

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Vliv příbuznosti mezi mláďaty na rodičovské investice u
lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*)**

Diplomová práce

Andrea Höchsmannová

Systematická biologie a ekologie – zoologie

Prezenční studium

srpen 2010

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně podle pokynů vedoucího práce a s použitím literárních zdrojů uvedených v seznamu použité literatury.

V Prostějově 27. 7. 2010

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Andrea Höchsmannová

Název práce: Vliv příbuznosti mezi mláďaty na rodičovské investice u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*)

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2010

Abstrakt

Mnoho studií prokázalo, že u ptáků je velmi častá extrapárová paternita. Teorie o příbuzenské selekci říká, že se mláďata chovají víc sobecky, když příbuznost mezi nimi klesá. Abych tuto hypotézu otestovala, provedla jsem dva druhy manipulací. V experimentální skupině jsem prohodila vajíčka mezi hnízdy lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) tak, že každé vajíčko nakonec pocházelo z hnízda jiného. V kontrolní skupině jsem vždy mezi dvojicemi hnízd prohodila celé snůšky, takže mláďata byla nepříbuzná k pěstounům, ale byla příbuzná mezi sebou navzájem. Poté jsem srovnávala frekvenci rodičovského krmení a morfologické znaky mláďat mezi experimentální a kontrolní skupinou. Zjistila jsem, že frekvence krmení, hmotnost a délka křídla se statisticky významně nelišily mezi experimentální a kontrolní skupinou. Pouze u délky tarsu jsem zjistila náznak statisticky významné odlišnosti, kdy tarsus byl o něco delší v kontrolní skupině. Mé výsledky se lišily od výsledků jiných podobných studií, které prokázaly, že kompetiční chování jedinců závisí na jejich vzájemné příbuznosti. Mohlo to být způsobeno synchronnějším líhnutím mláďat v naší experimentální skupině. Proto bude do budoucna potřeba udělat ještě více studií s lepším designem.

Klíčová slova: extrapárová paternita, žadonění, lejska bělokrký, rodičovské investice, frekvence krmení, sourozenecká kompetice

Počet stran: 22

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Andrea Höchsmannová

Title: The effect of relatedness among offspring on parental investment in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*)

Type of thesis: Master

Department: Dept. of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Miloš Krist, Ph.D.

The year of presentation: 2010

Abstract:

Many studies showed that in birds there is very frequent extra-pair paternity. Kin selection theory predicts that offspring behave more selfishly when relatedness among them declines. To test this hypothesis I did two types of manipulations. In the experimental group I cross-fostered eggs between collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) clutches the way that every single egg came from a different clutch. In the control group I cross-fostered the whole clutch between pairs of clutches so that the nestmates were related to each other but were unrelated to their foster parents. Then I compared frequency of parental feeding and morphological traits of offspring between experimental and control broods. I found that feeding frequency, weight and length of wing did not differ between experimental and control broods. Only length of tarsus was slightly longer in control broods. My results were different from the results of other similar studies which showed that competitive behaviour among broodmates depends on their relatedness. It could have been caused by the hatching synchrony in my experimental broods. Therefore there is need to make some more studies with a better design.

Keywords: extra-pair paternity, begging, *Ficedula albicollis*, parental investment, feeding frequency, sibling competition

Number of pages: 22

Number of appendices: 0

Language: Czech

ÚVOD

Až do konce 20. století si většina výzkumníků myslela, že ptáci, kteří žijí v párech, nekopulují kromě svého partnera s jinými jedinci (Lack 1968). Extrapárové kopulace u druhů, které žijí v párech, jsou však velice časté, což bylo potvrzeno pomocí molekulárních metod. Extrapárová mláďata byla objevena až u 90% druhů ptáků. Dokonce u sociálně monogamních druhů je víc než 11% mláďat výsledkem extrapárových kopulací. Skutečná genetická monogamie se vyskytuje jen u 14% druhů pěvců, u kterých byl prováděn výzkum (Griffith et al. 2002).

Podle Hamiltonovy teorie o příbuzenské selekci se jedinci chovají k jiným jedincům rozdílně v závislosti na tom, v jakém stupni příbuznosti s nimi jsou (Krebs a Davies 1993). Koeficient příbuznosti r mezi rodiči a potomkem nebo mezi vlastními sourozenci je 0,5 (Falconer 1989). U těchto blízce příbuzných jedinců by se dalo očekávat altruistické, nesobecké chování, kam patří například vydávání varovných signálů anebo pomoc vychovávat mláďata jiným jedincům na úkor své vlastní reprodukce (Krebs a Davies 1993). Markman et al. (2009) zkoumali, jestli se liší vzájemná agresivita vždy mezi dvěma larvami mloka levantského (*Salamandra infraimmaculata*) s různým stupněm příbuznosti. Zjistili, že u geneticky více příbuzných jedinců byla agresivita prokazatelně menší. Clark (2004) zkoumal schopnost chřestýše (*Crotalus horridus*) rozpoznávat své sourozence od nepříbuzných jedinců. Mezi různými dvojicemi těchto hadů měřil průměrnou vzdálenost a četnost jejich dotyků. Zjistil, že sourozenci se sdružovali víc než páry, které tvořili nepříbuzní jedinci. Naopak vrabec domácí (*Passer domesticus*) během svých sociálních aktivit v hejnech nesnižuje svou agresivitu vůči příbuzným jedincům, proto se intenzita bojů mezi blízce příbuznými a nepříbuznými jedinci neliší (Toth et al. 2009). Mohlo by to být způsobeno tím, že výhody snížené agresivity vůči příbuznému jedinci mohou být v hejnech vrabců mimo hnízdní období nízké (Toth et al. 2009). Protože u mnoha druhů ptáků samice během hnízdního období kopulují současně s více samci, mláďata v jednom hnízdě mohou mít různé otce. Koeficient příbuznosti r mezi těmito polovičními sourozenci je 0,25 (Falconer 1989). Pokud by si extrapárová mláďata byla schopna uvědomovat, že jejich otec není samec, který o ně pečuje, dalo by se očekávat, že budou v hnízdě silněji soupeřit a více žadonit o potravu právě proto, že jsou méně příbuzná k ostatním mláďatům a nepříbuzná k samci, který je krmí (Holen a Johnstone 2007).

Předpokladem vzniku sobeckého chování je však schopnost rozpoznávat příbuzného jedince od nepříbuzného. Alvergne et al. (2009) zjistili, že u člověka otcové rozlišují potomky, se kterými jsou geneticky příbuzní, od ostatních potomků na základě fenotypové a pachové

podobnosti. U ptáků se ale rodiče většinou starají o mláďata, i když jim nejsou geneticky příbuzní. Existuje mnoho důkazů a pozorování, že samci nerozlišují mezi svými vlastními a nepříbuznými mláďaty (Kempnaers a Sheldon 1996, Beecher 1991 a Bouwman et al. 2005). Na rozdíl od rodičů, kteří extrapárová mláďata nepoznávají, mláďata navzájem by mohla usuzovat na příbuznost mezi sebou například podle toho, s kým vyrůstala, nebo s kým sdílela obydlí (Krebs a Davies 1993). Ptačí mláďata v hnízdě by mohla poznávat, nakolik jsou mezi sebou příbuzná například podle žadonění. Yasukawa et al. (2008) nahrávali žadonění mláďat u vlvovce (*Agelaius phoeniceus*) a srovnávali je mezi sebou. Zjistili, že hlasy mláďat pocházejících z jednoho hnízda se sobě podobaly víc než hlasy z jiných hnízd. Pokud jsou jedinci opravdu schopni rozeznat stupeň své příbuznosti s ostatními, nepříbuzná mláďata v jednom hnízdě by mohla žadonit víc než příbuzná, protože se budou chovat víc sobecky. Hlasitost žadonění mláďat se také zvyšuje u druhů, kde je častý hnízdní parazitismus (Boncoraglio et al. 2008).

Boncoraglio a Saino (2008) testovali hypotézu, že se mláďata budou chovat více sobecky, když příbuznost mezi nimi klesá. U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), o které je známo, že v hnízdech mívá hodně extrapárových mláďat (Møller a Tegelström 1997), srovnávali hlasitost žadonění mláďat mezi experimentálními a kontrolními hnízdy za normálních podmínek a po vyhladovění mláďat. Experimentální hnízda vytvořili tak, že mezi dvěma synchronními hnízdy, kde snůšky byly dokončené ve stejný nebo následující den, vždy prohodili dvě náhodně vybraná vajíčka. Tím byla částečně snížena příbuznost mezi mláďaty. V kontrolní skupině prohodili také vždy mezi dvojicemi hnízd dvě náhodně vybraná vajíčka, avšak vajíčka byla poté opět vrácena do původních hnízd. Zjistili, že hlasitost žadonění byla za normálních podmínek větší v experimentálních hnízdech. Po vyhladovění mláďat se však hlasitost zvýšila jen v kontrolní skupině, ale v experimentální se nezměnila. Mláďata v experimentálních hnízdech by tedy mohla žadonit na maximum už za normálních podmínek krmení.

Hypotézu o vlivu příbuznosti mláďat v hnízdě na jejich chování lze testovat i na mezidruhové úrovni. Srovnání blízkce příbuzných druhů ukázalo, že druhy, u kterých je častější extrapárová paternita, měly vyšší maximální rychlost růstu. Royle et al. (1999) se domnívali, že rychlost růstu mláďat by měla být větší u těch druhů, kde jsou si mláďata kvůli častým extrapárovým kopulacím samic navzájem méně příbuzná, protože kvůli zvýšené kompetici víc žadoní, aby dostávala více potravy. Svou hypotézu potvrdili, protože zjistili pozitivní vztah mezi mírou extrapárové paternity a rychlostí růstu daného druhu. Briskie et al. (1994) nahrávali

žadonění mlád'at pěvců a zjistili, že druhy, u kterých je vysoká extrapárová paternita, žadonily hlasitěji. Prokázali, že hlasitost žadonění se zvyšuje, když příbuznost mezi mlád'aty klesá.

Cílem této práce bylo zjistit, zda příbuznost mlád'at v hnízdě má vliv na frekvenci rodičovského krmení a morfologické znaky mlád'at. Ke studii jsem si vybrala lejska bělokrkého, protože jsou u něj extrapárové kopulace velmi časté. Například v maďarské populaci obsahovalo extrapárová mlád'ata téměř 56% hnízd (Rosivall et al. 2009). Ve švédské populaci byla extrapárová paternita zaznamenaná u téměř 33% hnízd a 15,5% mlád'at bylo extrapárových (Sheldon a Ellegren 1999). Krist et al. (2005) zjistili časté extrapárové kopulace u lejska bělokrkého i v populaci na Velkém Kosíři, kde jsem prováděla výzkum. Extrapárová mlád'ata se vyskytovala ve více než 50% studovaných hnízd, kde se podařilo odchytit oba rodiče.

Vycházela jsem z práce Boncoraglia a Saina (2008), kteří u vlaštovky zjistili, že navzájem nepříbuzná mlád'ata v hnízdě žadoní víc než ta příbuzná. Pokud by nepříbuzná mlád'ata žadonila více i u lejska bělokrkého, dalo by se očekávat, že tato mlád'ata budou více krmena (Ottosson et al. 1997), a proto budou v lepší kondici než hnízda s příbuznými mlád'aty. Má studie tedy byla v základní myšlence podobná studii Boncoraglia a Saina. Jejich design jsem se však snažila vylepšit. Boncoraglio a Saino totiž ve své experimentální skupině snížili příbuznost mezi mlád'aty jen částečně, kdy koeficient příbuznosti $r = 0,125$. Chtěla jsem, aby mlád'ata byla v experimentální skupině mezi sebou navzájem zcela nepříbuzná ($r = 0$), proto jsme prohodili vajíčka tak, aby každé pocházelo z jiného hnízda. Protože by rodiče teoreticky mohli poznat, jestli jsou s nimi mlád'ata příbuzná nebo ne, v kontrolní skupině jsme vždy mezi dvěma hnízdy prohodili celou snůšku, aby byla mlád'ata nepříbuzná se svými pěstouny.

METODY

Lejsek bělokrký je malý (13g) stěhovavý pěvec (Hudec a kol. 1983). Hnízdí hlavně ve střední a východní Evropě, tah do zimovišť, která se nacházejí ve východní a jižní Africe, probíhá přes Středomoří (Cepák a kol. 2008). V České republice pravidelně hnízdí a protahuje. Jarní přilet probíhá většinou v druhé polovině dubna až počátkem května. Hnízdí pouze jednou ročně, po zničení hnízda však následuje náhradní hnízdění. Samec má černobílé zbarvení s bílým límečkem na krku. Samice je šedohnědá (Hudec a kol. 1983). Obývá listnaté nebo smíšené lesy, parky i sady s dutými stromy nebo budkami. Samice obvykle kladou pět až sedm světle modrých vajec, na kterých sedí třináct až patnáct dní. Lejsek bělokrký je krmivý pták, takže mláďata jsou závislá na péči rodičů. Hnízdo opouští čtrnáct až patnáct dní po vylíhnutí (Hudec a kol. 1983).

Výzkum probíhal v přírodním parku Velký Kosíř (49°32'N, 17°03'E), který leží 6 km severozápadně od Prostějova a jeho rozloha činí 19,6 km². Dominantu tvoří vrch Velký Kosíř s nadmořskou výškou 442 metrů (ČSOP, RS Iris Prostějov 2007). Lokalita, na které probíhal výzkum, se nachází na jižních a jihozápadních svazích, převážně v teplomilných doubravách. Na lokalitě byly tři studijní plochy, na kterých bylo rozmístěno asi 300 budek ve výšce cca 1,5 metrů nad zemí.

Kromě lejska bělokrkého hnízdili v budkách také sýkora koňadra (*Parus major*), sýkora modřinka (*Parus caeruleus*) a brhlík lesní (*Sitta europaea*). Les je zde rozvolněný a rozkládá se na kamenitých svazích. Typickým zástupcem stromů je dub zimní (*Quercus petraea*), v menším množství se zde vyskytuje borovice lesní (*Pinus sylvestris*), habr obecný (*Carpinus betulus*) a bříza (*Betula sp.*). Keřové patro téměř chybí, místy se tu nachází ostružiník (*Rubus sp.*) a tavolník (*Spiraea sp.*). V bylinném patře, které místy také chybí, se vyskytuje například třtina křovištní (*Calamagrostis epigeios*), lipnice hajní (*Poa nemoralis*) a kostřavy (*Festuca sp.*).

Výzkum probíhal ve dvou následujících letech 2008 a 2009 během hnízdního období lejsků, tedy od konce dubna do první poloviny června. Začátkem hnízdního období jsem budky kontrolovala téměř každý den, abych zjistila, ve kterých zahnízdil lejsek a kdy se v nich objevilo první vejce. Potom jsem zjišťovala, kdy bylo sneseno poslední vejce a snůšky jsou kompletní.

Cílem práce bylo zjistit, jestli má vzájemná příbuznost mezi mláďaty v hnízdě vliv na frekvenci rodičovského krmení a na morfologii mláďat. Provedli jsme proto dva druhy manipulací. V experimentální skupině, kterou vytvořil Miloš Krist, se hnízda denně

navštěvovala při kladení. Nově nakladené vejce se vždy vzalo a uschovalo v nádobách vystlaných vatou a chráněných pletivem proti predaci na bezpečném a suchém místě přímo na studijní ploše. Místo tohoto vejce se do hnízda dalo vejce plastové. Den poté, co samice v některém hnízdě dokladla, se atrapy vajec vyměnily za skutečná vajíčka, z nichž každé ale pocházelo z jiného hnízda (Obrázek 1A). Tímto experimentem se neměnila velikost snůšky. Po vylíhnutí tedy mláďata nebyla příbuzná ani mezi sebou ani k pěstounům, kteří je krmili. Nechtěným výsledkem této manipulace byla o den delší inkubace, protože vajíčka byla samicím dodána až další den potom, co byla snůška dokončena.

Jako kontrolu jsem prováděla jiný typ cross-fosteringu. Prohodila jsem navzájem celé snůšky mezi dvojicemi hnízd, takže mláďata byla nepříbuzná k pěstounům, ale byla příbuzná mezi sebou navzájem (Obrázek 1B). Tyto dvojice hnízd se shodovaly počtem vajec i dnem, kdy bylo sneseno první vejce. Přenosy probíhaly v rané inkubaci do čtyř dnů po snesení posledního vejce. Vajíčka jsem dávala do plastových nádob vystlaných vatou, aby se nerozbila. Délka přenosů se pohybovala v rozmezí 5 – 22,5 minut.

V ideálním případě se skupiny kontrolních a experimentálních hnízd neliší ničím jiným než typem manipulace. Toho se nám však nepodařilo dosáhnout z několika důvodů: 1) v experimentální skupině samice musely inkubovat o den déle a 2) jak v kontrolní, tak hlavně v experimentální skupině bylo potřeba mít víc hnízd, ve kterých samice začaly hnízdit přibližně ve stejnou dobu, hnízda tedy do skupin nebyla vybírána náhodně vzhledem k datu zahrnutí. Prvních asi patnáct hnízd se ponechalo na vytvoření kontrolní skupiny, z nich se ale všechna hnízda nevyužila. Z dalších přibližně patnácti hnízd se vytvořila experimentální skupina, kde se použila všechna hnízda. Tímto způsobem jsem do skupin rozdělovala i další hnízda. Proto jsem pomocí t-testu otestovala, neliší-li se mezi experimentální a kontrolní skupinou datum zahrnutí a také velikost snůšky. Velikost snůšky byla v obou letech větší v kontrolní skupině. Datum zahrnutí se v roce 2009 významně nelišilo mezi experimentální a kontrolní skupinou, avšak v roce 2008 v kontrolní skupině lejsci hnízdili přibližně o dva dny dříve než v experimentální skupině (Tabulka 1).

Poté, co jsem provedla manipulace, jsem obě skupiny hnízd kontrolovala, abych zjistila, kdy se v nich vylíhla mláďata. Tento den se označil jako den líhnutí. Šestý den se mláďata okroužkovala. Ve věku dvanácti dnů jsem zaznamenávala frekvence krmení rodičů pomocí kamer. Minikameru citlivou na světlo jsem připevnila na horní stěnu budky, aby bylo vidět na celé hnízdo. Minikamera byla propojena s kamerou mini-DV Sony, na kterou se nahrával záznam na kazetu. Tuto kameru jsem ukryla na zemi pod listím. Frekvence krmení jsem zaznamenávala většinou po dobu dvou hodin. Den před natáčením jsem do budek umísťovala

atrapy kamer, aby si na ně ptáci zvykli. Za deště se natáčení neprovádělo. Třináctý den od vylíhnutí jsem mláďatům měřila délku křídla (s přesností na 1mm), tarsu (0,01mm) a hmotnost (0,25g). Sledovala jsem také přežívání mláďat.

Analýza dat

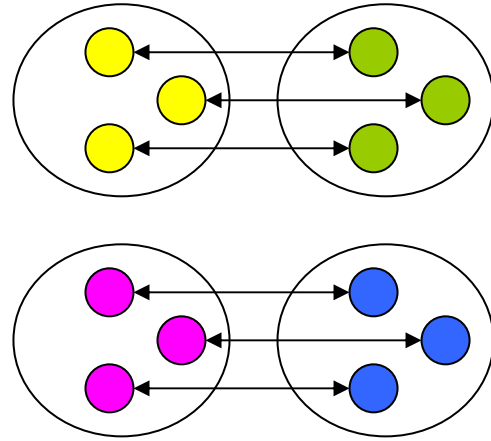
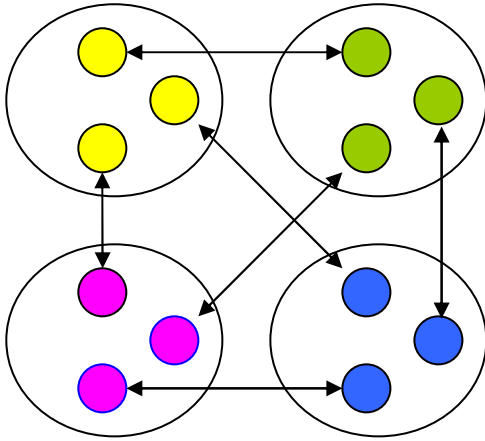
Zajímalo mě vliv příbuznosti mláďat v hnízdě na tři závislé proměnné: na frekvenci rodičovského krmení (= frekvenci krmení samců, samic a celkovou frekvenci krmení), morfologii mláďat a jejich přežívání. Hodnoty, které vstupovaly do analýz, jsem zprůměrovala na hnízdo a velikost vzorku tedy udává počet hnízd. Spočítala jsem průměry pro hmotnost, délku tarsu a křídla, také pro frekvence krmení samců, samic a celkovou frekvenci krmení za hodinu pro roky 2008 a 2009 a také pro oba roky dohromady. Frekvence krmení jsem analyzovala i přepočtené na mládě (= frekvence krmení za hodinu / počet žijících mláďat 13. den), protože počet mláďat by na frekvence krmení mohl mít velký vliv. Prvních 15 minut kamerového záznamu krmení jsem ze statistiky vynechávala, aby se co nejvíce snížil vliv rušení, které nastalo při instalaci kamer. Mláďata, která později uhynula, jsem vyřadila z analýz morfologie. Ze všech analýz jsem také vyřadila čtyři hnízda, ve kterých samec vůbec nekrmil, protože by absence samce mohla ovlivňovat jak frekvenci krmení samic, tak i morfologii mláďat. Proporce hnízd, kde samec nekrmil, se nelišila mezi experimentální a kontrolní skupinou ($\chi^2 = 0,05$; $p = 0,821$).

Morfologii mláďat a frekvence krmení jsem analyzovala dvěma způsoby. Pomocí jednoduchého t-testu jsem srovnávala průměrné hodnoty v experimentálních a kontrolních hnízdech. Protože však na morfologii a krmení mohou mít vliv i další faktory, kontrolovala jsem je v dalších analýzách pomocí mnohocestné ANOVY. Těmito kontrolovanými faktory (kovariátami) byli: datum zahníždění (= první vejce) a rok. U morfologie mláďat to byl navíc počet vajec ve snůšce a u frekvence krmení počet mláďat 13. den od vylíhnutí a denní doba. Počet vajec byl zadán jako kategorická proměnná o dvou hladinách (6 a 7). Protože ve většině hnízd byla snůška o sedmi vejcích ($n=58$), případně šesti ($n=44$) a pouze ve dvou případech měly snůšky osm vajec, změnila jsem tyto dvě hodnoty pro účely statistické analýzy z osmi na sedm. Dále jsem spočítala úspěšnost vyvádění (v procentech). Protože řada hnízd měla úspěšnost vyvádění 100% nebo 0% a bylo málo hnízd ve střední kategorii, kde některá mláďata uhynula a některá přežila, analyzovala jsem úspěšnost vyvádění jako kategorickou proměnnou se třemi hladinami: 1) všichni přežili, 2) nikdo nepřežil a 3) někteří přežili (Tabulka 4). Všechny výpočty jsem prováděla ve statistickém programu JMP.

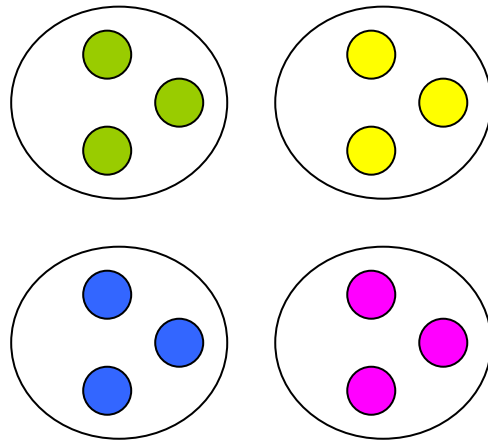
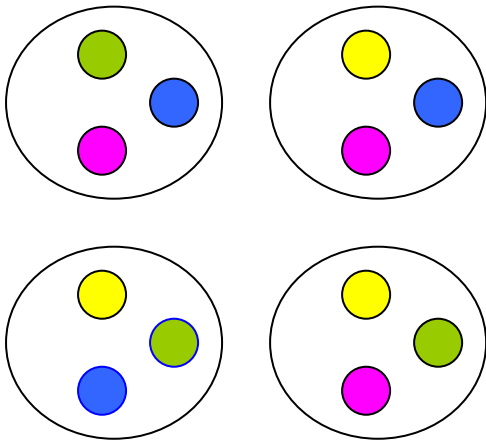
A. Experimentální skupina

B. Kontrolní skupina

před manipulací



po manipulaci



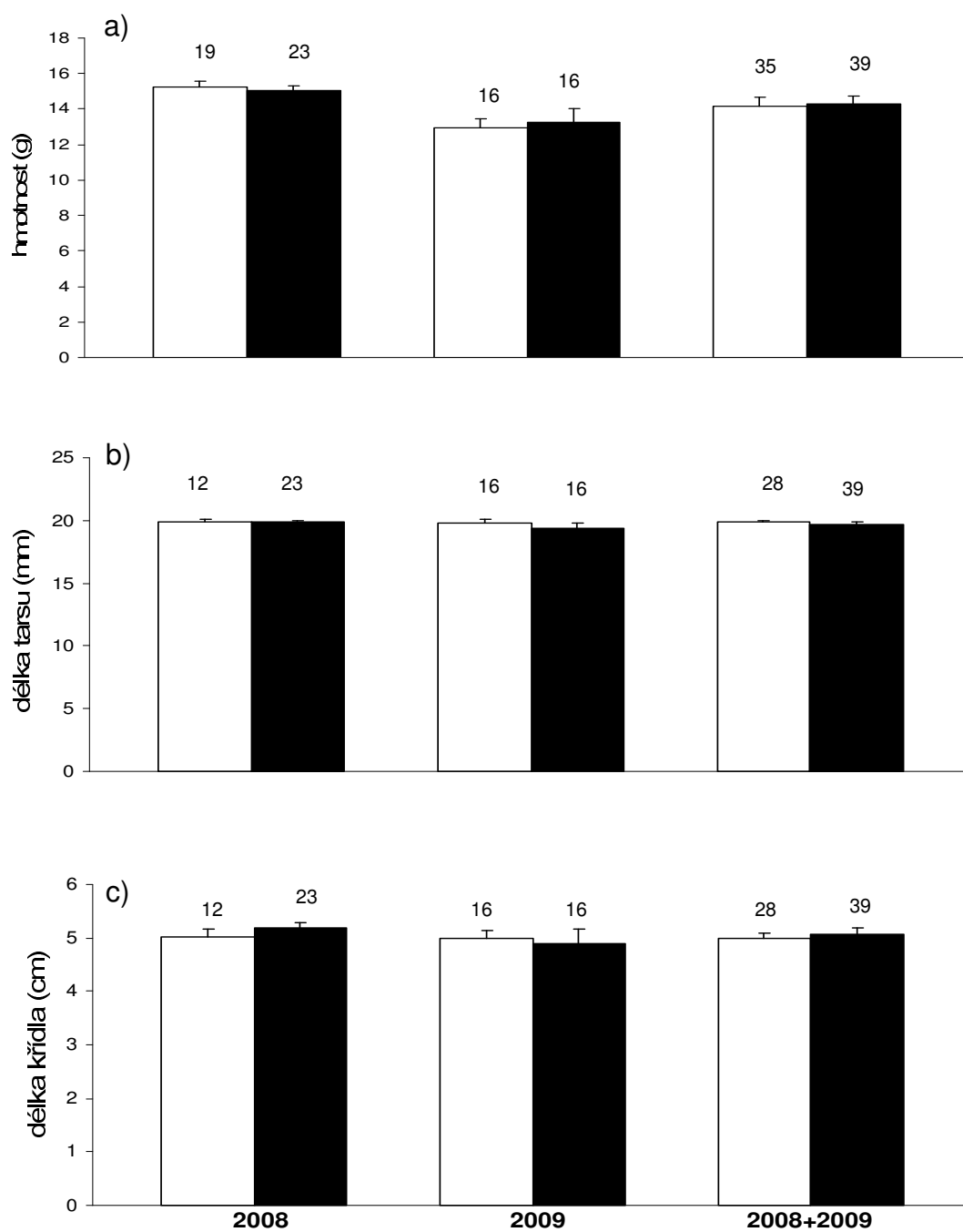
Obr. 1. Schematické znázornění prováděných manipulací. (A) V experimentální skupině se prohodila vajíčka mezi hnízdy tak, že po provedení manipulace byla v každém hnízdě vajíčka, z nichž každé pocházelo z jiného hnízda. (B) V kontrolní skupině se mezi dvojicemi hnízd prohodily celé snůšky, takže vajíčka pocházela ze stejného hnízda, ale byla přemístěna do jiného.

VÝSLEDKY

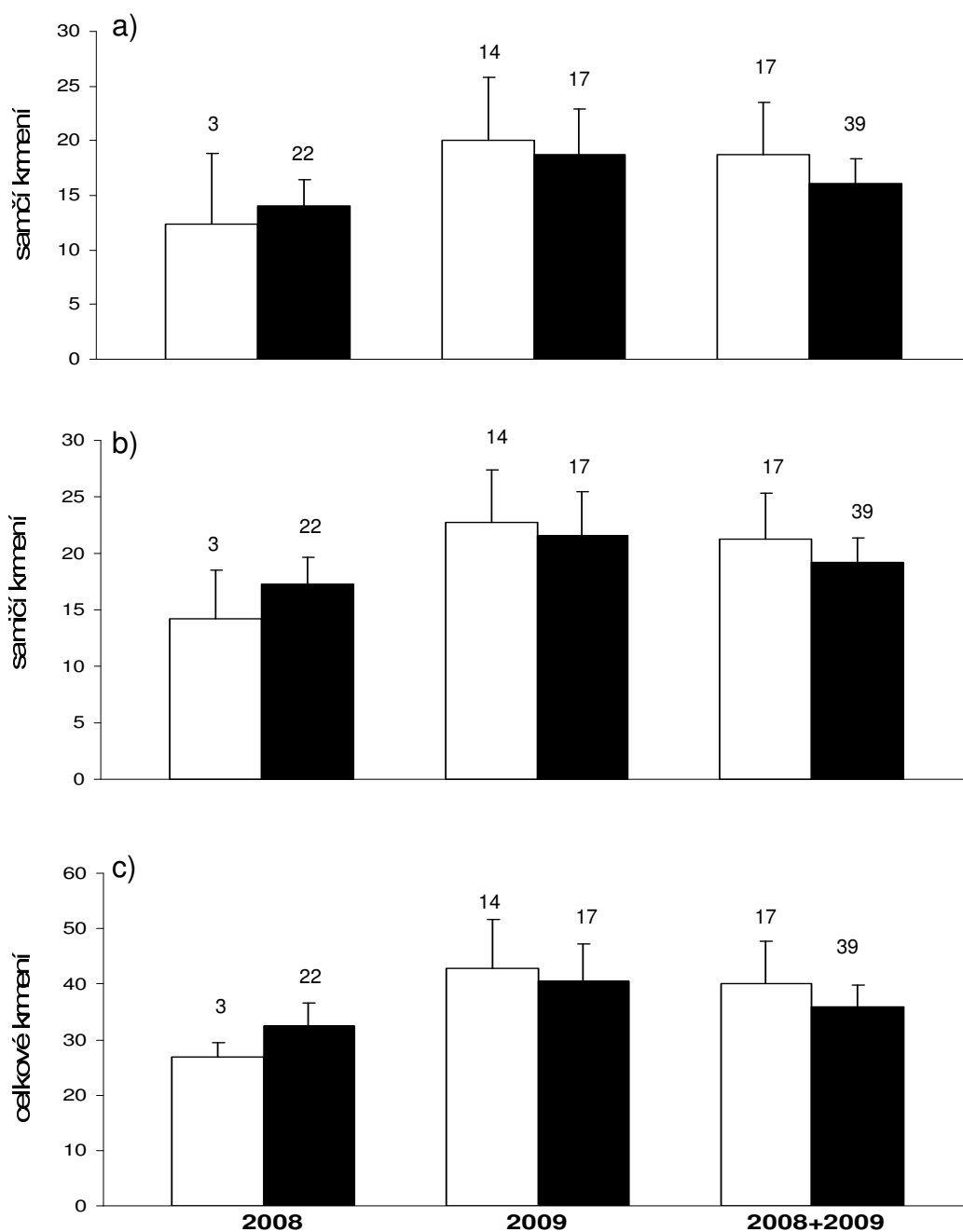
Zjistila jsem, že v roce 2008 se morfologické znaky mlád'at (= hmotnost, délka křídla a tarsu) v experimentální i kontrolní skupině příliš nelišily (Obrázek 2). Frekvence krmení samců i samic byly větší v experimentální skupině (Obrázek 3). V této skupině byly o něco větší i frekvence krmení na mládě (Obrázek 4).

V roce 2009 měla mlád'ata větší hmotnost v experimentální skupině, ale délka křídla a tarsu byla naopak nepatrně větší v kontrolní skupině (Obrázek 2). Frekvence krmení samců i samic byly větší v kontrolní skupině (Obrázek 3), to ale bylo zřejmě způsobeno větším počtem mlád'at v těchto hnízdech (Tabulka 1). Hodnoty přepočtené na mládě byly větší u experimentální skupiny (Obrázek 4).

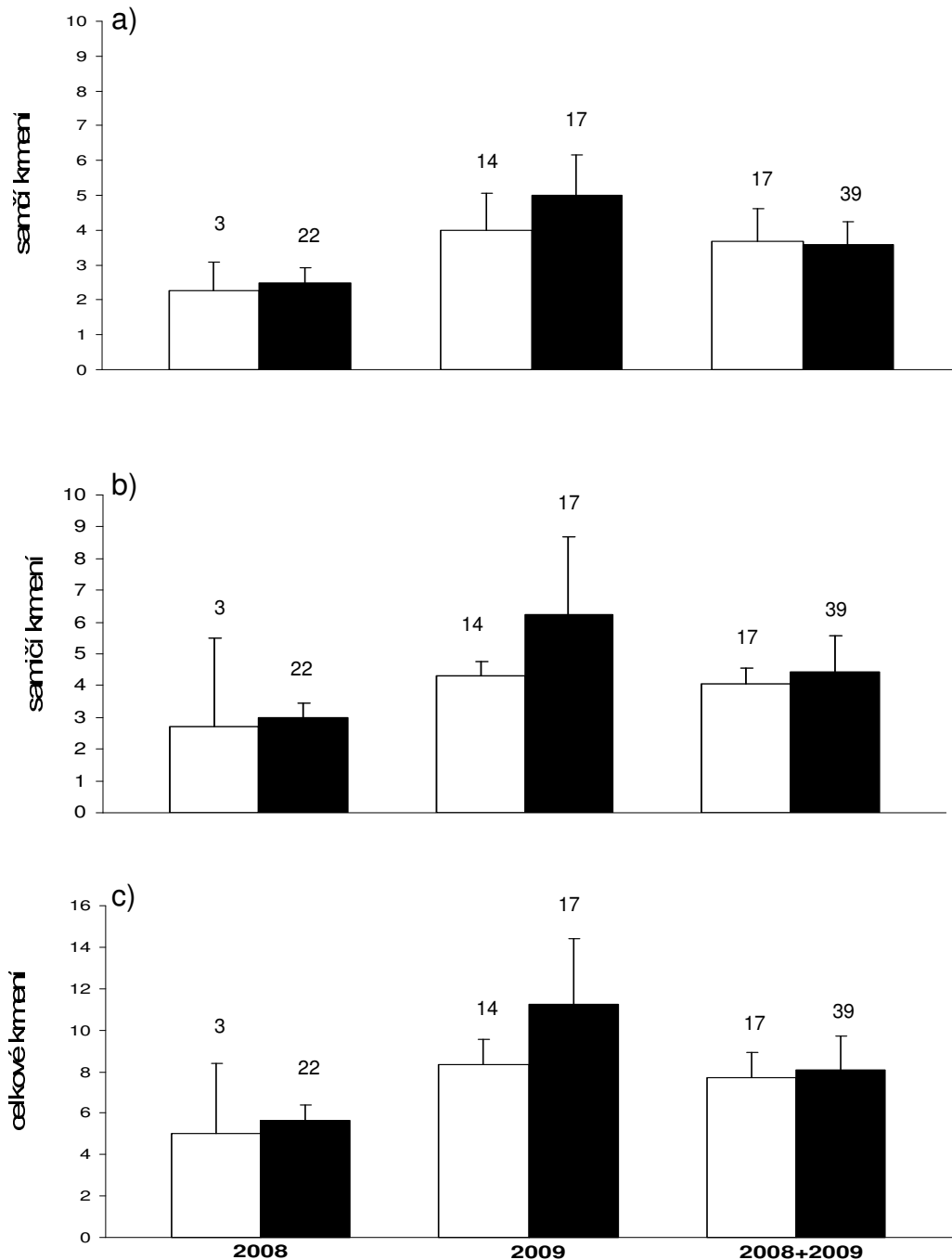
Z výše uvedeného výčtu je zřejmé, že frekvence krmení se liší mezi jednotlivými roky (Obrázky 3 a 4) a závisí i na počtu mlád'at v hnízdě. Proto bylo potřeba morfologii a frekvenci krmení kontrolovat v mnohocestné analýze. Tato analýza ukázala, že frekvence krmení (Tabulka 3), hmotnost a délka křídla se statisticky významně nelišily mezi experimentální a kontrolní skupinou, pouze u délky tarsu (Tabulka 2) je náznak statisticky významné odlišnosti. Délka tarsu byla poněkud větší v kontrolní skupině. Typ manipulace neměl vliv na přežívání mlád'at ($\chi^2 = 0,02$; $p = 0,878$) (Tabulka 4).



Obr. 2. Vliv typu manipulace na morfologické znaky mláďat měřené 13. den po vylíhnutí. Bílé sloupce udávají hodnoty kontrolní skupiny, černé sloupce hodnoty experimentální skupiny. Tři skupiny sloupců jsou pro rok 2008, 2009 a pro oba roky dohromady. Chybové úsečky udávají 95% konfidenční interval. Čísla nad sloupci značí velikost vzorku (počet hnízd).



Obr. 3. Vliv typu manipulace na frekvence krmení. Bílé sloupce udávají hodnoty kontrolní skupiny, černé sloupce hodnoty experimentální skupiny. Tři skupiny sloupců jsou pro rok 2008, 2009 a pro oba roky dohromady. Chybové úsečky znázorňují 95% konfidenční interval. Čísla nad sloupci značí velikost vzorku. Hodnoty na ose y udávají počet vletů za hodinu.



Obr. 4. Vliv typu manipulace na frekvence krmení na mládě. Hodnoty na ose y udávají počet vletů za hodinu na jedno mládě. Bílé sloupce udávají hodnoty kontrolní skupiny, černé sloupce hodnoty experimentální skupiny. Tři skupiny sloupců jsou pro rok 2008, 2009 a pro oba roky dohromady. Chybové úsečky znázorňují 95% konfidenční interval. Čísla nad sloupci značí velikost vzorku.

Tabulka 1. Srovnání velikosti snůšky a data zahnízdění mezi experimentálními a kontrolními hnízdy. U data zahnízdění 0 znamená 30. duben.

	Kontrolní skupina			Experimentální skupina			t	p
	průměr	sd	n	průměr	sd	n		
Rok 2008								
Velikost snůšky	6,89	0,52	26	6,54	0,51	26	2,44	0,018
Datum zahnízdění	-1,81	1,72	26	0,04	1,59	26	-4,02	<0,001
Rok 2009								
Velikost snůšky	6,62	0,50	26	6,33	0,48	30	2,16	0,035
Datum zahnízdění	2,00	2,19	26	1,83	3,21	30	0,22	0,824
2008+2009								
Velikost snůšky	6,75	0,52	52	6,43	0,50	56	3,28	0,001
Datum zahnízdění	0,10	2,74	52	1,00	2,72	56	-1,72	0,088

Tabulka 2. Vliv typu manipulace na morfologické znaky mláďat. Kladná hodnota parametru u typu manipulace znamená, že mláďata v kontrolní skupině jsou větší než ve skupině experimentální.

	Parametr	se	F	p
Hmotnost (n=74)				
Intercept	14,1	0,109		
Typ manipulace	-0,100	0,117	0,74	0,394
Datum zahnízdění	-0,0937	0,0456	4,23	0,044
Počet vajec	-0,0921	0,126	0,53	0,468
Rok (2009-2008)	0,885	0,119	54,82	<0,001
Tarsus (n=67)				
Intercept	19,8	0,0587		
Typ manipulace	0,117	0,0633	3,41	0,069
Datum zahnízdění	-0,0591	0,0236	6,24	0,015
Počet vajec	0,126	0,0649	3,74	0,058
Rok (2009-2008)	0,145	0,0638	5,16	0,027
Křídlo (n=67)				
Intercept	5,04	0,0394		
Typ manipulace	-0,0338	0,0424	0,63	0,430
Datum zahnízdění	-0,0474	0,0159	8,93	0,004
Počet vajec	0,0224	0,0436	0,26	0,610
Rok (2009-2008)	0,0503	0,0428	1,38	0,245

Tabulka 3. Vliv typu manipulace na frekvence krmení. Kladná hodnota parametru u typu manipulace znamená, že frekvence krmení jsou větší v kontrolní skupině než ve skupině experimentální.

	Parametr	se	F	p
Frekvence krmení samců (n=55)				
Intercept	8,16	7,50		
Typ manipulace	-0,536	1,22	0,19	0,662
Datum zahnízdění	-0,220	0,483	0,21	0,650
Rok (2009-2008)	-4,12	1,24	11,09	0,002
Počet den12	1,54	0,758	4,12	0,048
Čas krmení	0,0397	0,468	0,01	0,933
Frekvence krmení samic (n=55)				
Intercept	10,4	6,09		
Typ manipulace	-1,06	0,989	1,13	0,293
datum zahnízdění	-0,463	0,392	1,40	0,243
Rok (2009-2008)	-4,57	1,00	20,74	<0,001
Počet den12	1,90	0,615	9,56	0,003
Čas krmení	-0,0599	0,380	0,02	0,875
Celková frekvence krmení (n=55)				
Intercept	18,6	10,7		
Typ manipulace	-1,59	1,74	0,83	0,367
Datum zahnízdění	-0,684	0,691	0,98	0,328
Rok (2009-2008)	-8,69	1,77	24,06	<0,001
Počet den12	3,44	1,09	10,04	0,003
Čas krmení	-0,0201	0,671	0,00	0,976

Tabulka 4. Vliv typu manipulace na přežívání mláďat.

Skupina	Nikdo nepřežil	Někteří přežili	Všichni přežili
Kontrolní	11	20	19
Experimentální	11	19	23

DISKUZE

V této studii jsem zkoumala, jestli příbuznost mezi mlád'aty v hnízdě může ovlivňovat frekvence rodičovského krmení a morfologii mlád'at. Vycházela jsem z předpokladu, že navzájem nepříbuzná mlád'ata budou žadonit víc, protože jsou sobečtější. Čím hlasitěji žadoní, tím víc je rodiče krmí (Ottosson 1997). Vyšší frekvence krmení by měla vést k vyšší kondici mlád'at, která bývá často považována za nejlepší měřítko rodičovských investic (Magrath et al. 2007, Moreno et al. 2008). Zjistila jsem, že frekvence krmení se statisticky významně nelišily mezi experimentální a kontrolní skupinou, stejně tak se mezi oběma skupinami nelišila hmotnost a délka křídla mlád'at. Pouze u délky tarsu jsem zjistila trend, kdy v kontrolní skupině byla délka tarsu poněkud větší než v experimentální skupině.

Hypotézu, že příbuznost mezi mlád'aty v hnízdě by mohla ovlivňovat jejich chování, doposud testovaly tři studie. Royle et al. (1999) a Briskie et al. (1994) prováděli mezidruhové srovnání. Royle et al. (1999) zjistili, že rychlost růstu mlád'at daného druhu byla pozitivně spojena s mírou extrapárové paternity. Briskie et al. (1994) ukázali, že druhy, u kterých je častá extrapárová paternita, žadonily více nahlas. Tyto výsledky naznačují, že u druhů, které neprovádějí extrapárové kopulace, budou mlád'ata v hnízdě vždy žadonit málo hlasitě, zatímco u druhů, kde je extrapárová paternita častá, budou mlád'ata žadonit hlasitěji. A to i v hnízdech, kde zrovna žádná extrapárová mlád'ata nejsou. Takové chování se vyvinulo v průběhu evoluce. Mlád'ata v těchto případech nemusela aktivně rozpoznávat svou vzájemnou příbuznost.

Třetí studie byla provedena na vnitrodruhové úrovni. Předpokladem zde tedy je aktivní rozpoznávání mlád'at mezi sebou navzájem. Boncoraglio a Saino (2008) zjistili, že pokud jsou v hnízdě vzájemně nepříbuzná mlád'ata, žadoní více, než když jsou mezi sebou příbuznější. Má studie se v základní myšlence podobala studii Boncoraglia a Saina, avšak podporu pro hypotézu, že vzájemně nepříbuzná mlád'ata se budou chovat sobečtěji, jsem nenašla.

Důvodů, proč se mé výsledky liší od práce Boncoraglia a Saina (2008), může být několik. Předpokladem, aby se mlád'ata rozpoznávala, je častá extrapárová paternita. Ta je však známá jak u vlaštovky (Møller a Tegelström 1997), tak i u lejska (Sheldon a Ellegren 1999, Krist et al. 2005 a Rosivall et al. 2009). Dalším důvodem by mohl být rozdíl v designech našich studií. Boncoraglio a Saino (2008) snížili v experimentální skupině příbuznost mezi mlád'aty jen částečně a v kontrolní skupině zůstala mlád'ata příbuzná se svými rodiči. V mé studii byla mlád'ata v experimentální skupině vzájemně zcela nepříbuzná. V obou skupinách také mlád'ata nebyla příbuzná se svými pěstouny, protože teoreticky by rodiče mohli poznat, jestli jsou s nimi mlád'ata příbuzná nebo ne. Existuje však mnoho důkazů, že především samci

nerozlišují svá vlastní a nepříbuzná mláďata (Kempnaers a Sheldon 1996, Beecher 1991, Bouwman et al. 2005).

Vliv rozdílů v designech našich studií: 1) V mé experimentální skupině byla mláďata vzájemně mezi sebou více nepříbuzná než v experimentální skupině u Boncoraglia a Saina, rozdíl mezi oběma typy manipulace by proto měl vyjít ve stejném směru jako u nich, ale ještě výrazněji. Tak tomu však nebylo, protože jediný náznak rozdílu byl v opačném směru. Odlišné výsledky tedy nemohou být vysvětleny rozdílnou vzájemnou příbuzností mláďat v experimentálních skupinách. 2) Nepříbuznost mláďat k pěstounům v naší experimentální skupině a příbuznost mláďat v kontrolní skupině u designu Boncoraglia a Saina by mohly mít dva efekty. a) Pokud by rodiče poznali, že s mláďaty nejsou geneticky příbuzní, mohli by je krmit méně. Proto bych v mé studii měla zjistit větší rozdíl mezi experimentální a kontrolní skupinou a to ve stejném směru jako Boncoraglio a Saino. Rozdíl jsem však nenašla, tímto designem to tedy být nemohlo. b) Pokud by naopak svou příbuznost k rodičům poznala mláďata, mohla by se chovat sobečtěji a více žádonit, pokud je krmí nepříbuzní pěstouni. V případě Boncoraglia a Saina by tedy rozdíl mohl být teoreticky způsoben tímto efektem a ne rozpoznáváním příbuznosti mláďat navzájem. V mé studii jsem pro příbuznost mláďat k pěstounům kontrolovala a možná proto jsem mezi experimentální a kontrolní skupinou nenašla rozdíl. Tímto důvodem by mé odlišné výsledky od Boncoraglia a Saina možná mohly být vysvětleny, avšak pokud nerozpoznají svou příbuznost k mláďatům rodiče, kteří jsou zkušenější, nedalo by se to očekávat ani od mláďat. 3) Slabinou mé studie bylo synchronnější líhnutí mláďat v experimentální skupině (Krist, nepublikovaná data), které vzniklo v důsledku toho, že vajíčka byla samicím v této skupině dodána do hnízda současně. Mláďata se proto od sebe svou hmotností a kondicí lišila méně, než kdyby se líhla asynchronně. Asynchronní líhnutí by mohlo mít vliv na růst mláďat a jejich přežívání. Výhodou asynchronního líhnutí jsou rozdíly ve velikosti mláďat, která se líhnou postupně, protože se tak například může snížit jejich vzájemná konkurence o potravu (Magrath 1990). Avšak nejmladší a tím pádem i nejslabší mládě je v kompetiční nevýhodě oproti svým starším sourozencům. Szöllösi et al. (2007) zkoumali vliv asynchronního líhnutí u lejska bělokrkého. Zjistili, že v hnízdech s asynchronním líhnutím je mezi mláďaty menší konkurence a proto mají větší množství energie. Výsledkem je větší rychlost růstu a lepší kondice mláďat než v synchronních hnízdech. Proto důvod, proč jsem v mé studii nenašla rozdíl mezi oběma typy manipulace mohl být ten, že nepříbuzná mláďata v experimentální skupině sice zvýšila své žádonění, avšak příbuzná mláďata v kontrolní skupině byla zase v lepší kondici díky výhodě asynchronního líhnutí.

Důvodem, proč se mé výsledky liší od výsledků Boncoraglia a Saina (1998), by tedy mohlo být synchronnější líhnutí mláďat v mé experimentální skupině. Mláďata se od sebe svou kondicí mohla lišit míň než u asynchronního líhnutí, anebo v kontrolní skupině díky asynchronnímu líhnutí na tom byla lépe než mláďata v experimentální skupině, která se líhla synchronně. Bude proto potřeba udělat ještě více studií s lepším designem, ponechat jak naše dvě vylepšení, tak i asynchronii v experimentální skupině.

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala všem, kteří mi jakýmkoliv způsobem pomáhali při vzniku této práce. V první řadě Mgr. Miloši Kristovi, Ph.D. za vedení mé práce a za důležité konzultace a rady. Také bych chtěla poděkovat Ing. Radimu Dopitovi za mnohé grafické úpravy a pomoc při práci s počítačem a Bc. Martinu Jančovi za výpomoc v terénu a poskytnutí některých dat.

LITERATURA

- Alvergne A, Faurie C, Raymond M (2009) Father-offspring resemblance predicts paternal investment in humans. *Anim Behav* 78:61-69
- Beecher MD (1991) Successes and failures of parent-offspring recognition in animals. Cambridge University Press, Cambridge
- Boncoraglio G, Saino N (2008) Barn swallow chicks beg more loudly when broodmates are unrelated. *J Evol Biol* 21:256-262
- Boncoraglio G, Saino N, Garamszegi LZ (2008) Begging and cowbirds: brood parasites make hosts scream louder. *Behav Ecol* 20:215-221
- Bouwman KM, Lessells CM, Komdeur J (2005) Male reed buntings do not adjust parental effort in relation to extrapair paternity. *Behav Ecol* 16:499-506
- Briskie JV, Naugler CT, Leech SM (1994) Begging intensity of nestling birds varies with sibling relatedness. *Proc R Soc Lond B* 258:73-78
- Cepák J a kol. (2008) Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventinum, Praha
- Clarc RW (2004) Kin recognition in rattlesnakes. *Proc R Soc Lond B* 271:243-245
- ČSOP (2007) Přírodní park Velký Kosíř- průvodce naučnou stezkou. RS Iris, Prostějov
- Falconer DS (1993) Introduction to quantitative genetics. Longman Scientific and Technical, New York
- Griffith SC, Owens IP, Thuman KA (2002) Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11:2195-2212
- Holen OH, Johnstone RA (2007) Parental investment with a superior alien in the brood. *J Evol Biol* 20:2165-2172
- Hudec K a kol. (1983) Fauna ČSSR Ptáci. Academia, Praha
- Kempnaers B, Sheldon BC (1996) Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offspring? *Anim Behav* 51:1165-1173
- Krebs JR, Davies NB (1993) An Introduction to Behavioural Ecology. Blackwell Science, Oxford
- Krist M, Nádvorník P, Uvírová L (2005) Paternity covaries with laying and hatching order in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Behav Ecol Sociobiol* 59:6-11
- Lack D (1968) Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen Ltd, London
- Magrath MJL, Van Lieshout E, Pen I, Visser GH, Komdeur J (2007) Estimating expenditure on male and female offspring in a sexually size-dimorphic bird: a comparison of different methods. *J Anim Ecol* 76:1169-1180

- Magrath RD (1990) Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol Rev* 65:587-622
- Markman S, Hill N, Todrank J, Heth G, Blaustein L (2009) Differential aggressiveness between fire salamander (*Salamandra infraimmaculata*) larvae covaries with their genetic similarity. *Behav Ecol Sociobiol* 63:1149-1155
- Moreno J, Lobato E, Merino S, Martinez-de la Puente J (2008) Blue-Green Eggs in Pied Flycatchers: An Experimental Demonstration that a Supernormal Stimulus Elicits Improved Nestling Condition. *Ethology* 114:1078-1083
- Møller AP, Tegelström H (1997) Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behav Ecol Sociobiol* 41:353-360
- Ottosson U, Bäckman J, Smith HG (1997) Begging affects parental effort in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behav Ecol Sociobiol* 41:381-384
- Rosivall B, Szöllösi E, Hasselquist D, Török J (2009) Effects of extrapair paternity and sex on nestling growth and condition in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Anim Behav* 77:611-617
- Royle NJ, Hartley IR, Owens IP, Parker GA (1999) Sibling competition and the evolution of growth rates in birds. *Proc R Soc Lond B* 266:923-932
- Sheldon BC, Ellegren H (1999) Sexual selection resulting from extrapair paternity in the collared flycatchers. *Anim Behav* 57:285-298
- Szöllösi E, Rosivall B, Török J (2007) Is hatching asynchrony beneficial for the brood? *Behav Ecol* 18:420-426
- Toth Z, Bokony V, Lendvai ÁZ, Szabó K, Péntes Z, Liker A (2009) Kinship and aggression: Do house sparrows spare their relatives? *Behav Ecol Sociobiol* 63:1189-1196
- Yasukawa K, Urish J, Her A, Light E (2008) Similarity in the begging calls of nestling Red-winged Blackbirds. *J Field Ornithol* 79:254-262