison 2002).

Alternativou k fenotypovému rozpoznávání je patrně rozpoznávání podle většinového fenotypového vzoru. Tento mechanismus se zřejmě uplatňuje například při rozpoznávání parazitických vajec, kdy samice porovnává vajíčka v hnízdě mezi sebou a ta, co vykazují menšinový fenotyp, vyjme, i kdyby to byla vajíčka z její vlastní původní snůšky (Rothstein 1975).

Často opomíjena je role pachu při rozpoznávání příbuzných, neboť ptáci jsou obecně považováni za živočichy s málo vyvinutým čichem (Zelano & Edwards 2002). Nedávné studie však tuto domněnku vyvracejí a poukazují na srovnatelnou komplexitu ptačího čichu se savčí (Bonadonna et al. 2003 u buňáka modravého, *Halobaena caerulea*) Bylo prokázáno, že ptáci využívají čich při hledání potravy (Nevitt 2000), při navigaci (Wallraff 2001, Nevitt & Bonadonna 2005) a noční lokalizaci hnízda (Bonadonna et al. 2003), je tedy možné, že se vnímání odlišných pachů uplatňuje i při vzájemném rozpoznávání jedinců (Zelano & Edwards 2002, Bonadonna & Nevitt 2004, Soini et al. 2007). Existence trvalé individuální pachové značky byla prokázána u buňáka holubího (*Pachyptila desolata*) (Bonadonna et al. 2007).

Otázka možnosti odlišit jedince pomocí čichu na základě specifické sestavy MHC (major histocompatibility komplex) genů nebyla u ptáků doposud zcela uspokojivě zodpovězena (Zelano & Edwards 2002).

3. KOOPERATIVNÍ HNÍZDĚNÍ (POMOCNÍCI)

U mnoha druhů živočichů se péčí o potomstvo zabývají výhradně rodiče. Přesto se u některých druhů setkáváme s jevem, kdy se na výchově potomků podílejí ještě další jedinci. Tito jedinci po určitou část svého života upřednostňují pomoc druhým před vlastní reprodukcí. Kolektivní způsob výchovy mláďat je obecně nazýván kooperativním hnízděním (Krebs & Davies 1993). Páry, kterým s péčí o potomky pomáhají pomocníci, mají vyšší reprodukční úspěšnost, než páry odkázané pouze samy na sebe (Emlen 1991, Komdeur 1994, 1996). Ani chování pomocníků však není zcela nezištné. Vždy by mělo být spojeno s určitým ziskem. Výhody, které pomocníkům jejich chování přináší, se zdají být dobře vysvětleny hypotézou příbuzenského výběru. Pomoc příbuzným může pomáhajícím jedincům přinášet nepřímou fitness (Emlen & Wrege 1991), proto je pro ně výhodné vybírat si přednostně sobě nejvíce příbuzný pár. Tato strategie byla pozorována například u vlhy běločelé (*Merops bullockoides*) (Emlen & Wrege 1988), medosavky zvonkohlasé (*Manorina melanophrys*) (Clarke 1989) a mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*) (Russell & Hatchwell 2001). Míra, kterou různí členové přispívají k reprodukci v kooperující skupině, je příbuzností výrazně ovlivněna. U vlhy běločelé (*Merops bullockoides*) (Emlen & Wrege 1997) a rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*) (Komdeur 1994) bylo prokázáno, že se úsilí pomocníků snižuje s klesající mírou příbuznosti k hnízdícímu páru. Pomoc příbuzným však něco stojí, neboť snižuje šance pomocníků na vlastní zahnízdění (McGowan et al. 2003). V některých případech je pomocníkům za neuskutečněnou vlastní reprodukci náhradou zvýšená šance na přežití (McGowan et al. 2003). Příkladem je mlynařík dlouhoocasý, kde mají pomocníci lepší vyhlídky na přežití, než jedinci, kteří se rozhodnou nepomáhat (McGowan et al. 2003). Lze namítnout, že vyšší šance na přežití, pozorovaná u pomocníků, je pouze důsledkem toho, že pomocníky se přednostně stávají zdatnější jedinci. Tato domněnka ale nebyla potvrzena (McGowan et al. 2003).

Pomocníky se také často stávají neúspěšně hnízdící jedinci, kteří později v sezóně již znovu nezahnízdí (Hatchwell et al. 2004). Tento přeskok mezi oběma strategiemi je způsoben sezónní změnou v potenciálním zisku z každé strategie (MacColl & Hatchwell 2002). Někdy

je šance na vlastní zahníždění velmi malá z důvodu nízkého počtu dostupných samic (Pruett-Jones & Lewis 1990) či nedostatku vhodných teritorií (Komdeur 1992). Byly pozorovány i případy, kdy samec přinutil své syny zůstat v rodném hnízdě a pomáhat s výchovou sourozenců tím, že jim aktivně bránil v pokusech o vlastní reprodukci (Emlen 1991). Skutečný důvod proč pomocníci pomáhají s výchovou potomků příbuzným jedincům je tedy značně diskutabilní a zůstává stále spornou otázkou evoluční biologie (Cockburn 1998).

Kooperativní hníždění se mohlo vyvinout a také udržet i bez uplatnění příbuzenského výběru. Pomocníkům se může jejich počínání vyplatit například z hlediska získání zkušeností z hníždění pro pozdější vlastní reprodukci (Komdeur 1996). Rovněž tím zvyšují své šance, že v budoucnu zdědí teritorium současně hnízdícího páru. Pro pomáhajícího samce je nezanedbatelná i možnost pářit se s hnízdící samicí (Emlen 1991). Kooperativní hníždění se může vyvinout také díky polyandrii. Několik nepříbuzných samců se páří s jednou samicí a společně pak pomáhají s krmením mláďat, přičemž úsilí jednotlivých samců by se mělo lišit podle odhadu jejich předpokládaného otcovství (Whittingham et al. 1992). Tento předpoklad byl prokázán například u modropláštěvníka nádherného (*Malurus cyaneus*) (Dunn & Cockburn 1996). U některých druhů se pomoc odvíjí zejména od možnosti se pářit, neboť jednotliví samci následně nedokáží odhadnout podíl vlastních potomků v hnízdě. Jako příklad můžeme uvést káně galapázké (*Buteo galapagoensis*) (DeLay et al. 1996) a slípku modrou (*Porphyrio porphyrio*) (Jamieson et al. 1994). Pro hnízdící pár je tedy občas výhodnější dovolit pomocníkům podílet se na společném hnízdě i reprodukčně, aby si tak zajistili jejich pomoc při výchově mláďat (Canestrari et al. 2005).

4. TOKANIŠTĚ

Další reprodukční strategií, u které by se mohl uplatnit příbuzenský výběr, je chování na tokaništi. Ta již po dlouhou dobu představují velký evoluční problém (Höglund 2003). Tokaniště jsou místa, kde dochází k shromažďování samců. Samci se zde během období rozmnožování předvádí a rituálně dvoří, aby přilákali co nejvíce samic, s kterými se poté mohou pářit (Höglund & Alatalo 1995). Dospělí samci jsou většinou věrní jednomu tokaništi po celý život, zatímco mladí jedinci mohou vystřídat i několik tokanišť během jedné sezóny, než se usadí (Bouzat & Johnson 2004, Wegge & Larsen 1987). Většinu kopulací uskuteční pouze několik samců či jen jediný dominantní samec (Giesen 1998, Petrie et al. 1999), který si své postavení často udrží i následující roky (Müller 1974, dle Segelbacher et al. 2007,

Segelbacher et al. 2007). Převážná většina samců přítomných na tokaništi se vůbec nepáří. To vede k otázce, proč se zde vlastně vyskytují. Tento problém byl řešen několika teoretickými i empirickými studii, které navrhovaly různá řešení vysvětlující tento zdánlivý paradox. Jedním z možných řešení, které se zdá zároveň nejvíce zajímavé, by mohl být vliv příbuzenského výběru. Méně úspěšní samci se připojují k tokaništi, kde už se jejich příbuzní úspěšně rozmnožují. Mohou tím zvyšovat atraktivitu tokaniště pro samice. Bylo totiž pozorováno, že samice preferují větší tokaniště (Hovi et al. 1994, Lank & Smith 1994, Shorey et al. 2000). Tak slabší samci pomáhají silnějším k většímu počtu kopulací, což vede k zvýšení jejich vlastní inkusivní fitness (Kokko & Lindström 1996).

4.1. Předpokládaná role příbuzenského výběru při vzniku tokanišť

Několik empirických studií zabývajících se tokaništi se věnovalo problému role příbuzenského výběru. Uvádějí, že samci některých druhů tokají ve skupině společně s blízkými příbuznými jedinci (Watts 1971, Petrie et al. 1999, Höghlund 2000, Shorey et al. 2000, Höghlund & Shorey 2003, Krakauer 2005, , Regnaut 2006, Segelbacher et al. 2007). Ve dvou případech šlo dokonce o několik shluků příbuzných samců na jednom tokaništi (Shorey et al. 2000, Segelbacher et al. 2006).

Role příbuzenského výběru byla prokázána pouze u některých z nich, například u páva korunkatého (*Pavo cristatus*) (Petrie et al. 1999), tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) (Höghlund et al. 1999, Höghlund 2003) a krocana divokého (*Meleagris galopavo*) (Krakauer 2005). Samci tetřívka obecného a páva korunkatého se aktivně mohou připojovat k příbuzným jedincům a vytváří větší shluky (Höghlund et al. 1999, Petrie et al. 1999, Höghlund 2003). Jiný případ se zdá být u krocana divokého. Samci tokají buď samostatně, nebo tvoří shluky ze dvou až čtyř jedinců. Tyto koalice jsou tvořeny bratry, avšak nejsou stabilními jednotkami, zvláště větší skupiny se mohou rozpadat vlivem přirozené predace či lovu. Pokud samec krocana během života přijde o společníka, již nového nezíská a musí nadále tokat pouze soliterně (Krakauer 2005).

Všeobecně lze předpokládat, že samcům se vzájemné spojenectví vyplatí. S pomocí ostatních samců má dominantní samec větší reprodukční úspěch, než kdyby tokal samostatně. Submisivní samci, ačkoliv se nepáří, získávají díky této koalici s příbuzným dominantním samcem nepřímou fitness. Ve výsledku mají větší fitness, než kdyby zůstali soliterní či s nepříbuznými jedinci. (Kokko & Lindström 1996, Krakauer 2005). Ve všech těchto

příkladech předpokládají autoři (Höghlund 2003, Krakauer 2005, Petrie et al. 1999) již výše zmíněný mechanismus rozpoznávání příbuzných pomocí fenotypu (viz kapitola 2.2. – mechanismy rozpoznávání).

4.2. Rozpoznávání příbuzných vs. nízká míra disperze

Role aktivního rozpoznávání příbuzných při formování hromadných tokanišť nebyla doložena u všech studovaných druhů, přestože i na těchto tokaništích převažují příbuzní jedinci. Jako příklad můžeme uvést pipulku bělobradou (*Manacus manacus*) (Höghlund & Shorey 2003). První studie provedená u tohoto druhu poukazovala na vliv rozpoznávání příbuzných (Shorey et al. 2000). Avšak při analýze větší populace zahrnující více tokanišť byla zjištěna určitá míra inbreedingu, který mohl být důsledkem malého rozptylu jedinců v populaci - nízké disperze (Höghlund & Shorey 2003). Nejpravděpodobnějším mechanismem v tomto případě bude patrně souhra obou těchto faktorů, tedy že se na formování tokanišť podílí rozpoznávání příbuzných společně s vlivem nízké disperze jedinců (Höghlund & Shorey 2003). Nižší míra disperze zvyšuje pravděpodobnost setkání příbuzných jedinců už jen proto, že předpokládá vyšší hustotu jedinců na relativně malém území. Stejně komplikace s určením vlivu rozpoznávání příbuzných jsou u tetřeva hlušce (*Tetrao urolagus*) (Regnaut et al. 2006, Segelbacher et al. 2007) a tetřívka malého (*Tympanuchus pallidicinctus*) (Bouzat & Johnson 2004). Role nízké disperze se ani u těchto druhů nedá zcela zamítnout. Podobná situace se zdá být již vyřešena u tetřívka obecného (Höghlund 1999). Samci tohoto druhu rovněž vykazují nízkou míru disperze (Willebrant 1988, dle Höghlund et al. 1999), což bylo podpořeno pozdější studií (Caizergues & Ellison 2002). Ani zde nebylo zpočátku jasné, zda hlavní vliv na agregaci příbuzných samců na tokaništi má nízká disperze či rozpoznávání příbuzných. Konečný závěr, že klíčovým mechanismem u tohoto druhu je rozpoznávání příbuzných (Höghlund 1999), byl podpořen pozorováním formování zimních hejn. Samci z několika tokanišť se v zimním období shlukují do větších skupin, avšak ani v rámci tohoto hejna nedochází k mísení mezi samci z jednotlivých tokanišť (Höghlund 2003).

Na míru disperze má patrně vliv velikost populace (Bouzat & Johnson 2004). Je možné, že zároveň ovlivňuje příspěvek obou mechanismů, rozpoznávání příbuzných a nízké disperze, na utváření genetické struktury populace, tedy výskytu příbuzných jedinců blízko sebe. Při snižování velikosti populace zřejmě převažuje vliv nízké disperze nad vlivem rozpoznávání příbuzných. Naopak ve velkých populacích se může více uplatnit role rozpoznávání

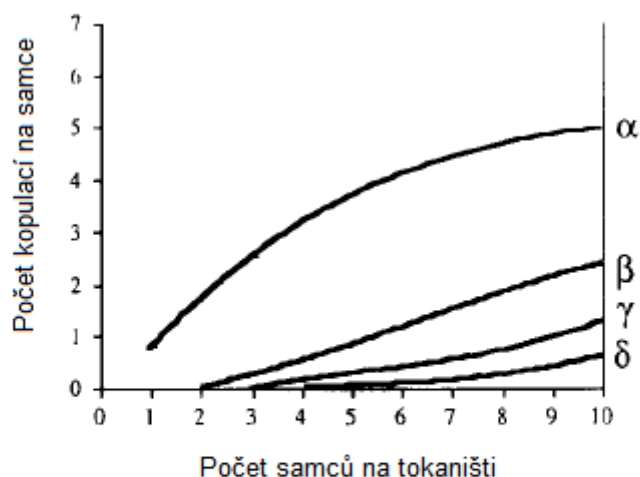
příbuzných, vedoucí opět k výskytu příbuzných samců na tokaništi. Zdá se, že tyto dva mechanismy se mohou vcelku dobře doplňovat a vzájemné rozlišení jejich vlivu v jednotlivých případech je velmi obtížné.

4.3. Jak lze jinak dosáhnout příbuzenské struktury populace

Zisk inkusivní fitness je patrně hlavním důvodem vzniku tokanišť pomocí příbuzenského výběru (Kokko & Lindström 1996). Tento předpoklad však patrně neplatí za všech okolností. Příchozí jedinci se nemusí připojovat k příbuzným pouze za účelem zisku nepřímé fitness. Jejich hlavní motivací může být zisk přímé fitness (Sæther 2002).

Model popisující vznik tokanišť pomocí příbuzenského výběru (Kokko & Lindström 1996) má dva výchozí předpoklady. Prvním z nich je, že nově příchozí samci mají nízké šance na úspěch a že mladí jedinci obecně získávají nižší fitness než starší. To však vyvolává otázku - jaký význam pro ně má jejich připojení k tokaništi? Sæther (2002) poukazuje na skutečnost, že tento předpoklad nemusí platit pro všechny mladé samce, neboť v určitých případech bývají úspěšnější než starší samci. Může být totiž zavádějící používat aktuální dosažené postavení samce k odhadnutí jeho kvalit a možností se spářit (Sæther 2002).

Druhým základním předpokladem je upřednostňování větších tokanišť samicemi. I v tomto případě však existují výjimky (Höglund & Alatalo 1995). Pro méně atraktivní samce je výhodné připojit se k preferovaným jedincům a vlastně tím na nich částečně parazitovat (Beehler & Foster 1988). S rostoucí velikostí tokaniště se totiž snižuje monopol dominantního samce a i ostatní samci se stávají úspěšnými (Widemo & Owens 1995) (viz Obr.1). Tento teoretický model byl potvrzen na jespáku bojovním (*Philomachus pugnax*) (Widemo & Owens 1995).



Obr. 1 Klesající monopol dominantního samce (α) v závislosti na celkovém počtu samců na tokaništi. S rostoucím počtem samců na tokaništi se stávají úspěšnými i ostatní samci (β, γ, δ). Widemo & Owens 1995

Jak již bylo výše zmíněno, nově příchozí samec může tím, že se připojí na tokaniště k příbuznému jedinci, získat vedle nepřímé i přímou fitness (Sæther 2002). Možnost zisku přímé fitness se snaží vysvětlit několik hypotéz, jako např. upřednostňování samců určitého fenotypu nebo genotypu či snížené náklady za připojení k tokaništi.

V první hypotéze může jít o důsledek samičí preference určitého genotypu samců. Dojde-li k vyčerpání spermií upřednostňovaného samce, je další možností pro samici, jak dosáhnout preferovaného genotypu, spářit se s jeho příbuzným, který bude mít pravděpodobně mnoho genů stejných. Samice jej může též upřednostnit, pokud má o preferovaného samce zájem velké množství samic, neboť to pro ni v této situaci patrně představuje snazší řešení. V některých případech může jít jen o prostou záměnu preferovaného samce za příchozího jedince samicí, tedy že se samice ve své volbě jednoduše splete (Sæther et al. 2001). Příchozí jedinec rovněž profituje v případě smrti příbuzného samce, kdy se ještě zvýší jeho pravděpodobnost zisku přímé fitness. Jde o určitou formu zisku odloženého na později - čekání na budoucí reprodukční status, která je založena na stálých samičích preferencích (Sæther 2002).

Na druhou stranu je možné, že příbuzenský výběr ovlivňuje spíše chování již tokajících samců k nově příchozím. Na tokaništi je totiž běžné agresivní chování vůči příchozím jedincům, kteří se snaží připojit. Případné přijetí usnadňuje přítomnost tokajících příbuzných jedinců (Sæther 2002). Agresivní chování primárně proti nepřibuzným jedincům totiž může

tokajícím samcům přinášet navíc i inklusivní fitness, pokud nejsou schopni zabránit připojení všech nových jedinců. Přesto mohou tokající samci naopak za určitých okolností nové samce k připojení povzbuzovat, aby dosáhli optimální velikosti tokaniště (Widemo & Owners 1995). Touto skutečností by se ale dala vysvětlit pouze příbuzenská struktura populace, nikoliv však samotný vznik tokanišť (Sæther 2002).

4.4. Jiné vlivy působící na tokaništi

Ze současných poznatků se zdá, že nelze vysvětlit vznik tokanišť žádným obecným principem. Pravděpodobnější se zdá být, že tokaniště vznikají za různých okolností vlivem odlišných faktorů. U některých druhů může skutečně příbuzenský výběr hrát důležitou roli. V jiných případech se dá o jeho nezbytnosti s úspěchem pochybovat. Všechna tokaniště nemusí být tvořena jen příbuznými jedinci, jako příklad můžeme uvést pipulku dlouhoocasou (*Chiroxiphia linearis*) (McDonald & Potts 1994), tetřívka pelyňkového (*Centrocercus urophasianus*) (Gibson et al. 2002), jespáka bojovného (*Otis tarda*) (Martin et al. 2002), tetřívka preriového (*Tympanuchus cupido*), tetřívka ostroocasého (*Tympanuchus phasianellus*) (Gibson et al. 2005), pipulku bělotemennou (*Pipra Pipra*), pipulku vláknochvostou (*Pipra filicauda*), pipulku modrotemennou (*Pipra coronata*) a pipulku modropláštíkovou (*Chiroxiphia pareola*) (Loiselle et al. 2007).

Tento problém se snaží vyřešit několik hypotéz. Samci na tokaništi mohou tvořit spíše „frontu“ – čekání na příležitost k reprodukci (McDonald & Potts 1994). Tato možnost se patrně uplatňuje u pipulky dlouhoocasé (McDonald & Potts 1994), případně u některého z dalších druhů pipulek (Loiselle et al. 2007). Samice pipulky dlouhoocasé si vybírají přednostně tokaniště, kde samci lépe kooperují. Ve většině případů se páří pouze alfa-samec, který má dominantní postavení ve „frontě“. U ostatních (beta) samců se předpokládá zisk odložený na později, jelikož jsou samice často věrné tokaništi, kde už se jednou pářili, i v následujících letech (McDonald & Potts 1994). V tomto případě nemusí hrát roli příbuzenský výběr, jelikož samci profitují ze samotného návratu samic na tokaniště. Dalo by se namítnout, že příbuzní jedinci mohou být přesto úspěšnější než nepříbuzní. Tato varianta však nebyla potvrzena (McDonald & Potts 1994).

Shluky samců na tokaništi nemusí vznikat pouze za účelem reprodukce. Další hypotéza vysvětluje shluky samců jako reakce na predační tlak (Gibson et al. 2002, Gibson et al. 2005).

S rostoucím počtem samců na tokaništi se může snížit pravděpodobnost, že se konkrétní jedinec stane kořistí predátora.

Samci mohou mít v různých situacích různou motivaci ke shromažďování na tokaništích. Někdy může skutečně hrát roli příbuzenský výběr (Krakauer 2005), jindy jen větší pravděpodobnost, že se konkrétní jedinec nestane kořistí predátora (Gibson et al. 2002, Gibson et al. 2005). V některých případech není doposud motivace samců ke shromažďování jasná (Martin et al. 2002). Pro konečné potvrzení, u jakých druhů a zda vůbec hraje příbuzenský výběr klíčovou roli v této motivaci, bude potřeba provedení ještě dalších studií (Höglund 2003).

5. VNITRODRUHOVÝ HNÍZDNÍ PARAZITIZMUS

Vnitrodruhový hnízdní parazitizmus je poslední reprodukční strategií, která zde bude zmíněna a kde se pravděpodobně uplatňuje role příbuzenského výběru. Hnízdní parazitizmus obecně spočívá v kladení vajec parazitickou samicí (parazitem) do hostitelského hnízda. Parazit se tímto způsobem vyhne nákladům za rodičovskou péčí, kdežto parazitovaný hostitel (dále jen hostitel) může mít kvůli vyšším nákladům na péči o parazitované hnízdo snížený reprodukční úspěch. Tato strategie existuje jak na mezidruhové, tak na vnitrodruhové úrovni. Na rozdíl od mezidruhového parazitizmu v případě vnitrodruhového kladou parazitující samice vejce do hnízd hostitelů stejného druhu. Málodky jde ale o obligátní formu parazitizmu, neboť parazitující samice má často i vlastní hnízdo (Andersson & Åhlund 2000). Hnízdní parazitizmus byl popsán u většího množství ptačích druhů (Brockman 1993, Yom-Tov 2001). Vyskytuje se především u druhů s prekociálními mláďaty, vyžadujícími po vylíhnutí minimální péči, oproti kooperativnímu hnízdění častějšímu u druhů s altriciálními mláďaty, která vyžadují více než minimální péči a jsou krmena rodiči. Nejběžnější je u vrubozobých (*Anseriformes*), zejména kachnovitých (*Anatidae*) (Rohwer & Freeman 1989, Lyon & Eadie 2000).

Příbuzenský výběr u některých druhů může hrát důležitou roli v pochopení evoluce vnitrodruhového hnízdního parazitizmu. Přijetí vajec příbuzného parazita a tím získání určité míry inkusivního fitness může částečně vynahradiť vyšší energetické náklady na inkubaci a odchování mláďat. Parazit se naopak může vyhnout kladení vajec k příbuzným, pokud by to pro ně znamenalo příliš velkou zátěž a zároveň získaná inkusivní fitness by byla příliš nízká (Andersson 2001).

5.1. Teorie vzniku hnízdního parazitizmu

Zejména u vodních ptáků bylo kladení vajec do cizích hnízd často bráno jako neadaptivní chování. Hypotéza náhodného parazitizmu (Erskine 1990, Semel & Sherman 2001) předpokládá, že samice kladou vejce do cizích hnízd spíše omylem, či jako důsledek kompetice dvou samic o jedno hnízdo. Toto chování však pravděpodobně není hlavní příčinou hnízdního parazitizmu. Proti teorii kompetice svědčí jednak fakt, že parazitická samice nepřevzme hnízdo a nezačne sama inkubovat vejce po odstranění hostitelské samice, což by pravděpodobně udělala, kdyby byla parazitace jen důsledek kompetice o hnízdo (Eadie 1989, dle Åhlund 2005). Zároveň bylo pozorováno, že hostitelské samice často naopak ani nebrání dalším samicím v kladení do hnízda a někdy dokonce tolerují kladoucí parazity po dlouhou dobu. Z toho vyplývá, že hnízdní parazitizmus obvykle vzniká jako specifická behaviorální taktika (Åhlund 2005, ale viz Erskine 1990, kapitola 6.4 Další aspekty parazitizmu). Parazitující samice navíc často kombinují parazitaci s normálním hnízděním (Eadie 1989, Andersson & Åhlund 2001).

Bylo prokázáno, že mezi parazitem a hostitelem existuje vysoká pravděpodobnost jejich příbuznosti (McRae & Burke 1996, Andersson & Åhlund 2001). K vysvětlení příbuznosti parazita a hostitele byly vysloveny dvě různé hypotézy. První z nich přikládá rozhodující význam filopatrii. Ve druhé je naopak hlavní příčinou příbuznosti schopnost rozeznávat příbuzné a uplatnit příbuzenský výběr.

U většiny druhů ptáků je filopatrie omezena jen na jedno pohlaví, nejčastěji samce, u vrubozobých ale vykazují vyšší míru filopatrie samice a častěji hnízdí poblíž rodiště (Dickinson 2007). Pro podporu hypotézy s vysokou mírou filopatrie můžeme uvést např. slípku zelenonohou (*Gallinula chloropus*). Přestože u ní byla prokázána vyšší míra příbuznosti mezi parazitem a hostitelem než mezi dvěma náhodnými jedinci v populaci, nezdá se, že by pro parazitaci upřednostňovali příbuzné. Příbuzenský vztah parazita a hostitele bude v tomto případě patrně jen vedlejší produkt samičí filopatrie (McRae & Burke 1996). Dalším příkladem, kde byla prokázána vysoká míra filopatrie jsou koloniálně hnízdící vrubozobí, u nichž byla pozorována větší preference hnízdění v blízkosti rodiště, než poblíž příbuzných jedinců (Friesen et al. 1996, Schjorring 2001).

Pro hypotézu o uplatnění příbuzenského výběru svědčí u hohola severního (*Bucephala clangula*) pozorování případů, kdy více parazitických samic kladlo svá vajíčka do jednoho hnízda, přičemž samice, která jich nakladla nejvíce – tzv. primární parazit, byla hostitelské

samici nejvíce příbuzná. Hostitel a primární parazit jsou si v průměru nejčastěji příbuzní stejnou měrou jaká je mezi sestřenicemi. Zároveň bylo prokázáno, že pokud klade jedna parazitická samice vajíčka do více hnízd, počet zanechaných vajec v jednotlivých hnízdech je přímo úměrný míře příbuznosti s hostitelskou samicí (Andersson & Åhlund 2000). Hypotézu příbuzenského výběru podporuje i fakt, že samice, které se spolu vylíhly ve stejném hnízdě, tvoří dlouhodobější svazky než ostatní samice. Rodinní příslušníci některých skupin vrubozobých mohou setrvávat spolu i dlouho poté, co mláďata opustila hnízdo, dokonce i na zimovištích (Cooke et al. 2000) či hnízdištích v následující sezóně (Anderson 1985, dle Andersson & Åhlund 2000). Rovněž bylo pozorováno, že samice některých druhů preferují hnízdění poblíž příbuzných, a to i v případě, že to znamená hnízdit daleko od rodiště. Příkladem může být hohol severní (*Bucephala clangula*) (Andersson & Åhlund 2000), berneška bělolící (*Branta leucopsis*) (van der Jeugd et al. 2002) a kajka mořská (*Somateria mollissima*) (McKinnon 2006). K vzniku příbuzenského vztahu mezi parazitem a hostitelem při vnitrodruhovém hnízdním parazitizmu tedy nedochází pouze působením samotné filopatrie samic.

5.2. Kdy parazitovat příbuzné a kdy nepříbuzné

Klíčovým krokem, na kterém závisí konečný úspěch parazita, je výběr vhodného hostitele. Jedním z nejdůležitějších kritérií je, zda ve výsledku přinese větší zisk parazitace příbuzného či naopak nepříbuzného jedince.

Hamiltonova teorie o příbuzenském výběru (Hamilton 1964) může pomocí genetické příbuznosti vysvětlit, proč některé samice akceptují parazitická vejce. (Andersson & Eriksson 1982, Andersson 1984). Andersson (1984) předpokládá, že příbuznost parazita a hostitele usnadňuje vývoj vnitrodruhového hnízdního parazitizmu. Jako určující kritérium je v tomto případě bráno fitness parazita, které však záleží na odezvě hostitele - zda akceptuje či vyjme parazitické vejce. Pokud příbuzenský výběr podporuje akceptování vajíček geneticky příbuzných parazitů a vyjmutí nepříbuzných, vyplatí se parazitovi klást vejce do hnízda příbuzných jedinců, kde budou s větší pravděpodobností přijata (Andersson 2001). Andersson se touto otázkou zabýval podrobněji a zjistil, že k usnadnění akceptování parazitického vejce postačuje příbuznost mezi hostitelem a parazitem společně s relativně nízkou cenou parazitizmu. Podle tohoto scénáře může příbuzenský výběr podporovat hnízdní parazitizmus.

Hnízdní parazitizmus má však často negativní následky na fitness hostitele. Větší snůška vyžaduje vynaložení většího množství energie na inkubaci, v krajním případě pak inkubaci zcela znemožnit (Kilpi & Lindström 1997, Hanssen et al. 2005). Vyvedení většího množství mláďat v jednom roce může snížit plodnost samice v následující hnízdní sezóně, což bylo experimentálně potvrzeno např. u kajky mořské (*Somateria mollissima*) (Hanssen et al. 2005) a slípky zelenonohé (*Gallinula chloropus*) (Gibbons 1986). Z těchto důvodů by se měl tedy parazit spíše vyhnout parazitaci příbuzných. Naklazení vajec do hnízd nepříbuzných samic navíc zvyšuje vedle přímé i inkusivní fitness parazita, neboť parazitaci neohrožuje úspěch snůšek příbuzných jedinců. Na velkou pravděpodobnost poškození hostitele parazitací již poukázal Zink (2000) a empiricky se jí zabývaly dvě studie (Emlen & Wrege 1986 u vlhy běločelé, *Merops bullockoides*; Semel & Sherman 2001 u kachničky karolínské, *Aix sponsa*).

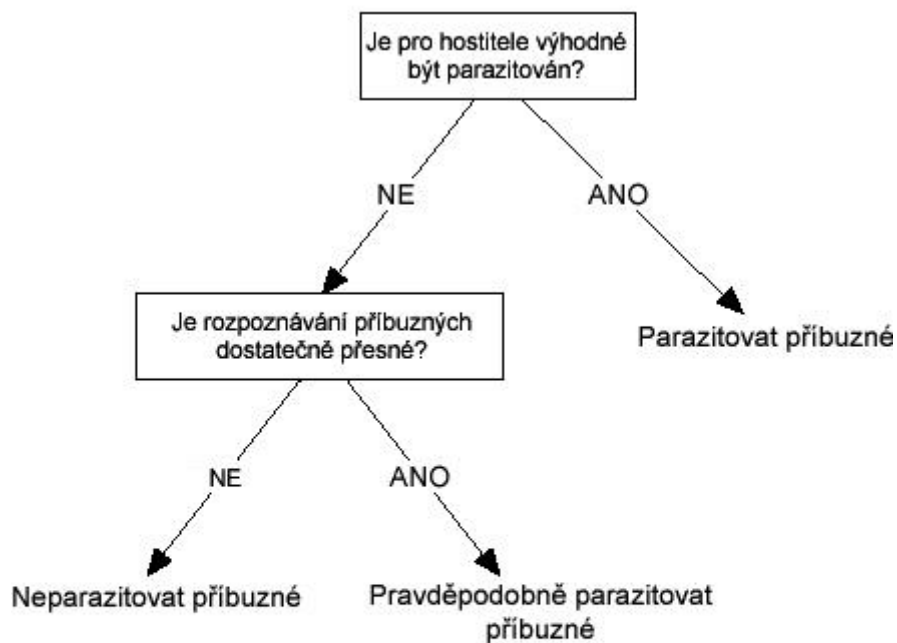
Zdá se, že Andersson (2000) a Zink (2000) našli dvě rozdílné odpovědi na stejnou otázku. Lyon & Eadie (2000) však ve své práci upozornili na fakt, že Anderssonova (1984) a Zinkova (2000) teorie ve skutečnosti hodnotí rozdílné věci. Andersson zvažoval fitness hostitele, Zink se naproti tomu zabíral problémem z perspektivy parazita, bez ohledu na reakce na parazitizmus ze strany hostitele.

Zink ve svém modelu navíc předpokládá, na rozdíl od Anderssona, vysokou cenu parazitace pro hostitele. U druhů s prekociálními mláďaty to ale nemusí vždy platit, neboť větší počet mláďat nemusí zároveň úměrně zvyšovat náklady na jejich výchovu (Eadie 1988). Se zvětšením snůšky se často snižuje predační riziko a vzrůstá počet přežitých mláďat (Kehoe 1989 u turpana hnědého, *Melanitta fusca deglandi*), u hohola severního (*Bucephala islandica*) nebyl sice zjištěn žádný prospěch, ale zároveň ani žádný negativní vliv (Lyon & Eadie 2000). Lze však namítnout, že tyto studie uvažují až situaci po inkubaci vajec a tedy ignorují náročnost vlastní inkubace, kdy hostitelská samice nemusí obsednout celou snůšku, pokud je tato vlivem parazitace příliš velká (Thomson et al. 1998).

5.3. Vliv nedokonalého rozpoznávání příbuznosti

Anderssonův (1984) a Zinkův (2000) model byly shrnuty v pozdějším modelu Anderssona (2001), který předpokládá bezchybné rozpoznávání příbuznosti. Bylo však prokázáno, že rozpoznávání mezi příbuznými a nepříbuznými nemusí být vždy perfektní (Agrawal 2001). Zvláště pokud parazit klade svá vejce v době nepřítomnosti hostitele a nelze si tak ověřit příbuznost (López-Sepulcre & Kokko 2002).

Model López-Sepulcre & Kokko (2002) zahrnuje oba faktory, které zmínil Andersson (2001) a Zink (2000), nepřímou fitness parazita a pravděpodobné spektrum odpovědí hostitele na parazitismus, s přihlédnutím k efektu nedokonalého příbuzenského rozpoznávání. Pokud přináší naklazení parazitických vajec hostiteli zisk, měl by si parazit preferenčně vybírat příbuzné. Na druhou stranu, pokud převažují negativní vlivy parazitizmu na přímou fitness hostitele, preference příbuzných se mohla vyvinout jen pokud byl systém rozpoznávání příbuzných dostatečně přesný, neboť šance na úspěch parazita je větší v případě příbuzného hostitele, a zároveň by cena za parazitaci neměla být příliš vysoká (viz Obr.2). S rostoucí cenou parazitice by se měla zvyšovat přesnost mechanismu rozpoznávání (Model López-Sepulcre & Kokko 2002). Hnízdní parazitizmus může být tak podporován příbuzenským výběrem pouze za předpokladu zisku inkusivní fitness jak pro parazita, tak pro hostitele (Anderson 2001, López-Sepulcre & Kokko 2002). Mělo by se však zároveň brát v potaz, že pokud uvažujeme jak cenu, tak zisk v systému parazit – hostitel, lze dojít k odlišným pozorováním u stejných druhů, což je pravděpodobně způsobeno odlišnostmi mezi různými populacemi, dobrým příkladem je u hohola severního (Anderson & Åhlund 2000, Pöysä 2004).



Obr.2: Schematické shrnutí závěrů López-Sepulcre & Kokko (2002) Pokud je naklazení vejce při vnitrodruhovém hnízdním parazitizmu pro hostitele výhodné, měla by být kladena přednostně do hnízd příbuzných. Jenže, pokud je parazitizmus pro hostitele nákladný, preference parazitovat se může vyvinout jen pokud je rozpoznávání příbuzných dostatečně přesné a cena parazitizmu pro hostitele není příliš vysoká.

5.4. Další aspekty parazitizmu

U mnoha druhů kachen je běžné, že doba, kterou samice stráví na hnízdě během kladení, je zejména na počátku tohoto období velmi malá (Åhlund 2005). Tento fakt usnadňuje parazitům situaci, neboť pravděpodobnost zastižení hostitele na hnízdě je v tomto období velmi nízká. Parazit si nejčastěji vybírá dobu, kdy hostitel odpočívá mezi kladením vlastních vajec (Waldeck & Andersson 2006). Přítomnost hostitele na hnízdě často parazita od kladení odradí, neboť by riskoval zranění či dokonce smrt při boji s hostitelem např. u hohola islandského, *Bucephala islandica* (Erskine 1990). Dle rozdílů mezi denním načasováním kladení vajec hostitele a parazita lze předpokládat, že doba, a pravděpodobně i místo, kladení parazitických vajec je ovlivněna hostitelem (Åhlund 2005).

U druhů s otevřenými hnízdy většinou zvládne parazit klást vejce i za přítomnosti hostitele na hnízdě, ačkoliv se ho tento snaží agresivně odehnat (Sorenson 1991, Forslund & Larsson 1995, Sayler 1996). Jednodušší je obrana při hnízdění v dutinách (Semel & Sherman 2001). Intenzita obrany hnízda roste během období kladení a zejména pak v době inkubace (Åhlund 2005). Čas strávený na hnízdě stoupá s blížícím se koncem doby kladení z několika důvodů (Loos & Rohwer 2004), u kachen zejména jako důsledek snahy zabránit extrémnímu parazitizmu vedoucímu k neúnosnému zvětšení snůšky (Åhlund 2001, dle Åhlund 2005).

Nízká cena parazitec může snížit selekci na lepší obranu hnízd před parazity stejně tak jako k tomu přispívá příbuznost parazita a hostitele (Andersson & Åhlund 2000). Souboj mezi hostitelskou a parazitickou samicí, ve snaze vyhnout se parazitaci, je nebezpečný pro obě zúčastněné. Vedle možnosti zranění či přilákání predátora do hnízda hrozí také poškození vajíček (Sayler 1992, Sorenson 1997), několik vajec může být též během zápasu z hnízda vyhozeno (Sorenson 1998). Zejména v případě nepříbuzných hostitelů je důležitým faktorem i setrvání parazita poblíž hnízda navzdory účinné obraně hostitele, čímž může parazit silně redukovat jeho fitness. Tyto skutečnosti mohou odrazovat hostitele od použití obraného chování, zvláště pokud je jeho cena pro hostitele větší než pro parazita, např. pokud je v sázce velké množství vajec v hnízdě (Andersson 2001).

Navíc, jak již bylo výše naznačeno, parazitismus nemusí vždy působit na hostitele pouze negativně. V řadě případů dokonce pomáhá zvyšovat přežití jeho mláďat (Eadie 1988, Bertram 1992). U pštrosa dvouprstého (*Struthio camelus*) hlavní - „hostitelská“ - samice rozpozná svá vlastní vejce a ostatní parazitická vejce posunuje více k okraji hnízda, čímž poskytuje vlastnímu vejci lepší ochranu proti predaci (Bertram 1992). U některých druhů, jako například kajka mořská (*Somateria mollissima*), samice obvykle zůstává na hnízdě a

inkubuje až po naklazení třetího vejce. Hnízda parazitovaná v době před naklazením třetího vejce vykazují snížené nebezpečí predace (Robertson 1998). Jednou z možností je, že návštěva kladoucí parazitickou samicí chrání hnízdo před predací během rané periody kladení, kdy je hostitelská samice často mimo hnízdo. Hostitel tedy může v tomto případě vnímat vliv parazitizmu jako spíše kladný, což dokumentuje i absence pozorování jakékoliv agrese mezi samicemi kladoucími do stejného hnízda (Robertson 1998). U mnoha dalších otevřeně hnízdících druhů kachen byla naopak pozorována naprosto opačná situace (Sayler 1992, Sorenson 1997).

Parazitizmus se může pro parazitující samici stát nevýhodným v okamžiku, kdy při velkém počtu parazitických vajec hrozí, že hostitel opustí hnízdo. U některých druhů často vedlo zvětšení snůšky na dvojnásobek, než je obvyklý počet, k vyšší pravděpodobnosti opuštění hnízda samicí (Sayler 1992, Sorensen 1997, Eadie 1998). Stejný efekt na pravděpodobnost setrvání hostitelské samice na parazitovaném hnízdě má i klesající míra příbuznosti parazita a hostitele (Andersson & Åhlund 2000). Úspěch parazita může být snížen i jeho nepozorností či časovým prodlením. Některé samice například kladou vejce do hnízd, která už začala inkubovat, takže později nakladená parazitická vejce mají sníženou pravděpodobnost úspěšného vylíhnutí (např. Young & Titman 1988, Sorenson 1993). Mnoho vajec je nakladeno do velké odkladové snůšky, kam může klást zároveň několik parazitů bez povšimnutí, že původní hostitel už snůšku opustil (např. Weller 1959, McCamant and Bolen 1979, Sayler 1992). U hohola islandského (*Bucephala islandica*) parazitická samice před naklazením vajec sleduje hnízdo vybraného hostitele, čímž snižuje riziko, že svá vejce umístí do opuštěného či prázdného hnízda (Åhlund 2001, dle Åhlund 2005).

5.5. Parazitizmus a kooperativní hnízdění

Sociální evoluce u většiny druhů často zahrnuje jak konflikt, tak kooperaci (Hamilton 1964, Frank 1998). Rovněž vnitrodruhový hnízdní parazitizmus má několik aspektů společných s kooperativním hnízděním (viz kapitola 3. Kooperativní hnízdění) (Emlen a Wrege 1986, Brown 1987, McRea & Burke 1996, Vehrencamp 2000). Zink (2000) ukázal, že oba tyto jevy mohou být díky tomu zkoumány na stejném modelu. Například u vlhy běločelé (*Merops bullockoides*) parazitická samice zůstane a pomůže hostitelské samicí s péčí o společnou snůšku, jsou-li zároveň vzájemně příbuzné. Pokud je však hostitelská samice parazitické nepřibuzná, ta ihned po parazitaci hnízdo opouští (Emlen & Wrege 1986). V některých

případech je vnitrodruhový hnízdní parazitizmus pro hostitele natolik výhodný, že může až přecházet v kooperativní hnízdění (Andersson 2001). Druhem, který patrně obě strategie spojuje, je kajka mořská (*Somateria mollissima*) (Kilpi et al. 2001). U tohoto druhu byla pozorována krátká forma kooperativního hnízdění v souvislosti s hnízdním parazitizmem, neboť kladoucí parazitická samice svou přítomností v hníždě snižuje pravděpodobnost predace. Pokud parazitická samice má zároveň ještě vlastní hnízdo, obě samice mohou později spolupracovat při výchově svých mláďat (Robertson 1998).

Otázkou je, proč je kooperativní hnízdění u kachen, tedy u skupiny s pravděpodobně nejvíce rozšířeným vnitrodruhovým hnízdním parazitizmem mezi ptáky, spíše výjimečným jevem (Lyon a Eadie 2000). Důvodem může být fakt, že kooperace je omezena zejména na taxony s altriciálními mláďaty, u kterých pomoc dalších jedinců může významně ovlivnit úspěšnost snůšky. Kachny naopak patří ke druhům s prekocialními mláďaty, u kterých se vyskytuje kooperace velmi zřídka (Andersson 2001). Patrně z toho důvodu, že prekociální mláďata jsou již od vylíhnutí více samostatná a následná rodičovská péče už není tak náročná, jako je tomu u altriciálních mláďat. Hromadného hnízdění je běžné u teritoriálních ptáků (Andersson 2001). Žádný z těchto dvou předpokladů však není k dispozici u většiny vrubozobých (*Anseriformes*) (Brown 1987). Pouze u husovce strakatého (*Anseranas semipalmata*) bylo pozorováno hromadné hnízdění (Lyon a Eadie 2000). Hnízdící skupinka je často složena ze dvou až tří samic a jednoho samce. Všechny tři samice se podílejí na stavbě hnízda, inkubaci a výchově mláďat. Zároveň jsou si příbuznější než ty samice, které s nimi hnízdo nesdílejí (Horn 1996). Vzhledem k evidovanému výskytu vnitrodruhového hnízdního parazitizmu u tohoto druhu (Whitehead a Tschirner 1991), je možné, že právě on, v kombinaci s polygynií, stál na počátku vzniku tohoto neobvyklého kooperativního systému. Jak již bylo výše řečeno, u vrubozobých jsou případy, kdy více samic sdílí jedno hnízdo, spíše vzácné (Brown 1987). Proč se takový systém vyvinul právě u husovce není doposud jasné.

5.6. Podmínky fungování vnitrodruhového hnízdního parazitizmu z hlediska příbuzenského výběru

Andersson (2001) ve svém modelu, kdy je hlavním předpokladem zisk inkluzivní fitness pro parazita i hostitele, shrnul několik důležitých poznatků. Podle teorie příbuzenského výběru by měl hostitel přijmout s větší ochotou vejce od příbuzného parazita než od nepříbuzného.

Parazitická vejce však nesmí znatelně snižovat fitness hostitele, neboť v takovém případě by nebyla inklusivní fitness získaná parazitací blízkým příbuzným dostatečnou kompenzací (Lyon & Eadie 2000, Zink 2000, Andersson 2001). Příbuznost obou by pak nečinila parazitizmus o nic výhodnějším, naopak by přinášelo větší zisk parazitovat nepřibuzné, či dokonce zahnídit sám. Úspěch parazita je ovlivňován chováním hostitele. Nepřibuznému hostiteli stačí snížit prospěch parazita jen o malé procento, aby začalo být pro parazita výhodnější jít si hledat příbuznějšího hostitele. Naopak příbuzná samice musí redukovat úspěšnost parazita více, aby se jí stále vyplatilo být parazitovaná.

Z předchozího tedy vyplývá, že příbuzenský výběr se bude uplatňovat u druhů, kde je určitý poměr příbuzných samic v jedné oblasti, existuje zde příbuznost mezi parazitem a hostitelem, parazitizmus není pro hostitele příliš náročný a u kterých navíc odpor hostitele snižuje úspěch parazita (Andersson 2001). Většinu z těchto předpokladů lze nalézt u vrubozobých. Tím by se dalo vysvětlit, proč je právě u nich vnitrodruhový hnízdní parazitizmus tak častým jevem.

Doposud chybí přesvědčivý důkaz, že se samice řídí příbuzností při volbě koho a zda vůbec parazitovat. Hnízdní parazitizmus se vyvinul patrně jako souhra množství ekologických a sociálních faktorů, které jej činí mnohem komplexnějším, než se doposud předpokládalo (Nielsen et al. 2006).

6. ZÁVĚR

Problematikou teorie příbuzenského výběru a jeho rolí v reprodukčních strategiích se zabývá velké množství prací. Přestože platnost teorie jako takové je již dokázána, není doposud jasné, jak široce je mezi živočichy rozšířena. Z některých studií se zdá, že je možná dokonce rozšířenější, než bylo doposud předpokládáno. Tato představa však může být zkreslena skutečností, že mnoho prací, kde se nepodařilo vliv příbuzenského výběru prokázat ani nahradit jinou hypotézou, nebylo patrně vůbec opublikováno. Navíc stále ještě existuje mnoho prázdných míst a prozatím ne zcela uspokojivě potvrzených hypotéz, na které je potřeba se v budoucnu zaměřit.

Důležité je si také uvědomit, že role příbuzenského výběru při vnitrodruhovém hnízdním parazitizmu byla doposud studována zejména na ptácích hnízdících koloniálně či v dutinách. O uplatnění vlivu této teorie u druhů majících jiné strategie hnízdění se neví téměř nic. Je totiž možné, že se příbuzenský výběr může uplatnit jen u druhů, které vytvářejí populace o určité vhodné hustotě. Bylo by tedy zajímavé otestovat tuto hypotézu na druhu, jehož populační denzita na hnízdištích není stálá, jako je tomu u koloniálně hnízdících druhů, a jedinci nejsou vázáni na omezeně se vyskytující místa vhodná k zahnízdění, což je běžné pro druhy hnízdící v dutinách. Právě této otázce bych se chtěl věnovat ve své diplomové práci. Jako vhodný model jsem zvolil poláka velkého (*Aythya ferina*). U tohoto druhu byla pozorována vysoká míra vnitrodruhového hnízdního parazitizmu. Cílem mého výzkumu bude tedy zejména prověřit příbuzenský vztah parazita a hostitele. Rovněž bych se chtěl zaměřit na vliv struktury populace, tedy jakou roli hraje vzdálenost mezi hnízdem hostitele a parazita, načasování hnízdění a s tím související reprodukční úspěch jak hostitele, tak parazita.

Rozšíření poznatků o druhy s rozmanitými ekologickými a reprodukčními strategiemi by mohlo přispět k objasnění obecného významu příbuzenského výběru. Zda opravdu hraje hlavní roli ve vývoji jednotlivých reprodukčních strategiích, nebo je jeho vliv srovnatelný s vlivem dalších ekologických faktorů uplatňujících se v alternativních hypotézách.

Literatura

- Åhlund, M. 2005. Behavioural tactics at nest visits differ between parasites and hosts in a brood-parasitic duck. *Animal Behaviour* **70**, 433-440.
- Andersson, M. 1984. Brood parasitism within species. In: *Producers and Scroungers* (ed. Barnard C), pp. 195-228. Croom-Helm, London
- Andersson, M. 2001. Relatedness and the evolution conspecific brood parasitism. *American Naturalist* **158**, 599-614.
- Andersson, M., Eriksson, M. O. G. 1982. Nest parasitism in goldeneyes *Bucephala clangula*: some evolutionary aspects. *American Naturalist* **120**, 1-16.
- Andersson, M. & Åhlund, M. 2000 Host-parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **97**, 13188-13193.
- Andersson, M. & Åhlund, M. 2001. Protein fingerprinting: a new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology* **85**, 1433-1442.
- Agrawal, A. F. 2001. Kin recognition and the evolution of altruism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **268**, 1099-1104.
- Bateson, P. P. G. 1978. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* **273**, 659-660.
- Bertram, B. 1992. The ostrich communal nesting system. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Bonadonna, F., Miguel, E., Grosbois, V., Jouventin, P & Bessiere, JM. 2007. Individual Odor Recognition in Birds: An Endogenous Olfactory Signature on Petrels' Feathers? *Journal of Chemical Ecology*, online first.
- Bonadonna, F., Hesters, F. & Jouventin, P. 2003. Scent of a nest: discrimination of own-nest odours in Antarctic, *Pachyptila desolata*. *Behaviour Ecology and Sociobiology* **54**, 174-178.

- Bonadonna, F., Villafane, M, Bajzak., C. & Jouventin, P. 2004. Recognition of burrow's "olfactory signature" in blue petrels, *Halobanea caerulea*: an efficient discrimination mechanism in dark. *Animal Behaviour* **67**, 893-898.
- Bouzat J. L. & Johnson K 2004. Genetic structure among closely spaced leks in a peripheral population of lesser prairie-chickens. *Molecular Ecology* **13**, 499-505.
- Brockmann, J. 1993. Parasitizing conspecifics: comparison between Hymenoptera and birds. *Trends in Ecology & Evolution* **8**, 2-4.
- Brown, J. L. 1987. Helping and communal breeding in birds. Princeton university Press, Princeton, N.J.
- Brown, J. L. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology* **8**, 60-65.
- Caizergues, A. & Ellison, L. 2002. Natal dispersal and its consequences in Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis* **144**, 478-487.
- Canestrari, D., Marcos, J. M. & Baglione, V. 2004. False feedings at the nests of carrion crows *Corvus corone corone*. *Behaviour Ecology and Sociobiology* **55**, 477-483.
- Clarke, M. F. 1989. Co-operative breeding by the Australian bell miner, *Manorina melanophrys* Latham: a test of kin selection theory. *Ethology* **80**, 292-306.
- Clayton, N. S. 1990. The effects of cross-fostering on assortative mating between zebra finch subspecies. *Behavioral Ecology* **40**, 1102-1110.
- Cockburn, A. 1998. Evolution of helping behaviora in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**, 141-177.
- Cooke, F., Robertson, G. J. & Smith, C. 2000. Survival, emigration and winter population structure of harlequin ducks. *Condor* **102**, 137-144.
- Dawkins R. 1976 *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- DeLay, L. S., Faaborg, J., Naranjo, J., Paz, S. M., DeVries, T. & Parker, P. G. 1996. Parental care in the cooperatively polyandrous Galapagos hawk. *Condor* **98**, 300-311.

- Dickinson, J. L. 2007. Decoding dumping ducks. *Molecular Ecology* **16**, 2610-2612.
- Dunn, P. O & Cockburn, A. 1996. Evolution of male care in a bird with almost complete cuckoldry. *Evolution* **50**, 2542-2548.
- Eadie, J. McA., Kehoe, F. P. & Nudds, T. D. 1988. Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American Anatidae: a reviews of hypotheses. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 1709-1721.
- Emlen, S. T. 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mamal. Page 301-337 in J. R. Krebs & N. B. Davies, eds. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. 3rd ed. Blackwell, Oxford.
- Emlen, S. T. 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. Page 228-253 in J. R. Krebs & N. B. Davies, eds. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. 3rd ed. Blackwell, Oxford.
- Emlen, S. T. & Wrege, P. H. 1986. Forced copulation and intra-specific parasitism: two cost of social living in the white-fronted bee-eater. *Ethology* **71**, 2-29.
- Emlen, S. T. & Wrege, P. H. 1988. The role of kinship in helping decisions among white-fronted bee-eaters. *Behaviour Ecology and Sociobiology* **23**, 305-315.
- Emlen, S. T. & Wrege, P. H. 1991. Breeding biology white-fronted bee-eaters at Nakuru – the influence of helpers on breeders fitness. *Journals of Animal Ecology* **60**, 309-326.
- Erskine, A. J. 1990. Joint laying in *Bucephala* ducks: ‚parasitism‘ or nest-site competition. *Ornis Scandinavica* **21**, 52-56.
- Frank, J. 1992. *Foundations of social evolution*. Princeton University Press., Princeton, N.J.
- Forslund, P. & Larsson, K. 1995. Intraspecific nest parasitism in the barnacle goose: behavioural tactics of parasites and host. *Animal Behaviour* **50**, 509-517.
- Friesen, V. L., Montevocchi, W. A., Gaston, A. J., Baret, R. T. & Davidson, W. S. 1996. Molecular evidence fo kin groups in the absence of large-scale genetic differentiation in a migratory bird. *Evolution* **50**, 924-930.

- Gibbons, D. W. 1986. Brood parasitism and cooperative nesting in moorhen, *Gallinula chloropus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**, 221-232.
- Gibson, R. M., Aspbury, A. S. & McDaniel, L. L. 2002. Active formation of mixed-species grouse leks: a role for predation in lek evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **269**, 2503-2507
- Gibson, R. M., Pires, D., Delaney K. S. & Wayne R. K. 2005. Microsatellite DNA analysis shows that greater sage grouse are not kin groups. *Molecular Ecology* **14**, 4453-4459.
- Giesen, K. M. 1998. Lesser Prairie-Chicken (*Tympanuchus pallidicinctus*). Page 1-20 in Poole, A & Gill, F., eds. The Birds in North America. Philadelphia: The Birds North America, Inc.
- Haubert, M. E. & Sherman, P. W. 2001. Self-referent phenotype matching: theoretical consideration and empirical evidence. *Trends in Neurosciences* **24**, 609-616.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. I, II. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1-52.
- Hanssen, S. A., Hasselquist D., Fostlad I & Erikstad, K. E. 2005. Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **272**, 1039-1046.
- Hatchwell, B. J., Ross, D. J., Fowlie, M. K. & McGowan, A. 2001. Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **268**, 885-890.
- Hatchwell, B. J., Russel, A. F., MacColl, A. D. C., Ross, D. J., Fowlie, M. K. & McGowan, A. 2004. Helpers increase long-term but not short-term productivity in cooperatively breeding in long-tailed tits *Aegithalos caudatus*. *American Naturalist* **15**, 1-10.
- Höglund, J. 2003. Lek-kin in birds-provoking theory and surprising new results. *Annales Zoologici Fennici* **40**, 249-253.
- Höglund J, Alatalo RV (1995) *Leks*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Höghlund, J., Alatalo, R. V., Lundberg, A., Rintamäki, P. T. & Lindell, J. 1999. Microsatellite markers reveal the potential for kin selection on black grouse leks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **266**, 813-816.
- Höghlund, J. & Shorey, L. 2003. Local genetic structure in a white-bearded manakin population. *Molecular Ecology* **12**, 2457-2463.
- Horn, P. L., Rafalski, J. A. & Whitehead, P. J. 1996. Molecular genetic (RAPD) analysis of breeding magpie geese. *Auk* **113**, 552-557.
- Hovi, M., Alatalo, R. V., Höghlund, J., Lundberg, A. & Rintamäki, P. T. 1994. Lek centre attracts black grouse female. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **258**, 303-305.
- Jamieson, I. G., Quinn, J. S., Rose, P. A. & White, B. N. 1994. Shared paternity among non-relatives is a result of an egalitarian mating system in a communally breeding bird, the pukeko. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **257**, 271-277.
- Jennions, M. D. & Petrie, M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biological Reviews* **72**, 283-327.
- Kehoe, F. P. 1989. The adaptive significance of crèching behavior in the white-winged scoter (*Melanitta fusca deglandi*). *Canadian Journal of Zoology* **67**, 406-411.
- Klipi, M. & Linström, K. 1997. Habitat-specific size and cost of incubation in common eiders, *Somateria mollissima*. *Oecologia* **111**, 297-301.
- Klipi, M., Öst, M. & Linström, K. 2001. Female characteristics and parental care mode in the crèching system among cooperatively breeding birds. *Ostrich* **62**, 527-534.
- Kokko, H. & Lindström, J. 1996. Kin selection and the evolution of leks: Whose success do young males maximize? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **263**, 919-923.
- Komdeur, J. 1992. Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler. *Nature* **358**, 493-495.

- Komdeur, J. 1994. Experimental-evidence for helping and hindering by previously offspring in the cooperative breeding Seychelles warbler *Acrocephalus sechellensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**, 175-186.
- Komdeur, J. 1996. Influence of helping and breeding experience on reproductive performance in the Seychelles warbler: a translocation experiment. *Behavioral Ecology* **7**, 326-333.
- Komdeur, J., Hatchwell, B. J. 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in ecology & evolution* **14**, 237-241.
- Krakauer, A. H. 2005. Kin selection an cooperative courtship in wild turkeys. *Nature* **434**, 69-72
- Krebs, J.R., Davies, N. B. 1993. An introduction to Behavioural Ecology. Blackwell. Oxford.
- Lank, D. B. & Smith, C. M. 1992. Female prefer larger leks: field experiments with ruffs (*Philomachus pugnax*). *Behaviour Ecology and Sociobiology* **30**, 323-329.
- Loiselle, B. A., Ryder, T. B., Durães, R., Tori, W., Blake, J. G. & Parker, P. G. 2007. Kin selection does not explain male aggregation at leks of 4 manakin species. *Behavioral Ecology* **18**, 287- 291.
- Loos, E. R. & Rohwer, F. C. 2004. Laying-stage nest attendance and onset of incubation in prairie nesting ducks. *Auk* **121**, 587-599.
- López-Sepulcre, A. & Kokko, H. 2002. The role of kin recognition in the evolution of conspecific brood parasitism. *Animal Behaviour* **64**, 215-222.
- Lyon, B. E. & Eadie, J. M. 2000. Family matters: Kins selection and the evolution of conspecific brood parasitism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **97**, 12942-12944.
- MacColl, A. D. C. & Hatchwell, B. J. 2002. Seasonal variation in fitness pay-off promotes cooperative breeding in long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*) parents and helpers. *American Naturalist* **160**, 186-194.
- Martin, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J., Pitra, C. & Lieckfeld, D. 2002. Great bustard population structure in central Spain: concordant results from genetic analysis and dispersal

study. ? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **269**, 119-125.

McDonald, D. B. & Potts, W. K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science* **266**, 1030-1032.

McGowan, A., Hatchwell, B. J. & Woodburn, R. J. W. 2003. The effect of helping behaviour on the survival of juvenile and adult long-tailed tits *Aegithalos caudatus*. *Journal of Animal Ecology* **72**, 491-499.

McKinnon, L., Gilchrist, H. G. & Scribner, K. T. 2006. Genetic evidence for kin-based female social structure in common eiders (*Somateria mollissima*). *Behavioral Ecology* **17**, 614-621.

McRea, S. B. & Burke, T. 1996. Interspecific brood parasitism in the moorhen: parentage and parasite-host relationship determine by DNA fingerprinting. *Behaviour Ecology and Sociobiology* **38**, 115-129.

Nevitt, G. A. 2000. Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds: life at high Reynolds numbers. *Biological Bulletin* **198**, 245-253.

Nevitt, G. A. & Bonadonna, F. 2005b. Sensitivity to dimethyl sulphide suggests a mechanism for olfactory navigation by seabirds. *Biology letters* **1**, 303-305.

Nielsen, C. R., Semel, B., Sherman, P. W., Westneat, D. F. & Parker P. G. 2006. Host parasite relatedness in wood ducks: patterns of kinship and parasite success. *Behavioral Ecology* **17**, 491-496.

Petrie, M., Krupa, A. & Burke, T. 1999. Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature* **401**, 155-157.

Pöysä, H. 2004. Relatedness and the evolution of conspecific brood parasitism: parameterizing a model with data for precocial species. *Animal Behaviour* **67**, 673-679.

Pruet-Jones, S. G. & Lewis, M. J. 1990. Habitat limitation and sex ratio promote delayed dispersal in superb fairy wrens. *Nature* **348**, 541-542.

- Regnaut, S., Christe, P., Chapuisat, M. & Fumagalli, L. 2006. Genotyping faeces reveals facultative kin association on capercaillie's leks. *Conservation Genetics* **7**, 665-674.
- Robertson, G. J. 1998. Egg adoption can explain joint egg-laying in common eiders. *Behaviour Ecology and Sociobiology* **43**, 289-296.
- Rohwer, F. C. & Freeman, S. 1989. The distribution of conspecific parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology* **67**, 239-253.
- Rothstein, S. I. 1975. Mechanisms of avian egg recognition: do birds know their own eggs? *Animal Behaviour* **26**, 268-278.
- Rusell, A. F. & Hatchwell, B. J. 2001. Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **268**, 2169-2174.
- Sæther, S. A. 2002. Kin selection, female preferences and the evolution of leks: direct benefits may explain kin structuring. *Animal Behaviour* **63**, 1017-1020.
- Sæther, S. A., Fiske, P. & Kålås, J. A. 2001. Male mate choice, sexual conflict and strategic allocation of copulations in a lekking bird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **268**, 2097-2102.
- Sayler, R. D. 1992. Brood parasitism in waterfowl. Page 290-322 in B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu, eds Ecology and Management of Breeding Waterfowl, Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Sayler, R. D. 1996. Behavioral interactions among brood parasites with precocial young: canvasbacks and redheads on the Delta marsh. *Condor* **98**, 801-809.
- Schjorring, S. 2001. Ecologically determined natal philopatry within a colony great cormorans. *Behavioral Ecology* **12**, 287-294.
- Semel, B. & Sherman P. 2001. Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks. *Animal Behaviour* **61**, 787-803.

- Sharp S. P., McGowan A., Wood M. J. & Hatchwell B. J. 2005. Learned kin recognition cues a social bird. *Nature* **434**, 1127-1130.
- Shorey, L., Piertney, S., Stone, J. & Höghlund, J. 2000. Fine-scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature* **408**, 352-353.
- Soini, H. A., Shrock, S. E., Bruce, K. E., Wiesler, D., Ketterson, E. D. & Novotny, M. V. 2007. Seasonal variation in volatile compound profiles of preen gland secretions of the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Journal of Chemical Ecology* **33**, 183-198.
- Sorenson, M. D. 1991. The functional significances of parasitic egg laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual behaviour. *Animal Behaviour* **42**, 771-796.
- Sorenson, M. D. 1993. Parasitic egg laying in canvasbacks: frequency, success, and individual behavior. *Auk* **110**, 57-69.
- Sorenson, M. D. 1997. Effects on intra- and interspecific brood parasitism on a precocial host, the canvasback, *Aythya valisineria*. *Behavioral Ecology* **8**, 153-161.
- Sorenson, M. D. 1998. Patterns of parasitic laying and typical nesting in readhead and canvasback duck. Page 357-375 in S.I Rohstein & S. K. Robertson, eds. *Parasitic Birds and their Hosts: Studies in Coevolution*. New York: Oxford University Press.
- ten Care, C. & Vos, D. R. 1999. Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: A reassessment. *Advances in the Study of Behavioral* **28**, 1-31.
- Tomson, D. L., Monaghan, P. & Furness, R. W. 1998. The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews* **73**, 293-304.
- Van der Jeugd, H. P., van der Veen, T. I. & Larsson, K. 2002. Kins clustering in barnacle gees: familiarity or phenotype matching? *Behavioral Ecology* **13**, 786-790.
- Waldeck, P. & Andersson, M. Brood parasitism and nest takeover in common eiders. *Ethology* **112**, 616-624.
- Waldman, B., Frumhoff, P. C. & Sherman, P. W. 1998. Problems of kin recognition. *Trends in Ecology & Evolution* **3**, 8-13.

- Wallraff, H. G. 2001. Navigation by homing pigeons: up-dated perspective. *Ethology Ecology and Evolution* **13**, 1-48.
- Wegge, P. & Larsen, B. B. 1987. Spacing of adult and subadult male common capercaillie during the breeding season. *Auk* **104**, 481-490.
- Vehrecomp, S. L. 2000. Evolutionary routes to joint-female nesting in birds. *Behavioral Ecology* **11**, 334-344.
- Widemo, F. & Owens, I. P. F. 1995. Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. *Nature* **373**, 148-151.
- Widemo, F. & Sæther, S. A. 1999. Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 26-31.
- Whitehead, P. J. & Tschirner, K. 1991. Patterns of egg laying and variation in egg size in the magpie goose *Anseranas semipalmata*: evidence for intra-specific nest parasitism. *Emu* **91**, 26-31.
- Whittingham, L. A., Taylor, P. D. & Robertson, R. J. 1992. Confidence of paternity and male parental care. *American Naturalist* **139**, 1115-1125.
- Yom-Tov, Y. 2001. An update list and some comments of the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* **143**, 133-143.
- Young, A. D. & Titman, 1988. Intraspecific nest parasitism in red-breasted mergansers. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 2454-2458.
- Zelano, B. & Edwards, S. E. 2002. An MHC components to kin recognition and mate choice in birds: predictions, progress and prospects. *American Naturalist* **160**, 225-238.
- Zink, A. G. 2000. The evolution of intraspecific brood parasitism in birds and insects. *American Naturalist* **155**, 395-405.