

Reprodukční systémy

Typy svazků

- Monogamie
- Polygamie:
 - a) Polyandrie
 - b) Polygynie
 - c) Kooperativní polyandrie
 - d) Kooperativní hnízdění
 - e) Leky
 - f) Mimopárové kopulace (EPC), polygynandrie - promiskuita

Passeriformes

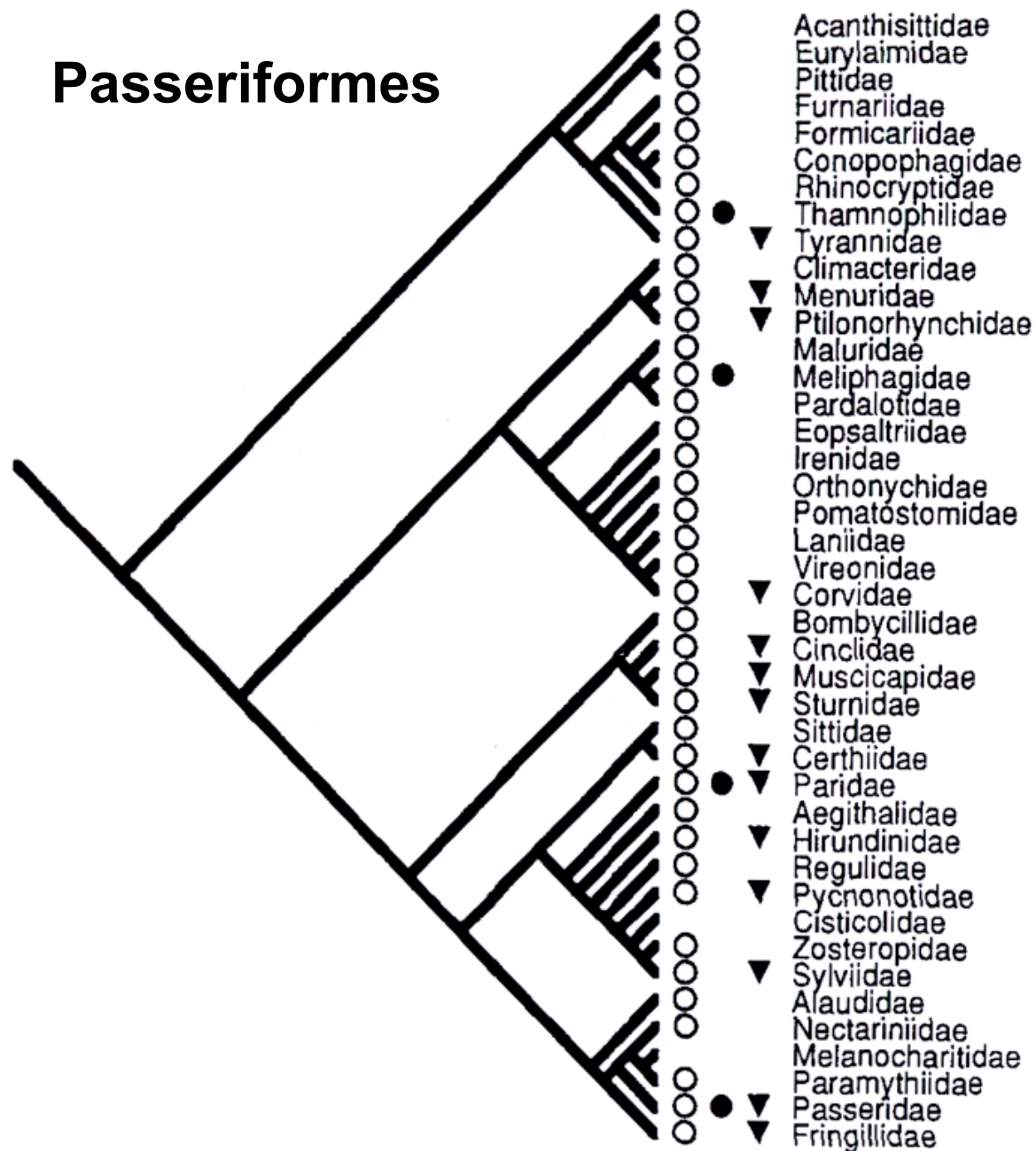


Figure 2. Distribution of mating patterns among families in Passeriformes. Phylogenetic relationships after Sibley & Ahlquist (1990). A monogamous mating pattern is indicated by an open circle (○), female-polygamy by a filled circle (●), and male-polygamy by a triangle (▼).

Temrin
(1994)

Monogamie

- Přibližně 90 % druhů
- Monogamie obligátní
- Monogamie fakultativní



Monogamie - obligátní

- Samec i samice se podílí při stavbě hnízda (inkubaci), častá separace rodičovské péče (př. samec krmí samici během inkubace), 67 % z Neognatha
- Svazky mohou trvat celý život nebo jen jednu sezónu
- Adaptivní – oba jedinci maximalizují prospěch ze svazku

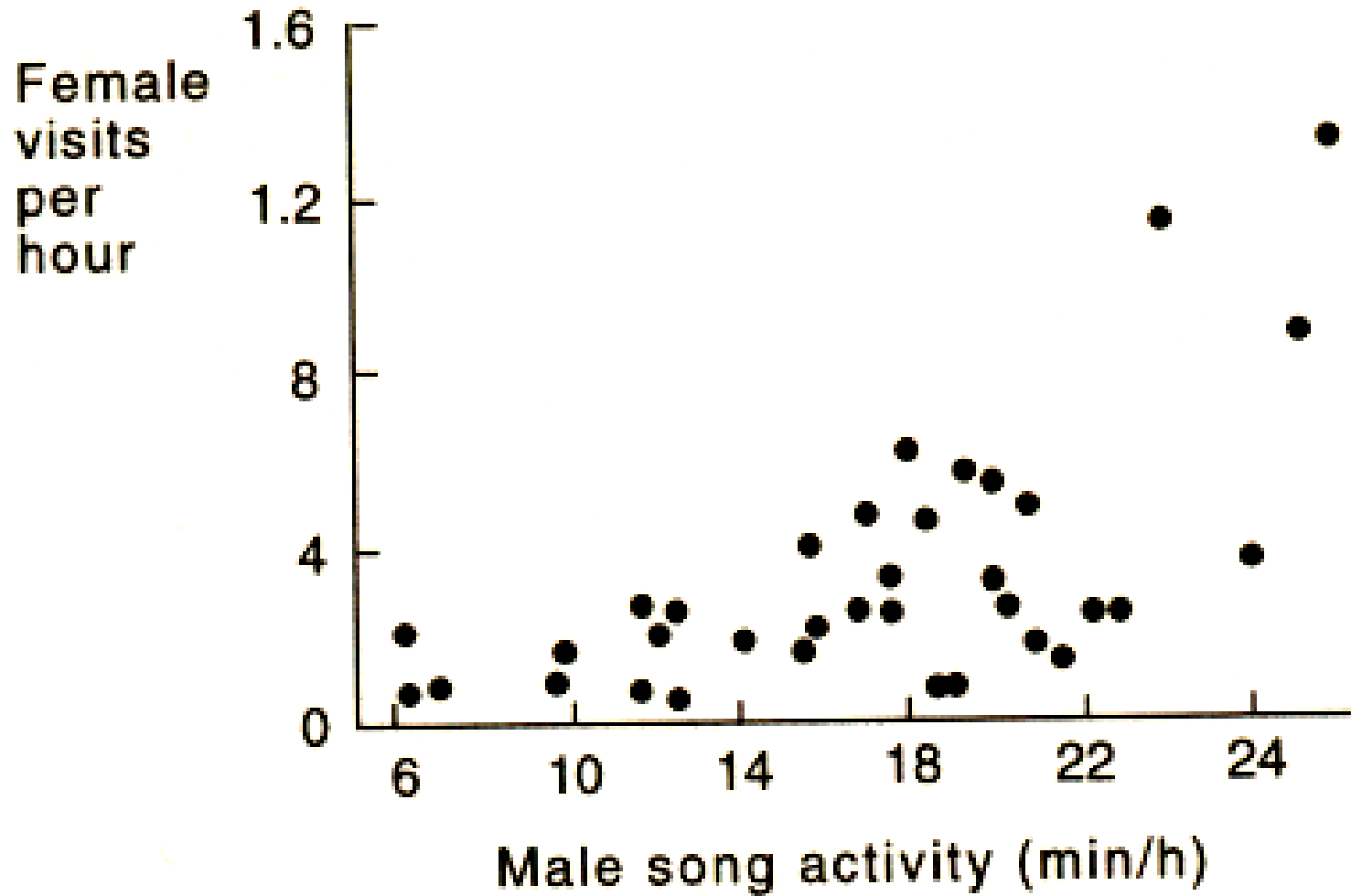
Monogamie - fakultativní

- U polygammních druhů, které nemají podmínky k zajištění polygamie
- Není adaptivní, k fakultativní monogamii se jedinci uchylují při nedostatku partnerů (vychýlený poměr pohlaví, nízká denzita apod.) nebo v nevhodném prostředí (např. Jacanidae)

Podmínky vzniku monogamie

- Zisk samice musí být vyšší než u ostatních typů svazků
- Znaky samců musí pravdivě vypovídat o jejich kvalitě
- Samec snůšku neopustí

Melospiza melodia



Mechanismy udržení monogamie

- Synchronizace načasování hnízdění v populaci
- Stálý poměr pohlaví (dostatek partnerů)
- Separace rodičovské péče (jeden jedinec k úspěšnému vyhnízdění nestačí)
- Hormonální synchronizace uvnitř páru (malá pravděpodobnost, že bude samec synchronizován s jinou samicí)
- „Svatební dary“ samici – výběr samce
- Hlídkání partnera („mate-guarding“)
- Agresivita uvnitř jednoho pohlaví

Výhody dlouhodobých svazků

- Minimalizace energie na námluvy
- Starší samice snášejí větší vejce – více žloutku, lepší výživa mláďat
- Velikost snůšky roste s věkem samice
- Zkušenější ptáci hnízdí dříve v sezóně
- Líhnivost vajec se s věkem samice zvyšuje
- Kvalita rodičovské péče roste s věkem

=> Maximalizace „life-time reproductive success“

Příspěvek monogamních samců v péči o mláďata

- Krmení samice během námluv – pokrytí energetických nákladů samice před snášením vajec (zvýšení hmotnosti až o 40 % - Phoeniculidae), hnízdění může začít dříve – > větší snůška
- Stavba hnízda – u většiny monogamních ptáků samec investuje více než samice, samice se připravuje na snášení vajec, samice většinou zajišťuje „interiér“, stavba hnízda u některých druhů součástí námluv (vodní ptáci – Ciconiformes, Pelecaniformes, Procellariiformes, Sphenisciformes, atd.)
- Inkubace – většinou samice (Passeriformes), některé druhy více samec než samice
- Krmení mláďat – nidikolní druhy – samec většinou krmí podobně jako samice, dravci – často více samec než samice

Výdaje při monogamii

- Výdaje při hlídání partnera - zabránění EPC
- Jeden z partnerů může opustit hnízdo (výsledek sobecké strategie), např. *Rostrhamus sociabilis*
- Riziko rozpadnutí svazku (smrt partnera, rozvod partnerů různé kvality)



Polygynie

- „Resource defence polygyny“ – samec nebrání přístupu ostatním samcům přímo, hlídá zdroj
- „Female (harem) defence polygyny“ – Samec přímo hlídá samici (samice)
- „Male dominance polygyny“ – Zdroj ani samice nejsou monopolizovatelné, samci se zdržují na tokaništích (leky), kde si samice vybírá

Polygynie

- Simultánní:

Passeriformes, Galliformes, Charadriiformes,
Anatidae

- Sekvenční (~ sukcesivní):

Fregatidae – dlouhý hnízdní cyklus, hnízdí 1 x za 2 roky, samec pomůže samici při prvním hnízdění, v poslední fázi hnízdo opustí a vyhledá druhou samici (bigamie)



Podmínky vzniku polygynie

- Péče samce o potomstvo může být rozdělena mezi více snůšek, nebo mláďata nevyžadují péči samce
- Dostatek hnízdních příležitostí (Amerika: mokřady - *Agelaius*, Evropa: dostatek dutin – *Ficedula*)
- Vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic – není zcela pravdivé u teritoriálních druhů, jde spíše o „Resource defence polygyny“ (*Agelaius*)
- Neteritoriální monogamní druhy – změna poměru pohlaví ve prospěch samic vede k sekvenční polygynii (*Anas*, *Numida meleagris*)

Agelaius phoeniceus



Ficedula hypoleuca



Numida meleagris

Při vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic:

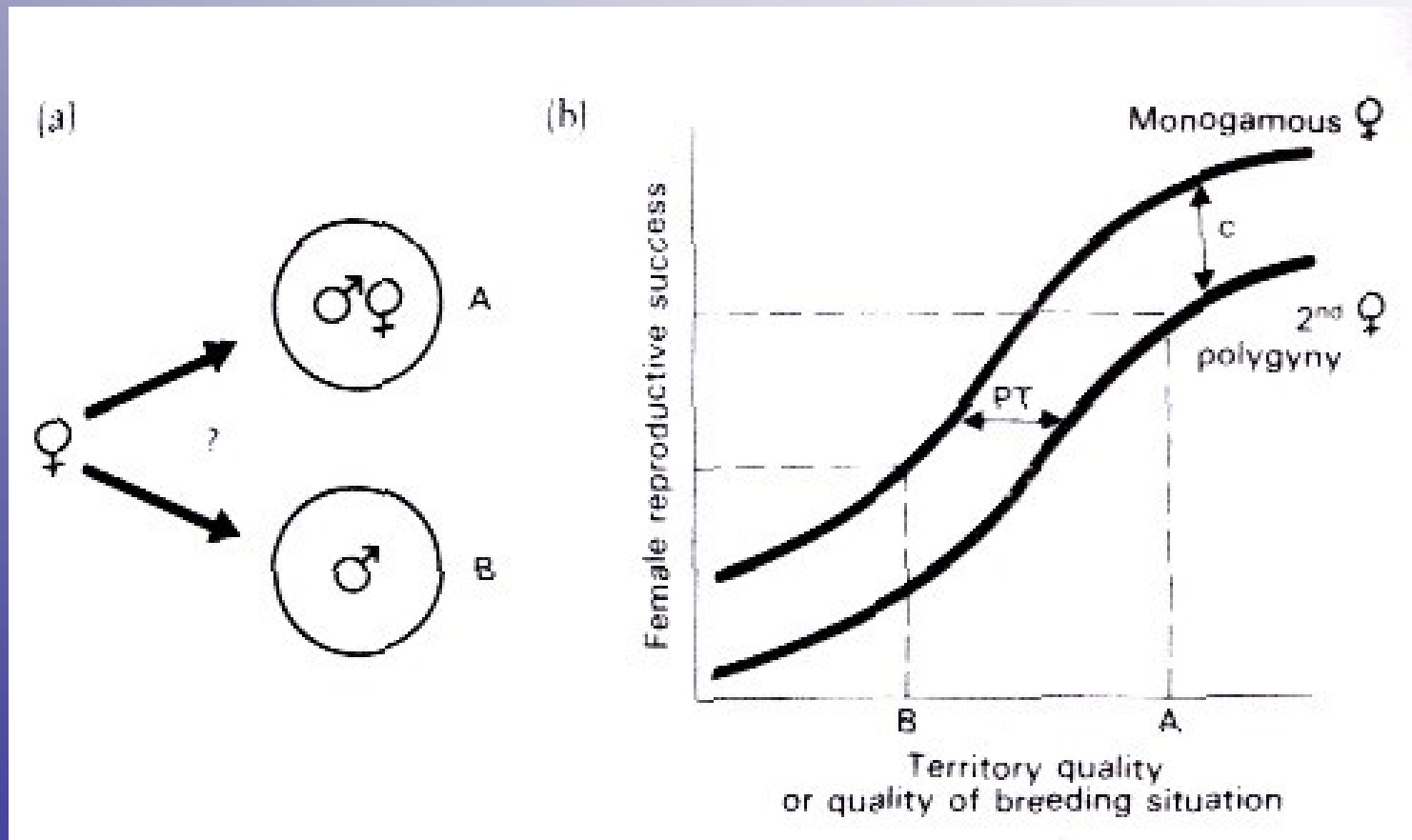
- 1) Sociální monogamie do chvíle než začne samice inkubovat
- 2) Pak samec hledá další samici
- 3) Druhá samice se pak stará o potomstvo sama, samec pomáhá první samici s výchovou

U lejsků – samec si vybírá samici s větší snůškou, které pak pomáhá při výchově mláďat

Teorie vzniku polygynie

- „Polygyny threshold model (PTM)“

V určitém prostředí se samici vyplatí být druhá s již spárovaným samcem



- **„Deception hypothesis“**

Samec obhájí dvě teritoria, dostatečně od sebe vzdálená (*Ficedula hypoleuca*)

- **„Asynchronous settlement model (ASM)“,**
Cistothorus palustris

- 1) Dokud byli dostupní nespárovaní jedinci, samice jim dávali přednost
- 2) Sekundární samice měly stejný reprodukční úspěch jako kdyby hnízdili v monogamii
- 3) Samci ve stejnou dobu krmili pouze mláďata z jednoho hnízda

=> Sekundární samice se snažili zahnízdít až poté, co samec dokrmil mláďata z prvního hnízdění

- „Cost and no-cost models“

Polygynie není dána výběrem samce, ale samice si ji v určitých situacích vybírají samy.

- I. Male-coercion model: males force females to mate polygynously.
- II. Female-choice models: males cannot force females to mate polygynously.
 - A. *No-cost models: female fitness does not decrease with increasing harem size; that is, there is no cost of polygyny.*
 1. *Benefit models: female fitness increases with increasing harem size.*
 - a. Directed-choice model: females choose mates according to breeding-situation quality (BSQ)[†].
 - b. Random-choice model: females choose mates randomly.
 2. *No-benefit models: female fitness does not change with increasing harem size.*
 - a. Directed-choice model: females choose mates according to BSQ[†].
 - b. Random-choice model: females choose mates randomly.
 - B. *Cost models: female fitness decreases with increasing harem size.*
 1. *Skewed-sex-ratio model: females are forced to pay the cost of polygyny because of a lack of unmated males.*
 2. *Balanced-sex-ratio model: unmated males are available when females choose mated ones.*
 - a. *Compensation model (polygyny-threshold model): females are compensated for the cost of polygyny by acquiring a male of high BSQ[†].*
 - b. *No-compensation models: females are not compensated for the cost of polygyny.*
 - i. *Search-cost model: females accept already-mated males because searching for an unmated male is costly.*
 - ii. *Deception model: mated males conceal their mating status from females.*
 - iii. *Maladapted-female model: females knowingly choose males even though more-adaptive strategies are open to them.*

Kooperativní polyandrie

- Sociální jednotka složená z jedné samice a dvou či více samců
- Vznik z monogamie, vzácná
- Primární i sekundární samec přispívá k výchově mláďat (primární samec často více než sekundární!)
- Vznik zřejmě spojen s ekologickými faktory – skupina dokáže ubránit např. potravní zdroj lépe než jedinec
- Na rozdíl od polygynie samec naopak ztrácí (divné), navíc dochází ke sdílení genetické paternity
- Sklon k polygynandrii (*Prunella collaris*, *Prunella modularis*)
- Sociální kopulace, nebo jen náznaky kopulace

Hnízdní denzita a úspěšnost samce

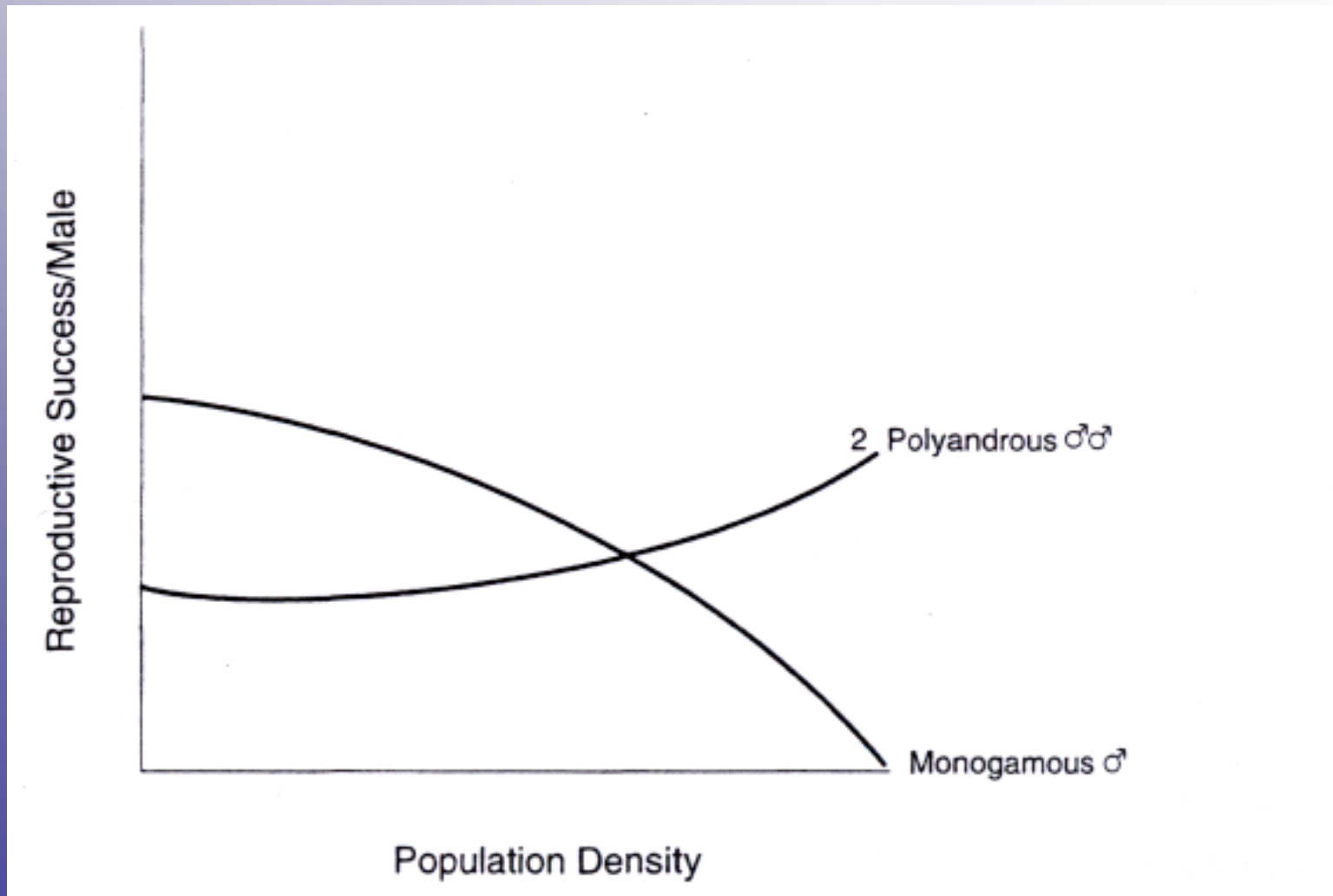


Table 13.3 Some documented cases of cooperative polyandry and/or polygynandry

Species	Nature of evidence	Frequency of multiple Paternity of broods	Reference
Galápagos hawk	Observational, DNA analysis	Common	Faaborg <i>et al.</i> 1995
Pukeko	Obs., DNA analysis	Common	Jamieson <i>et al.</i> 1994
Dusky moorhen	Obs.	Possibly common	Garnett 1980
Tasmanian native hen	Obs., DNA analysis	Rare	Gibbs <i>et al.</i> 1994
White-winged trumpeter	Obs.	Possibly common	Eason and Sherman 1995; Sherman 1995 <i>a,b</i>
Acorn woodpecker	Obs., protein electrophoresis	Unknown	Joste <i>et al.</i> 1985; Mumme <i>et al.</i> 1985
Alpine accentor	Obs., DNA analysis	Common	Davies <i>et al.</i> 1995; Hartley <i>et al.</i> 1995
Dunnock ¹	Obs., DNA analysis	Common	Burke <i>et al.</i> 1989; Davies 1990
Smith's longspur	Obs., DNA analysis	Common	Briske 1992, 1993

¹Not truly 'cooperative' polyandry; see text.

Buteo galapagoensis

- Skupina nepříbuzných samců a samice
- Skupina je teritoriální, společně hájí velké teritorium
- Uvnitř skupiny nepříbuzných samců není kompetice o samici (možnost kompetice spermií)
- Produkce skupiny je menší než velikost skupiny (1-2 mláďata)
- U větších skupin se někteří samci v jednom roce neuplatní vůbec
- Během doby se pravděpodobně vystřídají, dlouhodobá strategie



WWF / Fritz POLKING
For private use only - No reproduction or commercial use allowed

Parabuteo unicinctus

- Možná neexistuje sdílení paternity (málo informací)
- Kooperativní polyandrie stanovená na základě pozorování
- Kooperativní lov



Psophiidae

- Skupina několika samců a samic
- Jedinci bývají nepříbuzní
- Samci kompetují o kopulaci s dominantní samicí
- Adaptivní výhoda je zřejmě ukryta v účinné obraně teritoria – důkaz kauzality



Gallinula mortierri

- Několik příbuzných samců a samice („wife-sharing“)
- Sdílení genetické paternity málo časté, většinou se rozmnožuje jen jeden samec
- V některých oblastech monogamní



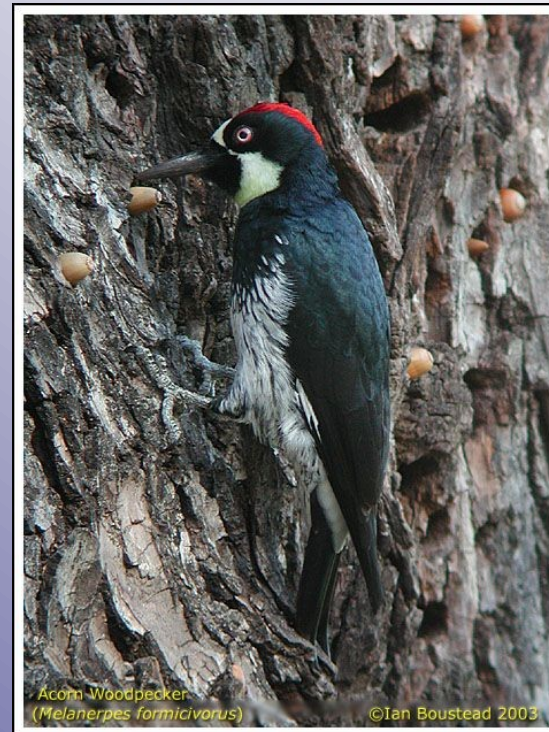
Porphyrio porphyrio

- Skupina nepříbuzných samců a samic a příbuzní „helpers“
- Přejít od polyandrie ke kooperativnímu hnízdění
- Hierarchie mezi samci se nevztahuje ke kompetici o dominantní samici
- Páření je „veřejná událost“
- Zřejmě zase potravní výhody



Melanerpes formicivorus

- 2- 3 samice snáší do jednoho hnízda
- Sdílení paternity nepříbuzných samců
- Polygynandrie jen u některých populací
- Obrana zásob žaludů



Prunella modularis

- Všechny dosud popsané systémy
- Systémy vychází z teritoriality obou pohlaví
- Sekundární samec až 45 % sdílené paternity
- Oproti předchozím samci nekooperují
- Samice ztěžuje samci hlídání (vlastní teritorium)
- „Gynekologické prohlídky“ samice („cloaca-pecking“)
- Sekundární samci se snaží krmit mláďata, pokud samici kopulovali
- Zvýšení mimopárových kopulací u samce vede k polygynii - polygynandrie

Prunellidae



© AndyBright2002

Kooperativní hnízdění

- Přibližně 3 % druhů
- Přítomnost nehnízdících „helpers“
- Většinou teritoriální druhy
- Příbuzní vs. nepříbuzní „helpers“



Nepřímé výhody pro „helpers“

- Příbuzenští „helpers“ mohou výrazně zvýšit reprodukční úspěšnost páru a tím i vlastní fitness
- ✗ u některých druhů byl zjištěn negativní vliv zvýšeného počtu „helpers“ na produkci mláďat v určitém biotopu (*Acrocephalus sechellensis*)

Přímé výhody pro „helpers“

- „Helpers“ (obecně) získávají zkušenosti k vlastní reprodukci, zvýší se také pravděpodobnost získání hnízdní dutiny, teritoria

Co stimuluje „helpers“?

- Hormonální aktivita při styku s mládřaty se zvyšuje (prolaktin)

Možné mechanismy vzniku „helpers“

- „Delayed dispersal“ – např. díky zvýšené denzitě a saturaci biotopů
- Výhody života ve skupině („benefits of philopatry hypothesis“)

Acrocephalus sechellensis

- Vypuštění jedinců na nový ostrov
- Zpočátku žádný z jedinců nevyužíval „helpers“
- Po obsazení kvalitních biotopů začali jedinci vykazovat „delayed dispersal“ a raději zůstali v lepších teritoriích jako „helpers“
- Kvalita teritorií (a ne absence dostupných teritorií) ovlivnila jejich rozhodnutí zda zůstanou, obě hypotézy jsou platné



Malurus cyaneus

- „Removal experiments“ v oblasti s vysokou hnízdní denzitou
- „Helpers“ začali obhajovat vlastní teritoria
- Byli ovlivněni saturací habitatů



Phoeniculus purpureus

- Kvalita teritoria je dána počtem dutin k přenocování (nízké noční teploty, predace)
- Produktivita mláďat v různě kvalitních biotopech se liší, v některých biotopech jedinci ani nepřežijí
- Výrazná selekce dobrých biotopů, podporuje „delayed dispersal“



© Yves Thonnerieux
www.oiseaux.net

Fylogeneze

- Neexistuje geografický ani taxonomický pattern
- Dříve se uvažovalo o vlivu současných ekologických faktorů (denzita, kvalita prostředí apod.) – existence populací stejného druhu, které jsou v různých oblastech kooperativně hnízdící a jiné nikoliv (*Aphelocoma*)
- V některých rodech se ale vyskytuje častěji (*Campylorhynchus*, *Pomatostomus*, *Aphelocoma*)

- U některých rodů se pravděpodobně jedná o primitivní stav

Genus (Family)	No. of species	No. of cooperative breeders	References
<i>Merops</i> (Meropidae)	21	6	Edwards and Naeem 1993
<i>Phoeniculus</i> (Phoeniculidae)	5	4	J. D. Ligon unpubl. ms.
<i>Climacteris</i> (Climacteridae)	6	4	Edwards and Naeem 1993
<i>Malurus</i> (Maluridae)	14	14	Edwards and Naeem 1993
<i>Pomatostomus</i> (Pomatostomidae)	5	5	Edwards and Naeem 1993
<i>Lanius</i> (Laniidae) ¹	26	2	Zack 1995
<i>Aphelocoma</i> (Corvidae)	5 ²	3	Peterson and Burt 1992
<i>Prionops</i> (Prionopidae)	8	8	Brown 1987; Zimmerman <i>et al.</i> 1996
<i>Spreo</i> (Sturnidae)	6	4	Edwards and Naeem 1993
<i>Campylorhynchus</i> (Troglodytidae)	11	8–10	Edwards and Naeem 1993; Farley 1995
<i>Turdoides</i> (Sylviidae)	26	25	Gaston 1977

¹See Figure 14.3.

²Two scrub-jay populations recently elevated to species rank do not breed cooperatively, while the Florida scrub-jay does so.

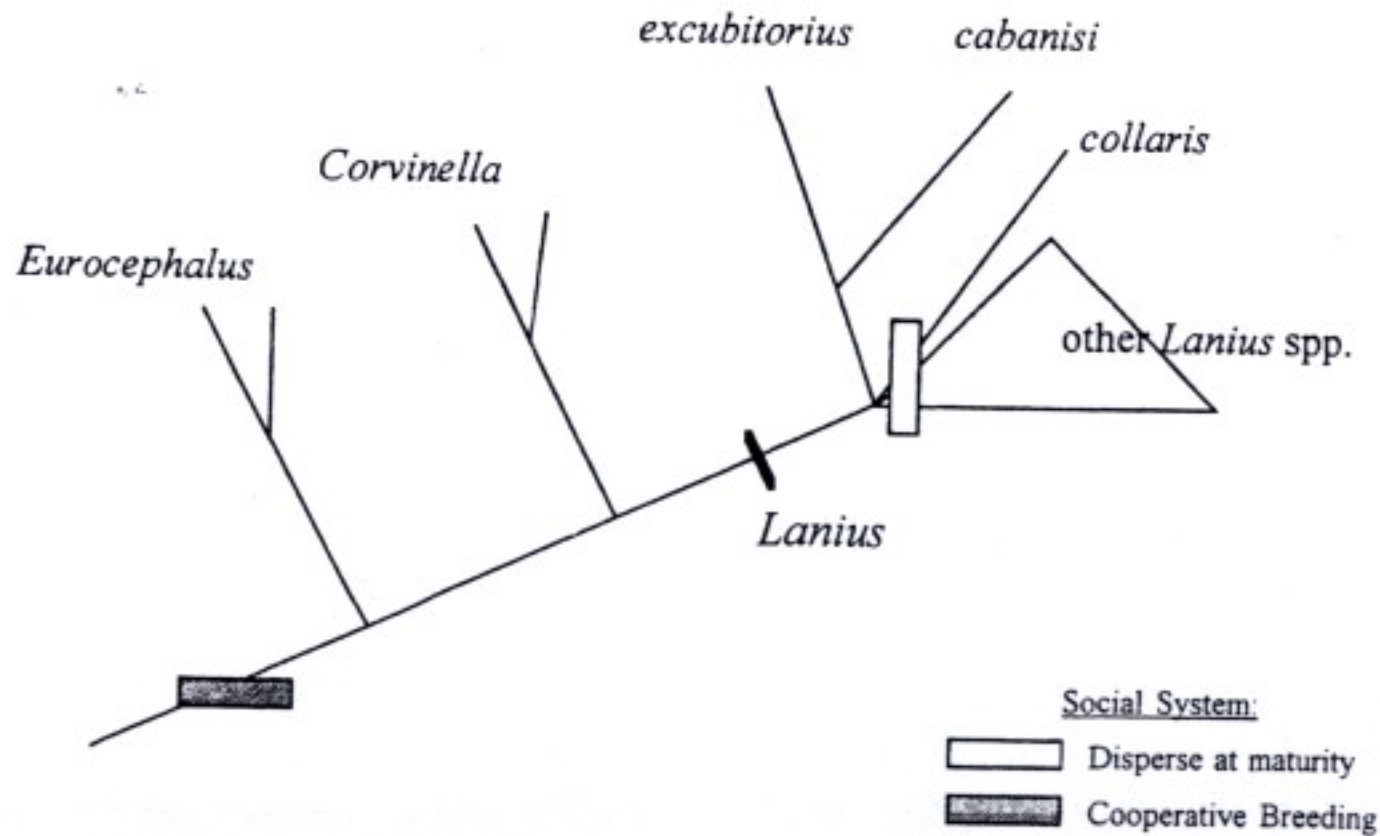


Fig. 14.4 A phylogeny of the Laniidae which suggests that cooperative breeding is the primitive state in this group, and that dispersal at maturity with pairs-only breeding is the derived condition in most members of the Genus *Lanius*. Reprinted with permission from Zack, S. (1995). Cooperative breeding in *Lanius* shrikes III. *Proceedings Western Foundation Vertebrate Zoology*, 6, 34–8.

Leky

- Charakteristika:
 - 1) Samci se nestarají o potomstvo
 - 2) Samci se shromažďují na místech, která využívají jen k toku
 - 3) V místě tokaniště nejsou žádné potravní zdroje, samice je navštěvují jen kvůli páření
 - 4) Samice si vybírají samce ke kopulaci

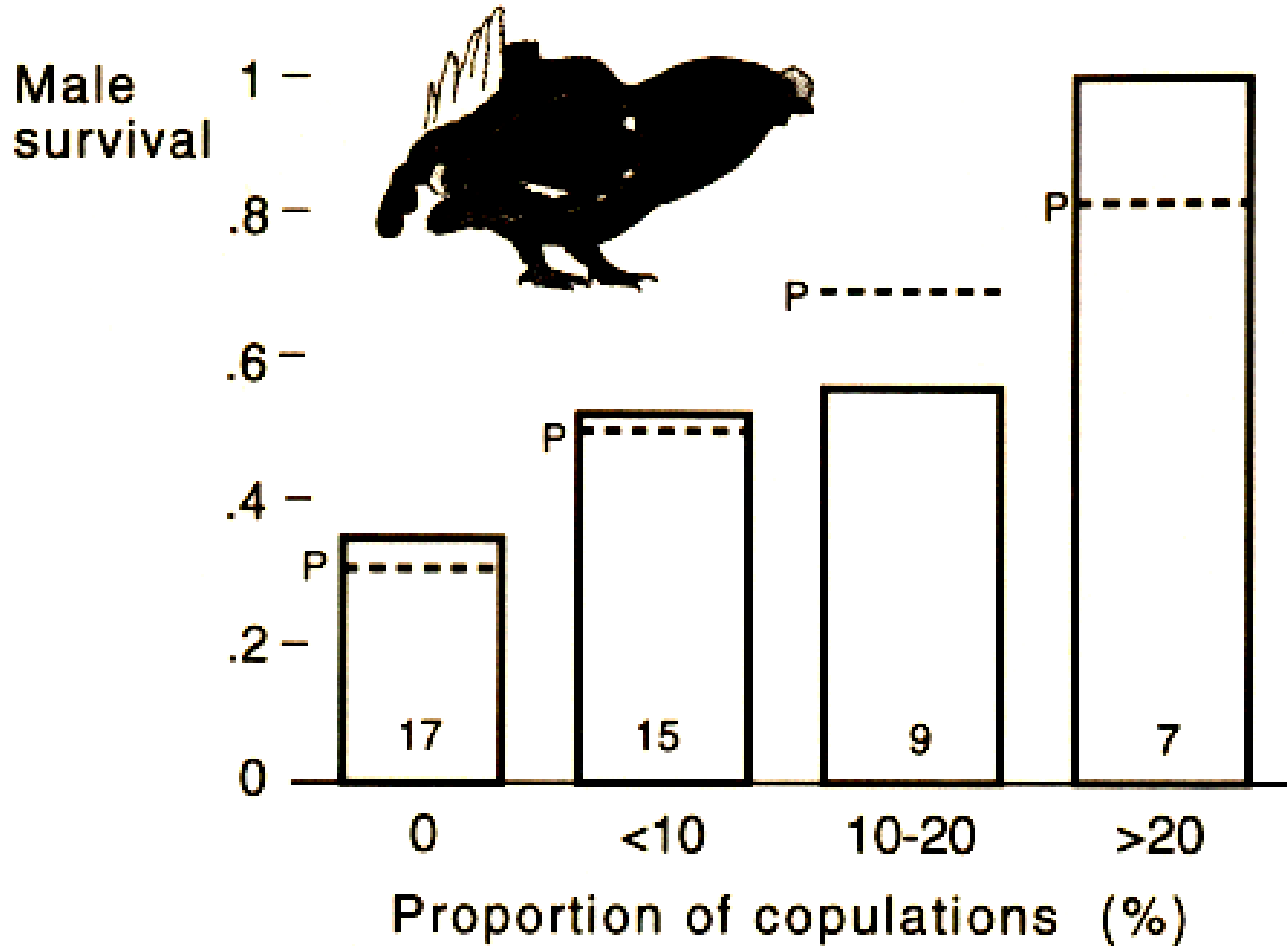
Vývoj z jiných svazků

- Vývoj pravděpodobně z polygynie, minimalizací rodičovské péče ze strany samce

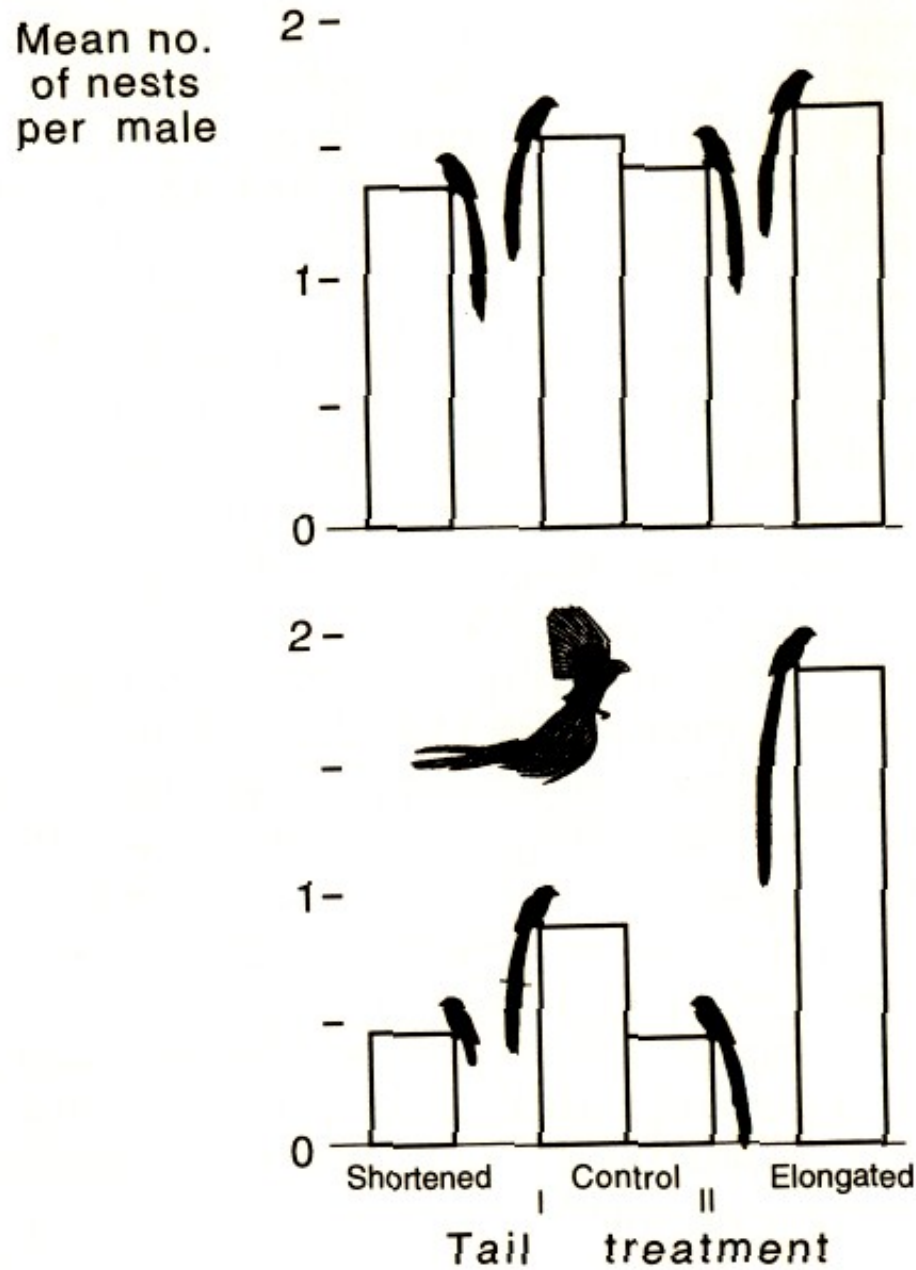
X polygynii:

- 1) samice má „volnou ruku“ při výběru strategie a samce
- 2) pro většinu samců je fitness minimální, v témže roce se rozmnožuje jen několik jedinců
- 3) Samice není na samci potravně závislá, navíc prekociální mláďata
- 4) Samec může mít mláďata s více samicemi, samice pouze s jedním samcem

Tetrao tetrix



Euplectes



Andersson
(1982)

Výskyt v systému

- Celkem přibližně 100 druhů (0,01 %)

- 15 čeledí:

Phasianidae

Tetraonidae

Paradisaeidae

Psittacidae

Cacatuidae

Tyrannidae

Pycnonotidae

Scolopacidae

Cotingidae

Monarchidae

Menuridae

Otitidae

Ptilonorhynchidae

Ploceidae...



Meleagrididae

Tetraonidae

Photo by Rob Bennetts



Scolopacidae



Tyrannidae



Cotingidae



©2005 The Zootrotters



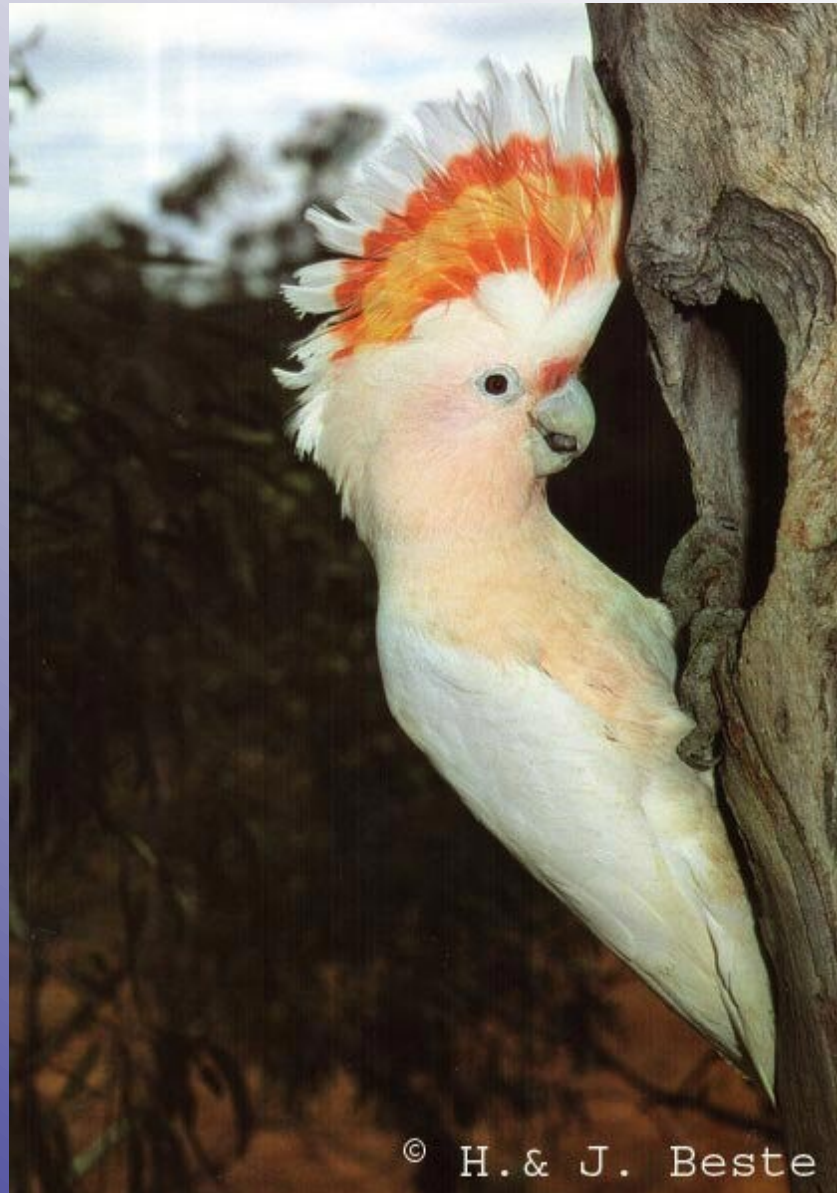
©2004 Will Cook



Paradisaeidae



Cacatuidae

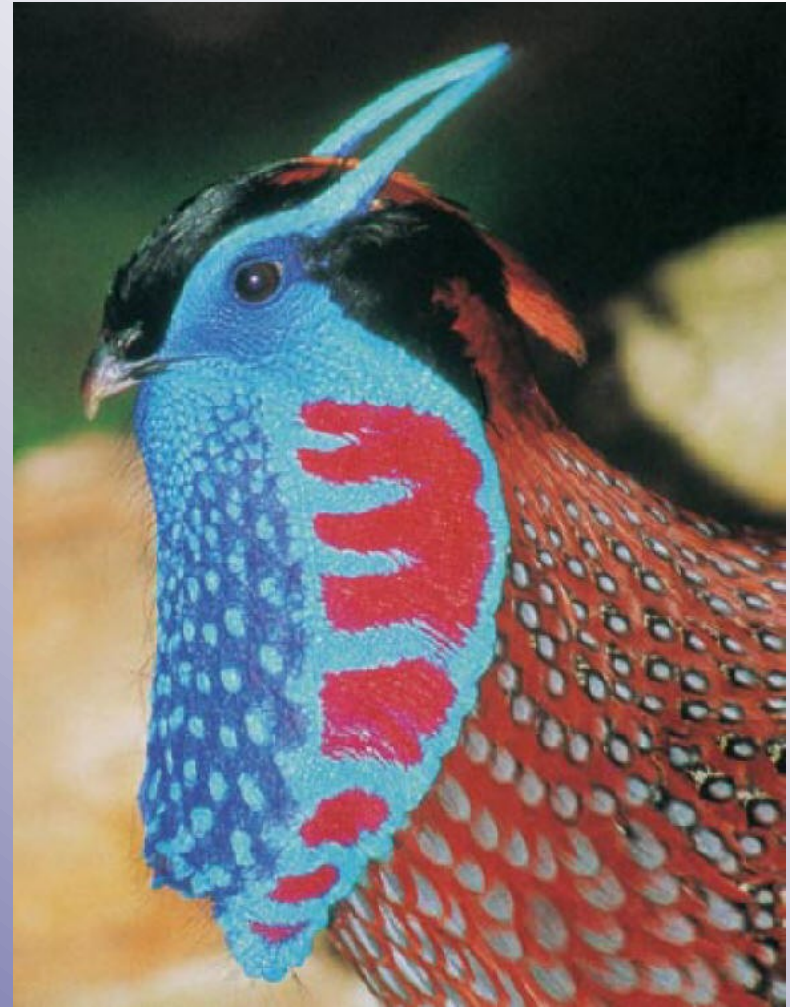
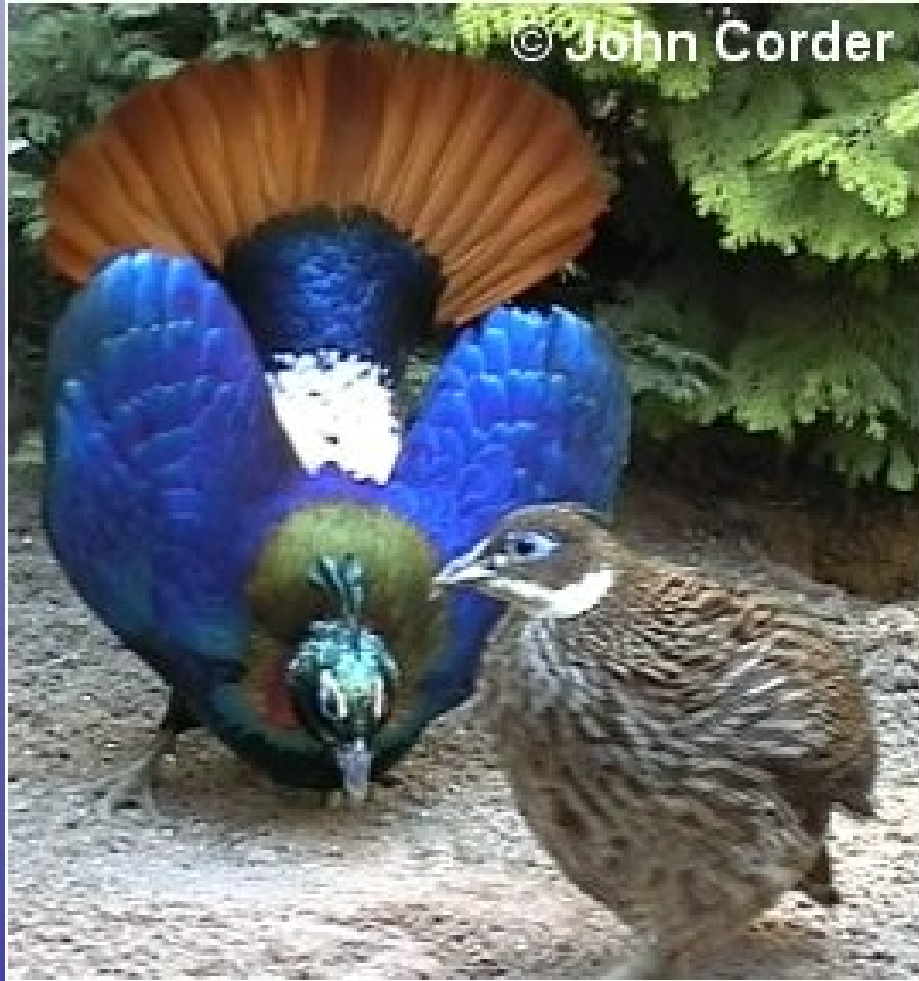


© H. & J. Beste

Psittacidae



Phasianidae





Ptilonorhynchidae



Menuridae



Otitidae



Monarchidae



Pipridae



Ploceidae



Euplecte ignicolore
(*Euplectes orix*)

N. Bouglouan
Ténérife
Iles Canaries
Mai 2003

Typy leků

- Klasické leky (Tetraonidae a spol.)
- Rozšířené leky (Cotingidae, tetřev)

Mezi tokajícími samci mohou být velké vzdálenosti
– samci mezi sebou komunikují hlasově

Samice mezi samci mohou vyhledávat potravu

Samice při výběru neovlivňuje rušivý element
agresivity mezi samci

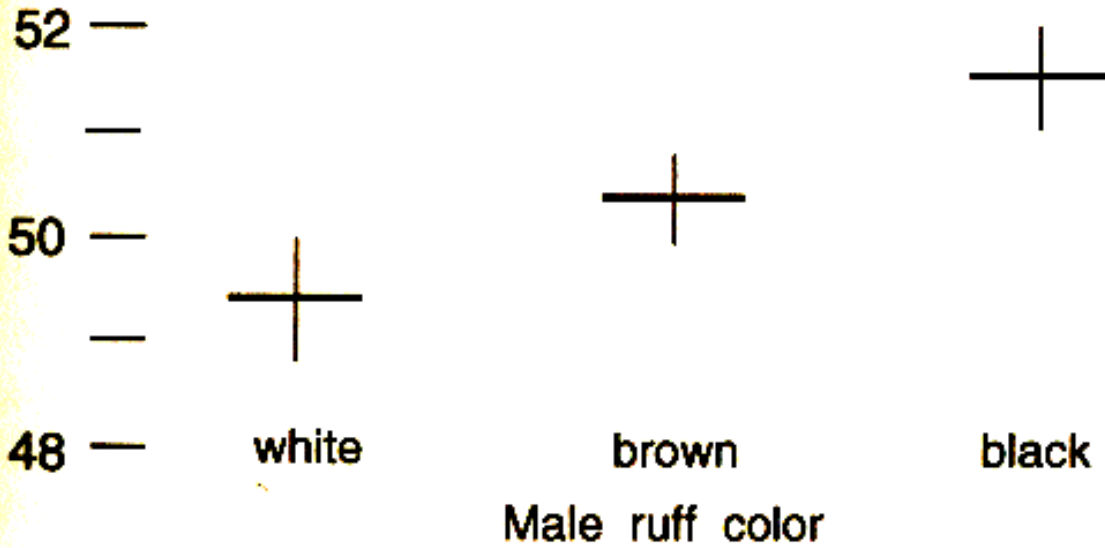
=> Kompromis mezi strategií samce a samice

Morfologické znaky spojené s lekovým chováním samců

- Velikost těla – velký rozdíl mezi samcem a samicí (Tetraonidae)
- Výrazný pohlavní dimorfismus ve zbarvení – Tetraonidae, Phasianidae
- Nebo monochromatismus - Cottingidae, způsobeno kompeticí v rámci obou pohlaví (stejně zbarvení samic „provokuje“ samce k větším výkonům)
- „Behavioural display“ – *Philomachus pugnax*, kooperace mezi samci, dvě formy – satelitní a dominantní, satelitní samci nekompetují o „lek“, ale zvětšují jej (samice preferují větší leky)

Philomachus pugnax

Délka běháku



Výhody klasických leků

- „Predator avoidance“ – ostražitost
- S velikostí leku roste repr. úspěšnost samců (*Tetrao tetrix*, *Manacus* sp.)
- „Mate copying“ – samice vybírají podobné jedince:
 - 1) Výdaje při rozhodování se snižují
 - 2) Nezkušené mladé samice mohou zvýšit své fitness
- Možnost porovnat samce najednou

Nevýhody leků

- Intenzivní kompetice o partnery – rozmnožují se jen někteří samci
- Velké energetické výdaje pro samce (*Centrocercus urophasianus* až 14 x vyšší metabolismus)
- Energetické výdaje samic během přesunů mezi leky (ale pouze 1 % doby aktivity u *Centrocercus*)

Vznik a udržení leků

- Udržovány reprodukční taktikou samic
- Tři teorie vzniku:
 - 1) „Female preference model“ – vznik díky výhodám pro samice při agregaci samců
 - 2) „Hot-spot model“ – samci tokají na nápadných místech, kde je nejlepší šance potkat samice
 - 3) „Hotshot model“ – „Hotshots“ jsou nejatraktivnější samci, kteří jsou samicemi stabilně vybíráni, ostatní samci zvyšují svou šanci tím, že se sdružují kolem nich (sami by neobstáli)

Hotshot model - predikce

- Kompetice mezi samci o dominantní postavení
- Rozdílný reprodukční úspěch mezi samci
- Jednoduchý a stálý výběr samic („mate copying“)
- Alternativní strategie satelitních samců (sdružování kolem úspěšnějších jedinců)

Paradisaea sp. – netypický příklad

- „Male-male competition“ – samci se často zahánějí, dominantní jedinci vítězí v kompetici o lepší místo

Samci vytváří leky po celý rok, obhajují své místo

Některé druhy vykazují „delayed maturation“, samci do adultního šatu přepeřují až po několika letech, tito samci jsou z leku obvykle vyhnáni, s ostatními samci udržují kontakt vokalizací, po nějaké době jsou přijati na okraj leku, po přepeření mohou vstoupit do leku. Snížení predace díky „female mimicry“

Agresivní chování vůči samicím je zakázáno, odrazuje samice od leku

- Výběr samicí („female choice“) – samice si vybere jen jednoho samce ke kopulaci, díky dostatku samic se rozmnožuje velká část samců (Netypické !)

Samice snáší jen jedno vejce – sdílení paternity je vyloučeno



„Hidden leks“ monogamních druhů

- Druhy s častým EPC
- Často vychýlen poměr pohlaví ve prospěch samců
- Při zvýšené denzitě druhu

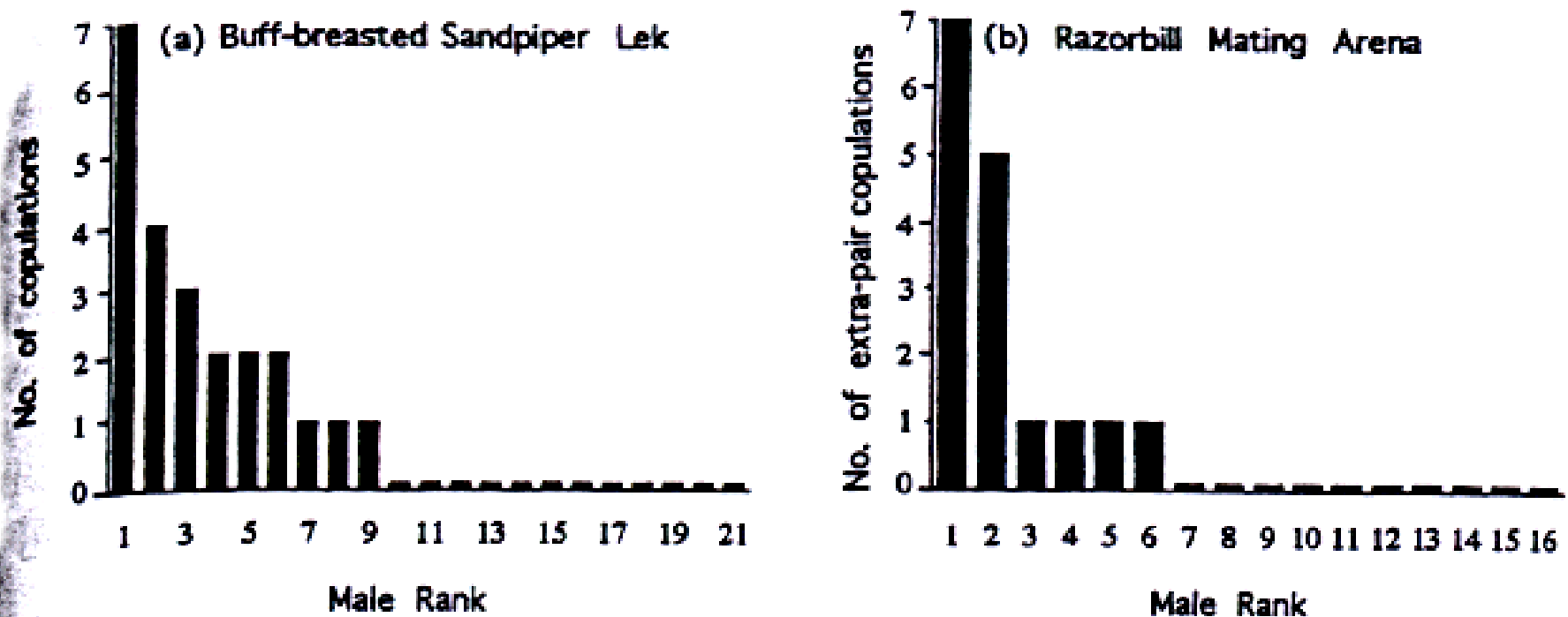


Fig. 15.2 The similarity between the distributions of (a) male copulation success in a lek of promiscuous buff-breasted sandpipers and (b) male extra-pair copulation success in a mating arena of monogamous razorbills. Reprinted with permission from Wagner, R. (1997). Hidden leks: sexual selection and the clumping of avian territories. In *Extra-pair mating tactics in birds*, Ornithological Monographs, No. 49 (ed. P. Parker and N. Burley), pp. 123–145. American Ornithologists' Union, Washington, DC.

Polyandrie

- Každý samec má vlastní hnízdo (x kooperativní polyandrii)
- O potomky se samec stará sám
- Výhody pro samici jsou zřejmé
- Samec je omezován reprodukční strategií samice

Distribuce v systému

	Common name	Family	Order	Comments
Paleognathae	Tinamous	Tinamidae	Tinamiformes	Females of some species may lay eggs in the nests of several males.
	Rheas	Rheidae	Rheiformes	Males accept the eggs of several females into their nests; females may lay eggs in the nests of more than one male.
	Emu	Dromiceidae	Casuariiformes	Emus and cassowaries are thought to be primarily monogamous, with male care of eggs and chicks.
	Cassowaries	Casuariidae	Casuariiformes	

Neognathae

Buttonquail	Turnicidae	[Gruiformes] ¹	Classical polyandry prevalent
Jacanas	Jacanidae	Charadriiformes	Classical polyandry is thought to occur in 7 of the 8 living species.
Painted-snipes	Rostratulidae	Charadriiformes	Classical polyandry is thought to occur in 1 of the 2 living species.
Plains-wanderer	Pedionomidae	Charadriiformes	Classical polyandry is thought to occur in the sole living species.
Sandpipers, phalaropes, etc.	Scolopacidae	Charadriiformes	Classical polyandry occurs commonly in the spotted sandpiper and less commonly in phalaropes.
Plovers, lapwings, etc.	Charadriidae	Charadriiformes	Classical polyandry occurs in the Eurasian dotterel.
Coucals	Cuculidae	Cuculiformes	Parental care conducted primarily by male in most species. Classical polyandry with exclusive parental care occurs in at least one species, the black coucal.

¹The taxonomic position of the buttonquail is unknown (see text).

Polyandrie u běžců

- „Male mating systems“

Monogamní – kivi, kasuáři, emu

Simultánní polygynie – pštros, nandu

Monogamní-polygamní – tinamy

- „Female mating systems“

Monogamní – kivi

Sekvenční polyandrie – ostatní

Pštros – samice se stará o potomstvo společně se samcem (samec inkubuje), dominantní samice je monogamní

Ostatní – samice se o mláďata nestará

Nandu – samice je fakultativně sekvenčně polyandrická

Emu – samice je sekvenčně polygynní

Kasuáři – samice je fakultativně sekvenčně polyandrická

=> Na začátku sezóny se samice jeví jako monogamní

Polyandrie u bahňáků

- Prakticky všechny typy „mating systems“
- Polyandrie u 5 čeledí:

Jacaniidae

Rostratulidae

Scolopacidae

Charadriidae (*Ch. morinellus*)

Pedionomidae

Stercorariidae (*Catharacta antarctica*)

Exkluzivní péče jednoho partnera je zřejmě primitivní

Jacanidae



Scolopacidae



Rostratulidae



Pedionomidae



Stercorariidae



© Hanne & Jens Eriksen

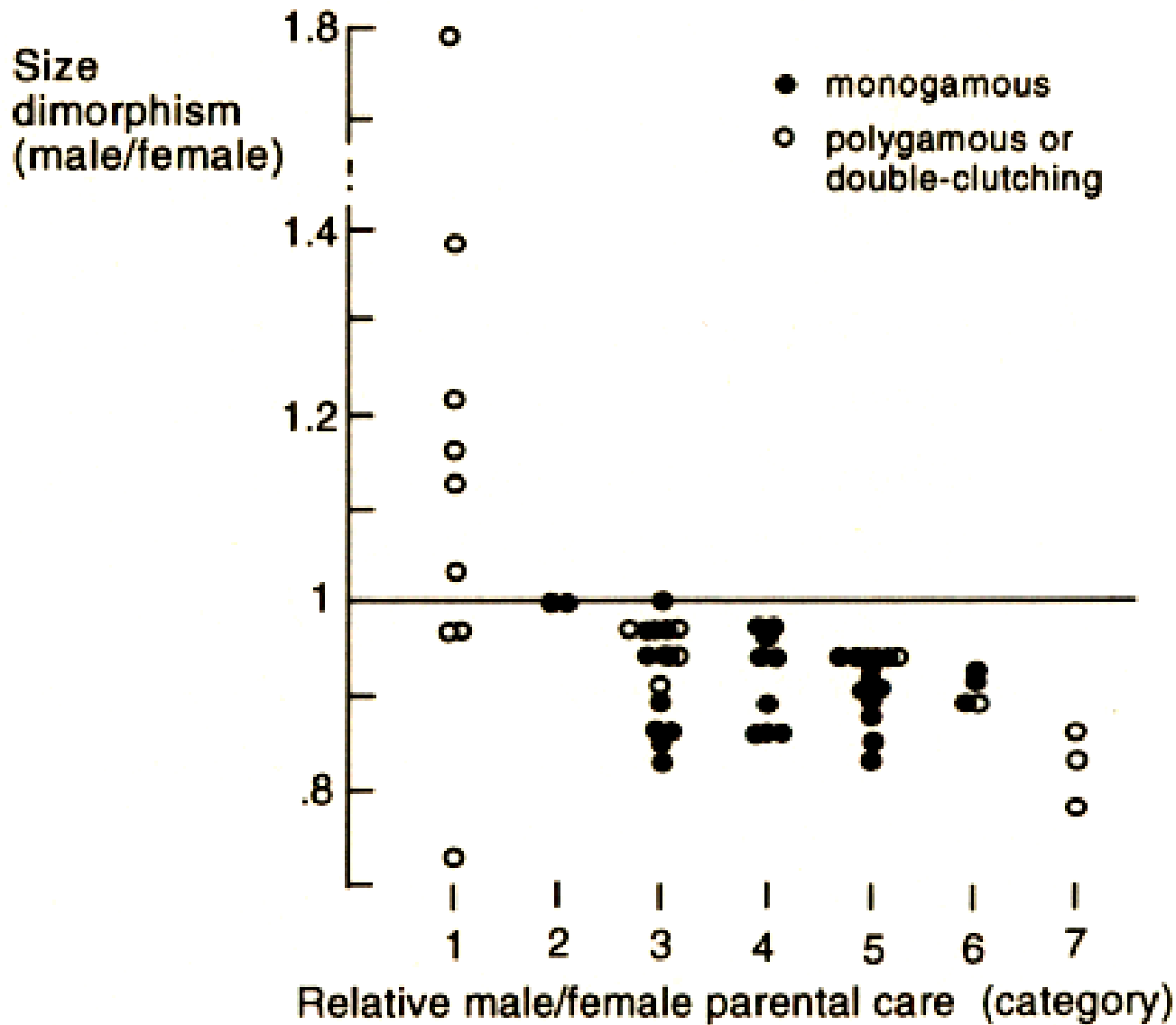
Charadriidae



© Aurélien AUDEVARD

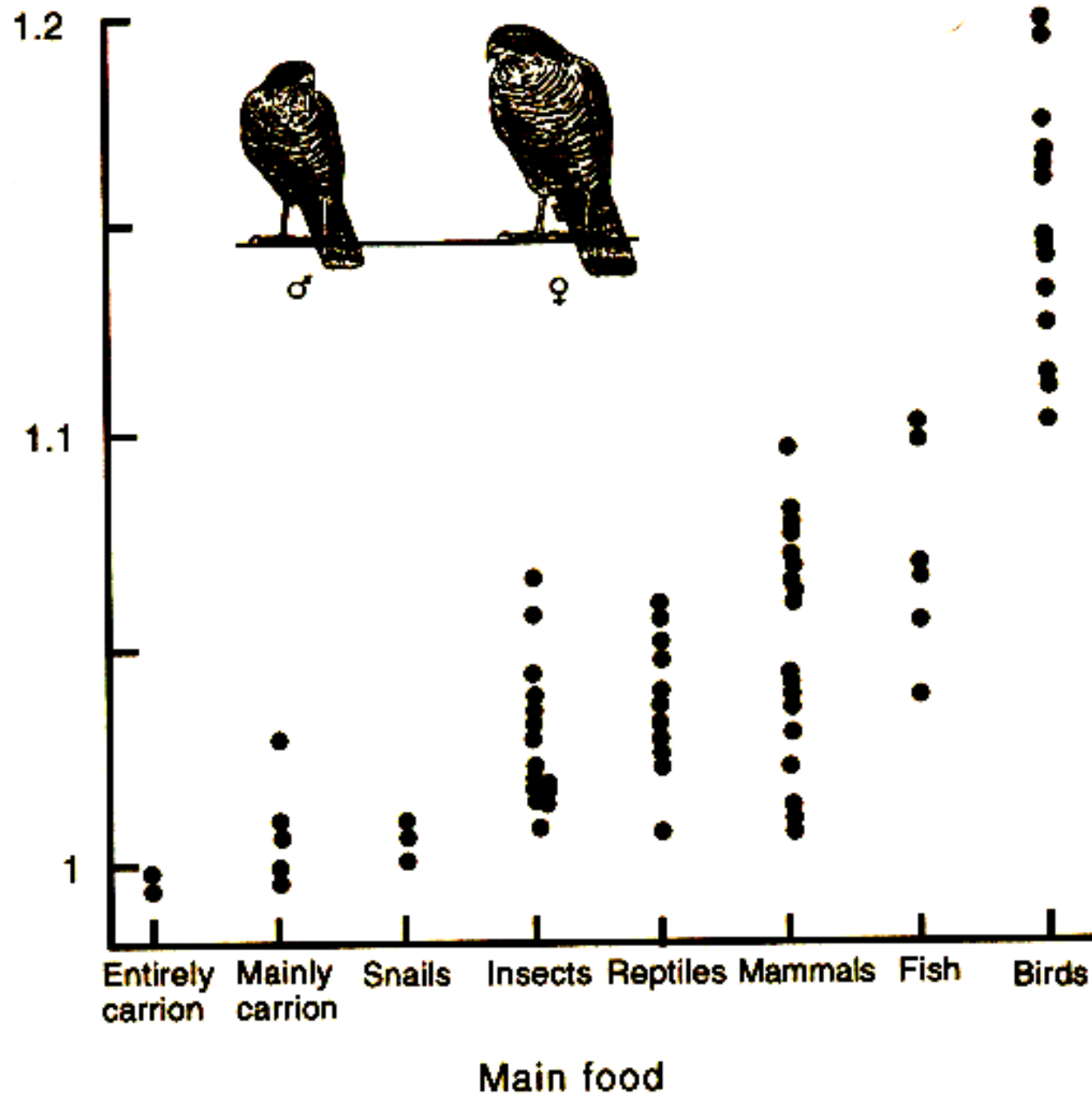
Hlavní doprovodné znaky polyandrie bahňáků

- „Reversed sexual dimorphism“ – samci jsou menší než samice



Jönsson and Alerstam (1990)

Poměr délký křídla samice/samec



Newton
(1979)

- Velikost vajec – vzhledem k velikosti těla jsou v poměru s ostatními ptáky větší, charakteristický tvar (až o 8 % větší objem než u vejce klasického tvaru) – minimalizace plochy k inkubaci
- Velikost snůšky – 4 vejce, fixní snůšky u jiných skupin ptáků mají jiný základ než mating systems, samice profitují z náhradních snůšek
- „Male parental care“ – vyvinula se z biparentální péče, nejdříve se partneři střídali
- Uniparentální péče o mláďata
- Dvojité snůšky („double-clutching“) – během hnízdní sezóny samice snese dvě snůšky, o první se stará samec o druhou samice (*Actitis macularia*)

„Double-clutching“

- Liší se od klasické polyandrie:
 - 1) Sexuální dimorfismus těchto druhů je obdobný jako u příbuzných monogamních druhů
 - 2) Role partnerů nejsou vyměněné
 - 3) Rodičovská péče obou partnerů je srovnatelná
 - 4) Sekvenční polygynie je vzácná (samec i samice se starají sami)
 - 5) Chybí fylogenetická příbuznost s polyandrickými druhy
- => Vznik podporoval výskyt náhradních snůšek a tendence samice hnízdo opustit

Teorie vzniku polyandrie

- „Stressed female hypothesis“ – díky nedostatku potravy může dojít k výměně partnerských úloh
- X není důkaz o tom, že nedostatek potravy zabrání náhradní snůškám (vzniku polyandrie), při nedostatku potravy je navíc výhodnější využít „biparental care“
- „Differential parental capacity hypothesis“ – snášení vajec je pro samici energeticky tak významné, že při opuštění hnízda samcem má menší šanci mláďata úspěšně dokrmit
- X experimentálně bylo dokázáno, že samice byly při výchově mláďat (opuštěných samci) úspěšnější než naopak

- „Replacement clutch hypothesis“ – časté ztráty snůšek vedly samice k vyhledání nového partnera
- ✗ Nebyly zjištěny rozdíly mezi produktivitou prvních a náhradních snůšek
- „Fluctuating food hypothesis“ – za měnící se potravní nabídky si jedinci „pojistí“ fitness

Fyziologické mechanismy „sex-role reversal“

- Pravděpodobně díky zvýšené hladině testosteronu
- ✗ u samic *A. macularia* a *Phalaropus* nebyla zjištěna vyšší hladina testosteronu než u samců
- Zvýšená hladina prolaktinu u samců

Phalaropus sp.

- Samice je pestřejší a větší než samec
- Samice snese první snůšku a samce opustí, vyhledá jiného partnera (5-10 % samic!)
- Polyandrie je poměrně vzácná – samci se neochotně páří se samicemi, které již snesly první snůšku („sperm competition“ ve vejcovodu samice), druhý samec se snaží samici kopulovat častěji
- Poměr pohlaví je vychýlen ve prospěch samic – způsobeno asynchronní dobou příletu obou pohlaví ze zimovišť
- Polyandrie byla pravděpodobně způsobena častou kompeticí samic o samce

Phalaropus fulicarius



Turnicidae

- 13 druhů, které jsou velmi staré
- Samice jsou větší, barevnější, více vokalizují
- Ohromný reprodukční potenciál – až 12 snůšek za rok
- Mladé samice mohou snášet vejce již ve 4 měsících
- Značná agresivita samic, kompetují o samce



© H. & J. Beste

Centropus sp.

- Nemá prekociální mlád'ata jako předchozí
- Jediný ptačí rod altriciálních druhů s exkluzivní péčí jednoho rodiče (samce)
- Samice jsou až o 50 % větší než samci
- Samec se stará o inkubaci a krmí mlád'ata
- Samice přeletuje mezi jednotlivými jedinci, kopuluje se všemi

- U kukaček řada druhů hnízdění (parazitické, monogamní-polygynní-polyandrické)
- V rámci rodu *Centropus* samice v různé míře pomáhají samcům, nejméně u *C. gryllii*
- Malé snůšky (2 vejce), často náhradní
- Znaky polyandrie u *Centropus*:
 - 1) RSD
 - 2) „Male parental care“
 - 3) Pouze jeden partner ukrmí mláďata (malé snůšky)
 - 4) Náhradní snůšky

Polyandrii zde pravděpodobně způsobila neochota samic sedět na vejcích

Fyziologické mechanismy u *Centropus*

- Hormonální – redukce levého testes u samců – snížení hladiny testosteronu na 1/2

