



Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Bakalářská práce

Ekologie hnízdění v přírodních podmínkách a v zajetí: faktory ovlivňující mortalitu mláďat u vybraných druhů vodních ptáků

Marta Dejmalová

školitelka: Mgr. Eva Landová, Ph.D.
konzultant: Mgr. Richard Policht

Praha, srpen 2007

Poděkování

Děkuji své školitelce Mgr. Evě Landové, Ph.D. za rady během psaní práce. Dále patří můj dík ošetrovatelskému týmu RNDr. Karla Pitharta ze Zoo Praha za umožnění a pomoc při natáčení a za spolupráci při zjišťování dat narození jednotlivých mláďat. Za spolupráci při natáčení děkuji Mgr. Evě Landové, Ph.D., Mgr. Richardu Polichtovi, doc. dr. Danielu Fryntovi a své kolegyni Markétě Ticháčkové. Dále bych chtěla poděkovat doc. dr. Danielu Fryntovi za zapůjčení obtížně dostupné literatury.

Abstract: The study discusses offspring mortality of boat-billed heron – *Cochlerius cochlerius*, white ibis – *Eudocimus albus* and scarlet ibis – *Eudocimus ruber*. The offspring mortality of water birds in nature is usually caused by several behavioural and environmental factors, frequently in mutual correlation. To the environmental factors belong all environmental influences, i.e. access to food, weather predation and other factors. To the behavioural factors belong all aspects of behaviour of given species, i.e. nest parasitism, infanticide (parents killing of offspring), siblicide (killing among siblings). Both species of ibis are influenced in natural conditions primarily by environmental factors, particularly predation and weather conditions, such as wind and floods. Concerning the white ibis, influence of infanticide (brood abandonment) was also expressed, but this was correlated with the scarcity of food, and therefore it is an environmental factor. Concerning the boat-billed heron siblicide occurs, apart from influence of aforementioned environmental factors. In artificial conditions, where there is no predation influence and the birds have enough food, the mortality is not supposed to be high.

Abstrakt: Tato práce se zabývá mortalitou mláďat volavčika člunozobého – *Cochlerius cochlerius*, ibise bílého – *Eudocimus albus* a ibise rudého – *Eudocimus ruber*. Za mortalitu mláďat u vodních ptáků je v přírodě zpravidla zodpovědný větší počet behaviorálních i environmentálních faktorů, často vzájemně korelovaných. Mezi environmentální faktory patří všechny vlivy prostředí, tedy dostupnost potravy, počasí, predace a jiné. K behaviorálním faktorům patří aspekty chování daného druhu, jako je hnízdní parazitizmus, infanticida (zabíjení potomků rodiči), siblicida (zabíjení sourozenců navzájem). Na oba druhy ibisů působí v přírodních podmínkách především vlivy environmentální, a to predace a vliv počasí, jako je vítr a záplavy. U ibise bílého se projevil ještě vliv infanticidy (opuštění snůšky), ta však byla vždy korelována s nedostatkem potravy, a tak jde o vliv environmentální. U volavčika člunozobého se krom výše zmíněných environmentálních vlivů uplatňuje ještě siblicida. V umělých podmínkách, kde není vliv predace a zvířata mají dostatek potravy, by neměla být mortalita vysoká.

Obsah

Obsah.....	2
1. Úvod.....	4
2. Příčiny mortality mlád'at	5
2. 1. Environmentální faktory	5
2. 1. 1. <i>Predace</i>	5
2. 1. 2. <i>Vliv počasí</i>	7
2. 1. 3. <i>Dostupnost potravy</i>	8
2. 2. Behaviorální faktory.....	9
2. 2. 1. <i>Siblicida</i>	9
2. 2. 2. <i>Infanticida</i>	12
2. 2. 3. <i>Vnitrodruhový hnízdní parazitismům</i>	12
3. Mortalita v přirozených podmínkách	13
3. 1. Ibis bílý – <i>Eudocimus albus</i>	13
3. 1. 1. <i>Potravní návyky</i>	14
3. 1. 2. <i>Hnízdní úspěšnost v závislosti na environmentálních faktorech</i>	15
3. 1. 3. <i>Vliv behaviorálních faktorů na hnízdní úspěšnost</i>	24
3. 2. Ibis rudý – <i>Eudocimus ruber</i>	26
3. 2. 1. <i>Potravní návyky</i>	26
3. 2. 2. <i>Hnízdní úspěšnost v závislosti na environmentálních faktorech</i>	26
3. 2. 3. <i>Vliv behaviorálních faktorů na hnízdní úspěšnost</i>	30
3. 3. Volavčík člunozobý – <i>Cochlerius cochlerius</i>	31
3. 3. 1. <i>Potravní návyky</i>	31
3. 3. 2. <i>Hnízdění a jeho úspěšnost</i>	32
4. Mortalita v umělých podmínkách Zoo Praha.....	34
5. Výsledky.....	35
5. 1. Shrnutí metodických přístupů při zkoumání příčin mortality mlád'at.....	35
5. 2. Návrh metodiky vyhodnocování nahrávek hnízdění.....	38
6. Diskuse.....	39
6. 1. Přehled příčin mortality u sledovaných druhů	39
6. 2. Úskalí pozorování	40
7. Závěr.....	41
Použitá literatura	42

1. Úvod

Cílem této práce je porovnat chování rodičů a mortalitu mláďat tří druhů vodních ptáků: volavčíka člunozobého – *Cochlerius cochlerius*, ibise bílého – *Eudocimus albus* a ibise rudého – *Eudocimus ruber* hnízdících v umělých podmínkách (Zoo Praha) s údaji o ekologii hnízdění a mortalitě v přirozeném prostředí.

Za mortalitu mláďat u vodních ptáků je v přírodě zpravidla zodpovědný větší počet behaviorálních i environmentálních faktorů, často vzájemně korelovaných. Avšak v přírodních podmínkách, kdy variuje zejména dostupnost potravy pro mláďata, je poměrně těžké odlišit čistě behaviorální faktory, vedoucí k mortalitě mláďat. V umělých podmínkách je naopak potrava v nadbytku, a tak případné vrozené predispozice vedoucí k redukci mláďat jsou tak snáze odhalitelné.

V literárním přehledu by měly být zpracovány zejména údaje o přirozené mortalitě vzhledem k ekologii hnízdění (dostupnost potravy, vhodný habitat, predace, vliv počasí) a vzhledem k faktorům behaviorálním (výskyt siblicidy, infanticidy, souvislost těchto jevů s jistotou paternity apod.).

V rámci přípravy na diplomovou práci by měla být vypracována metodika vyhodnocování videozáznamů z hnízdění v zajetí.

Hlavní cíle jsou:

1. Ukázat příčiny mortality mláďat v přirozených podmínkách u vybraných druhů ptáků.
2. U vybraných druhů ptáků porovnat příčiny mortality z hnízdění v přírodních podmínkách a v zajetí.
3. Srovnat jaký vliv mají na mortalitu mláďat ekologické faktory a jaké procento úmrtí je způsobeno chováním daného druhu.
4. Vypracování metodiky vyhodnocování záznamů hnízdění.

2. Příčiny mortality mlád'at

Za mortalitou mlád'at může stát množství různých faktorů. Nejčastěji se dělí environmentální a behaviorální. Mezi environmentální faktory patří všechny vlivy prostředí, tedy dostupnost potravy, počasí, predace a jiné. K behaviorálním faktorům patří aspekty chování daného druhu, jako je hnízdní parazitizmus, infanticida (zabíjení potomků rodiči), siblicida (zabíjení sourozenců navzájem). V praxi je těžké rozlišit, zda za mortalitou stojí čistě behaviorální aspekty nebo zda jde vlastně o vliv environmentální.

2. 1. Environmentální faktory

2. 1. 1. Predace

Predace patří u řady koloniálně hnízdicích ptáku k největším problémům. Na některých místech můžou predátoři za více jak polovinu neúspěšných pokusů o vyhníždění (Bildstein et al., 1990), na jiných lokalitách je naopak predátorů méně. Predátoři se dají rozdělit na predátory vajec a na predátory mlád'at podle toho, v jaké době útočí. Samozřejmě řadu druhů lze zařadit do obou skupin. Dále se obvykle predátoři dělí podle třídy, do které přísluší, na hady a na ptačí a savčí predátory. Toto dělení má smysl proto, že obvykle jsou hnízda pro různé predátory různě přístupná. Kupříkladu hnízda na vrchu stromů jsou obtížně dostupná pro většinu savců a hadů, ale naopak pro ptáky jsou snadnou kořistí. Hnízda na zemi v rákosí, jsou málo napadána ptáky, protože je nevidí, naopak pro většinu hadů a savců představují snadno dostupnou kořist.

2. 1. 1. 1. Predátoři vajec

Mezi největší ptačí predátory vajec u vodních koloniálně hnízdicích ptáku patří vrány – *Corvus*. Například vrány rybí – *Corvus ossifragus* (Corvidae), které často hnízdí v blízkosti nebo i uvnitř kolonie (jako například na Battery Island na Floridě) (Shields and Parnell, 1986). Pro vrány je typické, že pokud naleznou hnízdo s vejci, tak se vrací, dokud nezničí celou snůšku (Shields and Parnell l.c.). Dalším nebezpečným predátorem vajec je kvakoš noční – *Nycticorax nycticorax* (Ardeidae), který většinou hnízdí ve smíšených koloniích, kde občas zpreduje nějaké vejce, na rozdíl od vran se ale většinou nevrací do stejného hnízda vícekrát (Shields and Parnell l.c.; Gómez et al., 2006). Občas se mezi ptačí predátory řadí i vlhovec člunoocasý – *Quiscalus major* (Icteridae), nicméně zřejmě nemá takový vliv na hnízdní úspěšnost jako vrány a kvakoš. V Jižně Americe za řadu zpredovaných hnízd může chřástal guyanský – *Aramides cajanea* (Rallidae) (Olmos et al., 2001).

K savčím predátorům vajec patří i veverky. V Americe je častá veverka měnivá – *Sciurus granatensis* (Sciuridae) (Gómez et al., l.c.), která se podobně jako ptáci dostane i k hnízdům, která jsou pro většinu savců špatně dostupná. K neméně nebezpečnému predátorovi patří i potkan – *Rattus norvegicus* (Muridae), ovšem vzhledem k jeho noční aktivitě se ví o jeho vlivu na predaci jen velmi málo (Shields and Parnell, 1986). Dále sem patří lasicovité šelmy – *Mustelidae*, jako například skunk pruhovaný – *Mephitis mephitis*, který vyžírá zejména hnízda, která leží na zemi (Brunie, 2001).

Řada hadů loví jak mláďata, tak vejce, která jsou obvykle snazší kořistí. V zásadě se nikdy nevrací do stejného hnízda, mezi hady pozorované v amerických koloniích vodních ptáků patří užovka černá – *Elaphe obsoleta quadrivittata*, užovka červená *Elaphe guttata guttata* (Colubridae) (Shields and Parnell l.c.) a hroznýš královský – *Boa constrictor* (Boidae) (Gómez et al., 2006). Přesto většinou nejde o nejzásadnější predátory a jejich vliv na hnízdní úspěch je zanedbatelný.

2. 1. 1. 2. Predátoři mláďat

Podíváme-li se na koloniální vodní ptáky, zjistíme, že většina ptačích predátorů si troufne jen na velmi mladá mláďata nebo hnízda s mláďaty vůbec nenapadá. Tento fakt vyplývá z toho, že zejména brodiví – *Ciconiiformes* mají poměrně velká mláďata. K těm, kdo kradou i mláďata, patří již výše zmíněný kvakoš noční, ten si ale troufne jen na velmi mladá mláďata. (Frederick and Collopy, 1989). Dále mezi obávané predátory patří řada dravců – *Accipitriformes*. Občas se vyskytne i predace mláďat v rámci druhu (jde-li o carnivory), toto chování bylo mnohokrát popsáno u rackovitých – *Laridae* (Bosh et al., 2000; Pierotti, 1980), ale vyskytly se takové případy i u ibise bílého – *Eudocimus albus* (Herring et al., 2005).

K savčím predátorům náleží větší savci. Obávaným predátorem je, zejména v oblastech obývaných lidmi, kočka domácí – *Felis catus* (Felidae) (Post, 1990), ale patří sem i řada divokých zástupců z podčeledi malých koček – *Felinae* (Brunie, 2001). Dále sem lze zařadit mývala severního – *Procyon lotor* (Procyonidae) a vačici virginskou – *Didelphis virginiana* (Didelphidae) (Post, l.c.).

Z hadů se sem řadí zejména již výše zmíněný hroznýš královský – *Boa constrictor* (Boidae) (Gómez et al., 2006), ale samozřejmě sem mohou patřit i jiné druhy hadů.

Tedy z předchozího výčtu vyplývá, že nejčastějšími predátory vajec jsou ptáci, naopak za predaci mláďat stojí většinou savci. V neposlední řadě je častým predátorem mláďat i vajec člověk, který z různých důvodů ničí hnízda ptáků.

2. 1. 2. *Vliv počasí*

Vliv počasí je různý a může různě ovlivnit hnízdění. Navíc počasí ovlivňuje většinou i další faktory, zejména dostupnost potravy. V této podkapitole se budu věnovat přímým vlivům počasí na hnízdění.

2. 1. 2. 1. *Vítr*

U ibisů a volavčků se zdá, že bouře s větrem mají velký vliv na úspěšnost hnízdění. Je to dáno tím, že v hnízdních sezonách se střídá suché a vlhké období, a právě v období dešťů přichází mnoho bouřek. V koloniích, kde ptáci hnízdí na stromech, může vítr napáchat velké škody, protože řada hnízd spadne. Na řadě míst může vítr za 20 % až 50 % všech neúspěšných hnízd (Olmos 2001, Gómez et al., 2006).

2. 1. 2. 2. *Záplavy*

Záplavy mohou mít různé příčiny: buď jde o rozvodněné toky, zejména v období dešťů, nebo se jedná o zvednutou hladinu moře v době silného přílivu. Ovšem vždy postihuje ptáky hnízdící na zemi nebo těsně nad ní. Na kolonie ibisů bílých – *Endocimus albus*, kteří často hnízdí na pobřeží, má většinou vliv právě silný příliv. Ibisi jsou často ochotni hnízdit i přímo na zemi v rákosí či na trsech sítiny nebo na nízkých keřích. Tyto záplavy zničí většinou hnízda, kde jsou teprve vejce nebo mladší (do jednoho týdne) mláďata (Bildstein et al., 1990). V koloniích, kde ptáci hnízdí jen ve vodní vegetaci, může povodeň napáchat velké škody, zejména přijde-li počátkem sezóny. Bildstein (1990) sledoval vliv záplav na kolonii na Pumpkinseed Island, kde ibisi hnízdí ve vodních rostlinách. Například v roce 1984 bylo zničeno 42 % vajec a čerstvě vylíhlých snůšek zvýšeným přílivem v polovině května, na začátku května 1985 zničily záplavy dokonce přes 50% snůšek (Bildstein et al., l.c.).

2. 1. 2. 3. *Oheň*

Na řadě míst může oheň vznikat vlivem přílišného horka, jinde může jít o nedbalost či úmysl člověka. Nicméně na ptáky má stejný vliv. Mnoho studií reflektuje jistá spojení mezi výskytem ptáků a četností požárů na dané lokalitě (Howard et al., 1959; Vogl, 1973; VantHul et al., 1997; Reynolds and Krausman 1998 ex Epanchin et al., 2002). Přímý dopad může mít požár na ptáky hnízdící na zemi nebo na ty, kteří se zdržují na travnatých, snadno chytajících plochách v době přepelichávání letků (William and Stasiak, 1979 ex Epanchin et al., 2002). Epanchin (2002) s kolegy sledoval vliv požárů na kolonii brodivých ptáků, hnízdící v centru NP Everglades na Floridě. Tato oblast je porostlá mařicí – *Cladium jamaicense* a orobincem úzkolistým – *Typha angustifolia* a jsou zde tři bažinaté ostrůvky porostlé vrbou – *Salix caroliniana*, tisovcem – *Taxodium* a keřem rodu – *Cephalanthus occidentalis*. Na těchto ostrovech je největší kolonie brodivých ptáků v dané oblasti. Jsou zde ibisi bílí – *Eudocimus*

albus, (Threskiornithidae) ibis hnědý – *Plegadis falcinellus* (Threskiornithidae), kvakoš noční – *Nycticorax nycticorax* (Ardeidae), volavka bílá – *Ardea alba* (Ardeidae), Volavka velká – *Ardea herodias* (Ardeidae), Kolpík růžový – *Ajaia ajaja* (Threskiornithidae), anhinga americká – *Anhinga anhinga* (Ardeidae), volavka bělostná – *Egretta thulva* (Ardeidae), volavka třibarevná – *Egretta tricolor* (Ardeidae), volavka modrošedá – *Egretta caerulea* (Ardeidae).

2. května 1994 začal požár relativně daleko od kolonie, ale oheň se rychle šířil a během jednoho týdne strávil 2 833 ha trávy. Ačkoli byla skoro všechna tráva v okolí sežehnutá (krom malého množství, které bylo chráněno vrstvou povrchové vody), keřům na ostrově se nic nestalo. A při kontrole kolonie po požáru nebyla nalezena žádná opuštěná hnízda ani skomírající či mrtvá mláďata (Epanchin et al., 2002). O pět let později, 16. dubna 1999, prošel stejnou oblastí požár, který do konce dubna zničil přes 70 tisíc ha porostu. Stejně jako při minulém požáru byly ostrovy, které leží na bažině, uchráněny, i když v okolí byla pláň vypálena až na holou zem. V kolonii nebyly ani tentokrát zjištěny žádné ztráty na životech, i když zde v danou dobu bylo přes 8 000 hnízd. Zdá se tedy, že ptáci si v lokalitách často postihovaných požáry vybírají pro hnízdění bažinaté a stromy porostlé oblasti a nikdy nehnízdí na kraji těchto ostrůvků, aby nebyli vystaveni dusivému kouři. I když to může být samozřejmě jen výsledek toho, že tito ptáci jsou vázáni na vodu. (Epanchin et al., 2002).

Mimo kolonii bylo po požáru v roce 1999 nalezeno asi 50 mrtvých ibisů bílých, kteří nejspíš před čarou požárů lovili přechájející zvěř, ovšem kouř jim pak nejspíše znemožnil vzletět a ptáci uhořeli. Epanchin se touto studií se snaží vyvrátit, že by ptáci byli ohroženi požáry. Dokázal totiž, že mnoho i na zemi hnízdících brodivých ptáků je schopno i v oblastech, kde jsou požáry časté, najít hnízdiště, kde před nimi budou chráněni.

2. 1. 3. Dostupnost potravy

Dostupnost potravy je asi nejvíce propojena s ostatními faktory. Ovlivňuje množství behaviorálních faktorů, zejména siblicidu a infanticidu. Naopak je do značné míry ovlivňována počasím, zejména pak množstvím srážek. Dostupnost potravy se navíc během sezóny a meziročně značně mění (většinou v závislosti na počasí), a tak mohou data z různých let pozorování vypadat různě (viz tabulka 3. 1. 2).

Nezáleží jen na množství kořisti, ale záleží taky na její koncentrovanosti a na místech kde, se vyskytuje – mělká/hluboká voda, substrát atd. Navíc se ukazuje, že mortalita u ibise bílého – *Eudocimus albus* závisí i na kvalitě kořisti (Bildstein et al., 1990; Frederick et al, 1989).

2. 2. Behaviorální faktory

2. 2. 1. Siblicida

Siblicida je agrese mezi sourozenci, která může vést ke smrti mláděte. Může probíhat pre nebo postnatálně (Mock, 1984). Prenatální siblicidou je míněno, že sourozenec zlikviduje vejce ještě před vylíhnutím (Mock l.c.). Vzhledem k tomu, že jde o blízké příbuzné, v souladu s teorií zvyšování inkusivní fitness (Flegr, 2005) se předpokládá, že se siblicida vyvinula proto, že je přímo ohrožen život daného jedince (Mock and Parker, 1997).

V praxi rozlišujeme dva hlavní typy siblicidy (Mock and Parker, 1997). První a patrně rozšířenější z nich je takzvaná fakultativní siblicida „*facultative siblicide*“, kde smrt nejmladšího mláděte není pravidlem, ale závisí i na okolním prostředí. I když mládě není zabito, roste pomaleji a je v době výletu menší než jeho sourozenci (Mock and Parker l.c.), což může způsobit smrt v pozdějším věku (Krebs and Davies, 1993; Spear and Nur, 1994). Navíc většinou mládě není přímo zabito sourozenci, ale je mu bráněno v příjmu potravy a umírá na vyhladovění (Drummond, 2001). Druhým typem je obligátní siblicida „*obligate siblicide*“, kdy je mládě likvidováno vždy (Mock and Parker, l.c.) nebo v 90 % případů (Simons 1988, Courtney et al. 2006). Většinou je mládě zabito přímo sourozencem a navíc v krátké době po vylíhnutí (Mock and Parker l.c.). Nicméně obligátní siblicida se nevyskytuje ani u jednoho z druhů, kterými se tato práce zabývá.

Nejrozšířenější teorie pro vznik fakultativní siblicidy je Lackova teorie redukce mláděte „*Brood reduction theory*“ (Lack, 1947). Lack prezentuje siblicidu jako jednu z možností manipulativního chování rodičů, vzhledem k nepredikovatelnému množství potravy nevědí, kolik by mohli uživit mlád'at, a tak vytvořili asynchronní líhnutí, kde je nejčastěji jedno mládě „navíc“ (Lack, 1947; 1954 ex Mock and Parker, 1997).

Asynchronní líhnutí je jev, při kterém rodiče začínají inkubovat vejce hned po snesení, a mlád'ata se tedy nelíhnou společně, ale s několikadenními odstupy (obvykle 1 až 3 dny mezi za sebou následujícími mlád'aty) (Ploger and Mock, 1986). Pořadí mlád'at se značí různě, já budu v této práci používat označení pomocí abecedy (nejstarší mládě – A-mládě). Dle Lacka (l.c.) rodiče pomocí asynchronního líhnutí předem vytvářejí rozdíly mezi mlád'aty, a tak vytvářejí i podmínky pro agresivitu vůči nejmladšímu. Tím, že jsou mlád'ata různě velká, si mohou rodiče zvýšit svoje fitness. Kdyby byl nedostatek potravy a mlád'ata by byla stejně velká, a tedy i stejně schopná soutěžit o nedostatečný potravní zdroj, pak by s největší pravděpodobností nedorostlo žádné z mlád'at (nebo by byla slabá a nedožila by do reprodukčního věku) a obrovská investice rodičů by přišla vniveč. Jsou-li mlád'ata různě

velká, je při nedostatku potravy nejslabší mládě odsouzeno k zániku, ale ostatní přežijí – tj. rodičům se zvýší fitness. Tato přežívající mláďata se nazývají „*core offspring*“ a mládě, které někdy vlivem siblicidy umírá, je označováno „*marginal offspring*“ (Mock and Forbes, 1995 ex Courtney et al. 2006). Tedy v roce, který je bohatý na potravu, může prosperovat i nejmladší mládě, ale v chudých letech (většinou) je velikost rodiny upravena tak, aby jí potrava stačila. A tak je v zásadě poslední vejce rezervou pro případ, že bude hojnost potravy nebo jeden ze starších sourozenců bude zabit jinou cestou (predace, nemoc, atd.) (Mock and Parker, 1997).

Siblicida závisí na 5 hlavních faktorech – 1) výzbroj, 2) možnost monopolizace – potrava musí být dostatečně malá, aby šla monopolizovat, 3) limitující faktory – obvykle potrava, 4) limitace velikostí prostoru – obvykle zavěšené hnízdo, 5) rozdílnost mezi mláďaty – většinou věk (Mock and Parker, 1997).

2. 2. 1. 1. Typy fakultativní siblicidy

Množství potravy je pro fakultativní siblicidu klíčové. V období hojnosti se nemusí toto chování vůbec projevit. S fakultativní siblicidou souvisí i jistá míra agrese a frekvence bojů, které mohou a nemusí být omezeny na dobu krmení (Mock, 1984). Právě podle toho, kdy se boje vyskytují, se fakultativní siblicida dělí na siblicidu podmíněnou „*dependent siblicide*“ (boje jen v době krmení) a na siblicidu vrozenou „*inborn siblicide*“ (boje o místo na hnízdě) (Mock, 1984).

Podmíněná siblicida je systém, kde dokonce i rodiči znevýhodněné mládě má šanci na přežití. U druhů s podmíněnou siblicidou jen výjimečně dochází k jiným typům úmrtí než smrti hladem (Mock and Parker, 1997).

Chování mláďat jasně odpovídá na vnější podmínky, tedy na množství potravy. V době hojnosti prakticky nemusí docházet k žádným bojům, v případě nedostatku se ovšem mláďata perou o potravu velmi silně (Mock, 1985). Tento typ siblicidy reprezentuje například orlovec říční – *Pandion haliaetus* (Pandionidae). Pokud bylo hnízdo dokrmováno, nebyl zde pozorován ani náznak siblicidního chování, naopak bylo-li množství potravy sníženo, docházelo k velmi tvrdé siblicidě, která často končila smrtí nejmladšího (Mock and Parker, 1997). Dalším příkladem druhu, kdy za siblicidu odpovídá množství potravy, je volavka velká – *Ardea heroides* (Mock and Parker, 1986).

Jak jsem již zmínila, nejdůležitějším faktorem okolního prostředí je množství potravy. Tedy v praxi nás zajímá množství přijaté potravy a část kořisti, kterou dostane dané mládě. A ukazuje se, že

1. boje jsou dočasně spojeny s krmením;

2. zvyšují se, když konzumace klesá;
3. nedávno nakrmená mláďata nemají chuť útočit;
4. vyhladovění a smrt nastává, když se zhorší podmínky nebo když rodiče přinášejí málo jídla;
5. agrese je častější, když jde o populaci s větším potravním stresem nebo o stejnou populaci v roce, kdy je málo potravy (Drummond, 2001).

Pro vrozenou siblicidu – „*inborn siblicide*“ je typické – podobně jako pro obligátní, že A-mládě jedná bez ohledu na vnější podmínky. Na rozdíl od obligátní siblicidy zde ale není dáno, že vylétnutí se dožije jen jedno mládě. Dokonce ani není neobvyklé, že se vylétnutí dožijí všechna mláďata. A pokud smrt nastane, není většinou způsobena přímo uklováním, jde buď o nepřímé zabití jako u racků – *Laridae*, nebo o smrt vyhladověním. (Mock, 1984; Ploger and Mock, 1986).

Zásadní rozdíl mezi podmíněnou a vrozenou siblicidou je ve frekvenci a síle bojů, nikoli v množství přeživších mláďat.

2. 2. 1. 2. Boje

Boje nejsou ritualizované, jak se dříve soudilo, ale útoky jsou mířeny často přímo do hlavy sourozence. Během boje se občas mláďata chytanou vzájemně za zobáky. Bitvy jsou často krátké, ale obnášejí třeba 100 rychle za sebou následujících zásahů bez oddechu (Mock and Parker, 1997). Boje mají mnoho podob, záleží na tom, jakým způsobem a jak rychle uzná slabší porážku. Nejčastější a nejjednodušší boje jsou ty, kdy jeden z dvojice často útočí bez odvety. Takový konec je obvykle na uvážení vítěze, pokud jej vítěz nepochopí nebo nechce pochopit, a dále útočí, poražené mládě začne pištět a schovává hlavu. Někdy vítěz vystřídá údery zobákem za poněkud brutálnější boj, kdy chytí hlavu neb krk soupeře a mládě zvedne a pak s ní naráží na dno hnízda. Poražené mládě, vystavené stálému útoku, se většinou snaží utéct, zaskřehotá a schovává se za ostatní mláďata. Pokud ani útěk nezastaví agresi, tak mládě může utéci k okraji a natáhnout krk co nejdál přes okraj, aby si chránilo hlavu (Mock and Parker, l.c.).

Cílem útoků je velmi často přechod mezi krkem a hlavou, proto si jej snaží mláďata chránit a natahují krk přes okraj hnízda. U často napadaných mláďat dochází mnohdy k takzvané plešatosti. Místo je lysé a může se zde objevovat i krev (Mock and Parker, 1997). Tyto boje způsobují, že nejmladší má dojem, že na něj bude veden útok, a tak je slabší mládě během potravy zastrášováno a nesnaží se tolik o potravu. Tím slábne a prohrává častěji. Boj se stává pro starší mláďata výhodnější a při příjmu potravy se jim vyplatí (Mock and Parker, 1997).

2. 2. 2. *Infanticida*

Infanticida je jev, kdy rodiče záměrně zabijí (nebo nechají zemřít) jedno či více svých mláďat (Mock and Parker, 1997). Za infanticidu se považuje přímé zabití mláděte, upírání potravy či opuštění mláďat nebo snůšky. U ibise bílého – *Eudocimus albus* se ukázalo, že pokud je nedostatek potravy, tak rodiče opouští celé hnízdo (Bildstein et al., 1990; Frederick et al, 1989).

Dále do infanticidy patří takzvaná výběrová infanticida, kdy rodiče nezabijí kterékoli mládě, ale obvykle si vybírají to nejméně životaschopné, a tím zvyšují šanci na přežití ostatním. Příklady výběrové infanticidy byly donedávna považovány za ojedinělé (Mock, 1984), ale dnes se ukazuje, že nejméně u 18 druhů se vyskytuje infanticidní kanibalismus a u mnohem více druhů rodiče zabíjí své potomky, aniž by je polykali (Stanback and Koenig, 1992 ex Mock and Parker, 1997).

Například rodiče tučňáka magellanského – *Spheniscus magellanicus* (Spheniscidae) preferují jedno mládě a druhému dávají jen nadbytečnou potravu, to tedy většinou uhyne (Mock and Lamey, 1991). Potápka argentinská – *Podiceps gallardoi* (Podicipedidae) opouští B-mládě po úspěšném vylíhnutí A-mláděte, které se doslova vozí jednomu z rodičů na zádech (Nuechterlein and Johnson, 1981). Podobně jednají i rodiče pelikána bílého – *Pelecanus onocrotalus* (Pelecanidae) (Vesey-Fitzgerald, 1957 ex Mock and Parker, 1997), kteří obvykle po vylíhnutí prvního A-mláděte přestanou inkubovat zbylá vejce (pokud se tak nestane, je mládě obětí obligátní siblicidy, viz výše). Mnoho dalších druhů nechává druhá vejce nevylihnutá po vylíhnutí prvního mláděte, mezi nimi i dva druhy orlů (Rettig, 1978 ex Mock and Parker, 1997). Stejně tak i lyska černá – *Fulica atra* (Rallidae) a lyska americká – *Fulica americana* (Rallidae) odvádějí již vylíhlá mláďata a opouštějí nevylihnlá vejce, zajímavé ovšem je, že nelze stanovit přesný počet mláďat, po kterém opustí hnízdo (Gullion, 1954 ex Mock and Parker, 1997).

2. 2. 3. *Vnitrodruhový hnízdní parazitizmus*

Hnízdní parazitizmus je jev, při kterém samice naklade vejce do cizího hnízda. Některé ptačí druhy (např. kukačka obecná – *Cuculus canorus* (Cuculidae)) si dokonce vůbec nestaví hnízda a vejce kladou vždy do cizích hnízd. U řady koloniálně hnízdicích ptáků se objevuje vnitrodruhový hnízdní parazitizmus, kdy samice naklade většinou jedno vejce do hnízda jiného páru. Přitom má zpravidla vlastní hnízdo a pokouší se takto si zvýšit fitness (Frederick and Shields, 1986).

Hnízdní parazitizmus je poměrně rozšířen v čeledi kachnovití – Anatidae. Vzhledem k tomu, že jde ale o ptáky s prekociálními mláďaty, soudí se, že náklady pro hostitelský pár jsou menší než u ptáků s nidikolními mláďaty (například brodiví) (Nielsen, et al., 2006).

Mezi hnízdní parazitizmus se dá zařadit i takzvaná adopce. Někdy se stává, že se nejmladší mláďata na zemi hnízdících ptáků snaží zachránit u sousedů, kde se snaží zaujmout místo A-mláďete, většinou u toho vyhodí jedno z vajec. Málokdy se mu to podaří, ale je-li úspěšné pak jde o adopci. Tento jev popsal Holley (1981) u *Sula nebouxii* (Sulidae). U ibisů ani u volavčků nebyl popsán.

3. Mortalita v přirozených podmínkách

3. 1. Ibis bílý – *Eudocimus albus*

Ibis bílý – *Eudocimus albus* (Threskiornithidae) hnízdí od severu Jižní Ameriky přes Mexiko až po jih Spojených států. Jde o koloniálně hnízdícího ptáka, přičemž 73 – 90 % hnízdí ve velkých koloniích, čítajících více jak 1000 hnízd (Frederick et al, 1996). Ibis často hnízdí ve smíšených koloniích společně s dalšími brodivými ptáky (např. Bildstein et al.,

Table 1. Sources of records of ibis nesting in the southeastern United States.

State	Region or colony	Period of effort	Source(s)	
Florida	Everglades	1930–1977	Ogden 1978; Frohring et al. 1988	
		1930–1980	Kushlan et al. 1984	
		1930–1990	Bancroft 1989; Frohring et al. 1988	
		1990–1994	Frederick 1993, 1994a	
		1930–1978	NAS unpublished	
		1974–1975	Kushlan & White 1977	
	Cedar Keys	1950–1990	Lower Suwannee National Wildlife Refuge, unpublished records	
		Alafia Banks	1948–1992	NAS unpublished; R. Paul, personal communication
			1976–1977	Osborn & Custer 1978
		Atlantic coast statewide	1978–1980	Nesbitt et al. 1982
1986–1989	Runde 1991; Runde et al. 1991			
Georgia	Okefenokee Swamp statewide	1930–1977	Ogden 1978; NAS unpublished	
		1971–1977	Ogden 1978; Stinner 1980, 1983	
		1930–1977	Ogden 1978; Osborn & Custer 1978	
		1980–1993	Georgia Department of Natural Resources, unpublished; U. S. National Wildlife Refuges records	
South Carolina	Pumpkinseed Island Drum Island statewide	1950–1993	Bildstein 1993	
		1984–1986	Post 1990	
		1975–1977	Osborn & Custer 1978	
		1930–1977	Ogden 1978	
North Carolina	Battery Island statewide	1950–1992	Shields & Parnell 1986; J. Parnell, personal communication	
		1930–1977	Ogden 1978	
		1975–1977	Osborn & Custer 1978	
Alabama	statewide	1930–1977	Ogden 1978; NAS unpublished; Keeler 1956	
		1952–1986	Dusi et al. 1971; Dusi & Dusi 1987	
Louisiana	statewide	1930–1977	Ogden 1978; NAS unpublished; Lowery 1949; Keller et al. 1984; Spendelow & Patton 1988	
		1989–1991	Martin & Lester 1991; Keller et al. 1984; Spendelow & Patton 1988	
		1930–1977	Ogden 1978; NAS unpublished	
Texas	statewide	1979–1982	Texas Colonial Waterbird Society 1982; Spendelow and Patton 1988	
		1979–1992	Lange 1993, Spendelow & Patton 1988	
		1930–1977	Ogden 1978; NAS unpublished	

Tabulka 3. 1. 1. ukazuje největší hnízdiště Ibise bílého v Severní Americe. Převzato z Frederick and Shields (1986)

1990). Důvodem soužití těchto ptáků, může být i to, že si potravně pomáhají, na sladkovodních nádržích byly pozorovány momenty, kdy si navzájem naháněli potravu (Kilham, 1980).

V zásadě se dají rozlišit dva typy hnízdišť. Mnoho ibisů nalezneme na atlantickém pobřeží (Bildstein et al., l.c.), nicméně dalším typem hnízdišť jsou travnaté pláně (např. Ontario) (Aguilera et al., 1993) a sladkovodní bažiny ve vnitrozemí (např. Everglades) (De Santo et al., 1997).

3. 1. 1. Potravní návyky

Potrava ibise se skládá především z koryšů, vodního hmyzu a ryb (Bildstein et al., 1990). Pozorování v Jižní Karolíně (Bildstein et al., l.c.; De Santo et al., 1997) společně s výsledky z Floridy (Frederick and Collopy, 1989) ukazují, že největší část mláděcí potravy obvykle tvoří právě sladkovodní raci a většina ibisů není schopna úspěšně vyhnídit pouze pomocí krabů, samozřejmě to může být dáno tím, že raci jsou skoro dvakrát výživnější (4,1 kcal/g) než krabi (2,3 kcal/g) (Bildstein et al., 1990). Na druhou stranu vzhledem k tomu, že ibisi většinou na sladkovodní bažiny urazí nepoměrně větší vzdálenost, než kdyby létali na blízká slaniska, je tento rozdíl zanedbatelný. Dalším faktorem může být fakt, že krabi jako slanovodní živočichové způsobují zasolení organismu, a tak je možné se jimi stravovat pouze tehdy, je-li je dostatek sladké vody na hnízdišti. Tedy pokud na hnízdišti není voda nebo pokud rodiče nezasobují mláďata sladkou vodou, není možné brát kraby jako hlavní zdroj potravy. Takto krmená mláďata skomírají a nejeví zájem o potravu (Bildstein et al., l.c.).

De Santo se spolupracovníky (1997) sledoval několik tradičních hnízdišť na pobřeží jižní Karolíny – Pumpkinseed Island, na nízko položených bažinách v Mud Bay, a bažiny ve Winyah Bay. Kolonie byly a sledovány ve třech obdobích, a to květen až srpen 1987, červenec až září 1988 a květen až září 1989.

Z každé kolonie bylo vybráno vždy několik ptáků, kteří byli sledováni vysílačkou, a bylo zjišťováno, kam létají pro potravu. Každý rok byl vysílačkou označen jeden samec a 2 až 3 samice (celkem 11 ptáků). Po přidání přístroje se jich většina bez problémů vrátila na hnízdo, 3 ptáci opustili kolonii, ale do jednoho dne se vrátili. Poslední rok pozorování jeden samec v důsledku vysílačky zahynul. 2 hnízda skončila nezdarem a jejich rodiče opustili kolonii, a tak i sledovanou oblast. U ostatních bylo pozorováno, že pro potravu létají na 3 rýžová pole, k 6 sladkovodním bažinám, ke 2 rybníkům, k 5 přehradám a ke 5 slanovodním mokřinám. Ty tyto lokality byly od kolonie vzdáleny 2 – 32 km. K rýžovým polím létali pouze v době, kdy krmili mláďata, totéž platí pro sladkovodní bažiny s jedinou výjimkou (tam létali naopak až po vylétnutí mláďat), tři přehrady navštěvovali jen v době krmení, do jedné

létali až po výletu a do té nejbližší létali po celou dobu sledování; podobně je tomu u rybníků – vzdálenější navštěvovali jen v době krmení, bližší i po vylétnutí. Úplně jinak však vychází navštěvovanost slanisek: na nejvzdálenějším hledali potravu až po vylétnutí, ostatní navštěvovali po obě období. Přestože byla slaniska navštěvována i v době krmení, jen asi v 10 % případů se s touto kořistí vraceli na hnízdiště, zdá se tedy, že zde spíše hledali potravu pro sebe (De Santo et al., l.c.).

Ve vývrzcích, kterými byla mláďata krmena, byli především raci, kostnaté ryby a hmyz, nikoli však krabi. Některé sladkovodní plochy jsou sice navštěvovány i po vylétnutí mláďat, ale ibisi sem létají výrazně méně často než v době krmení, naopak po vylétnutí létali všichni sledovaní ibisi především na slaniska. V době, kdy krmili svá mláďata, tak 76 % letů končilo na sladké vodě (De Santo et al., l.c.). Obvykle jeden jedinec létal na 2 až 4 lokality, ale v roce 1988 byl pozorován jedinec, který obletěl 12 lokalit, v tomto roce, totiž v rybníku, který byl kolonii blíž, sice žily ryby, ale nebyli zde raci. V tomto roce byla pozorována změna ve stravě mláďat, v souladu s potravní nabídkou zde bylo výrazně více ryb a méně raků. Dalším aspektem roku 1988 byla nižší úspěšnost hnízdění než v okolních letech, patrně vlivem nedostatku raků (De Santo et al., l.c.).

3. 1. 2. Hnízdní úspěšnost v závislosti na environmentálních faktorech

Potrava ibise bílého – *Eudocimus albus* se skládá především z korýšů, vodního hmyzu a ryb. Úspěšnost hnízdění ibise v Americe byl dlouho spojován s množstvím srážek. Nejspíš je to způsoben tím, že se značně mění dostupnost potravy.

3. 1. 2. 1. Pozorování na Drum Island

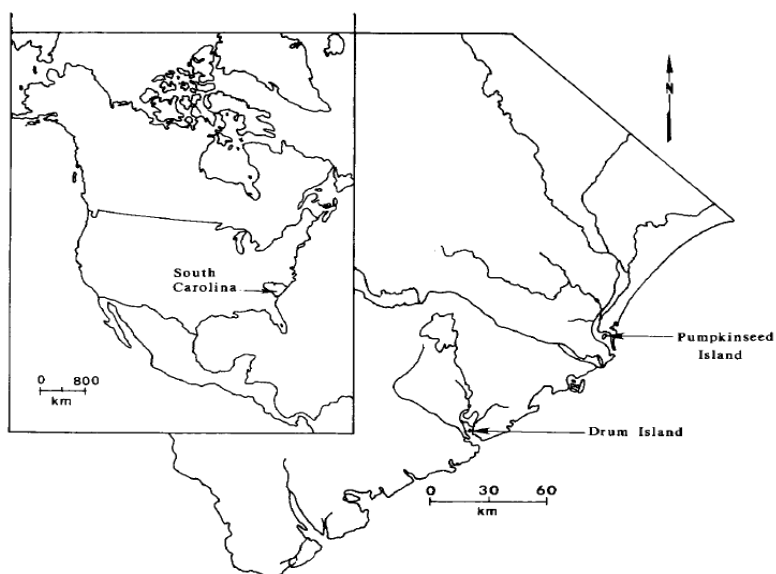
V kolonii na Drum Island na jihu Spojených států hnízdí volavka velká – *Ardea herodias* (Ardeidae), kvakoš noční – *Nycticorax nycticorax* (Ardeidae), a kvakoš žlutočelý – *Nyctanassa violacea* (Ardeidae), volavka třibarevná – *Egretta tricolor* (Ardeidae) a ibis bílý – *Eudocimus albus* (Threskiornithidae) (Post, 1990). Kolonie byla sledována v letech 1975 až 1986, hnízdní úspěch byl sledován v letech 1984 – 1986.

Z pozorovaných let byly nejvlhčejší roky 1983 a 1986 (Bildstein et. al., 1990). V roce 1975 zde hnízdilo 20 000 párů ibise bílého (Post, l.c.). V roce 1983 zde hnízdilo okolo 13 000 ibisů, ale v roce 1985 klesl stav na pouhý 1 000 a v roce 1986 zde hnízdilo jen 388 párů (Bildstein et. al., l.c.). V roce 1985 byl hustota zhruba 115 hnízd na 100 m² a v roce 1986 na stejnou plochu jen 98. Hnízdní úspěch ibise bílého během 3 let rapidně poklesl. V roce 1984 odhadem vyvedlo alespoň jedno mládě ve 26 % z 238 hnízd, v roce 1985 došlo k dramatickému poklesu na 1 % a z 166 hnízd v roce 1986 nebylo úspěšné žádné hnízdo

(Post, l.c.). Kromě ibise proběhl pokles v době výchovy mláďat jen u volavky bílé, u všech ostatních byl problém v době vajec. V letech 1984 a 1985 byly úspěchy volavek srovnatelné s ostatními koloniemi, ale pro ibise nebyl srovnatelný ani rok 1984, ve stejné době měla ibisi kolonie jinde v USA úspěšnost přes 45 % (Post, l.c.). Zajímavé ovšem bylo, že hnízda ostatních ptáků (krom volavky velké) vykazovala úhyny v době vajec, nikoli v době mláďat jako ibis bílý (Post, l.c.). Jiné studie (Bildstein et. al., l.c.) ze stejných let uvádějí poněkud jiná čísla. Liší se především data úmrtí mláďat, nicméně k rapidnímu poklesu dochází stejně. Ukazují, že ztráty na vejcích byly i u ibise obrovské, a to 68 % vajec v roce 1985 a 96 % v 1986. Dále se ukazuje, že v roce 1985 byla řada snůšek opuštěna (dle definice v předchozí kapitole jde o infanticidu). V důsledku predace a opuštění snůšek se v roce 1984 vyklubalo a dožilo vylétnutí 39 % z 390 sledovaných vajec, kdežto v roce 1985 to byla pouhá 3 % z 347 (Bildstein et. al., l.c.).

Za neúspěchem může stát to, že ibisi krmili mláďata z 82 % korýši (z toho asi 75 % tvoří slánovodní krabi a zbytek připadl na raky) zbylou potravu doplňuje z 12 % hmyzem, zejména larvami brouků a nejmenší složku potravy tvoří mořské ryby. Tedy mohlo docházet k úhynům v důsledku zasolení (Post, l.c.).

Dalším faktorem mortality mohla být predace. Ibisí hnízdili na spodku stromů (od 2 do 4 m), na rozdíl od ostatních druhů v kolonii. Takto nízko hnízdili ještě volavky třibarevné, ty ale měly kvalitnější hnízda, umístěná daleko od centra stromů. Ukázala se jasná spojitost mezi přežíváním zejména období ve vejcích a polohou hnízda. Bylo zjištěno, že uložení hnízda pozitivně koreluje s velikostí těla (největší hnízdí nejvýš), a to i tak, že spolu sousedí druhy s podobnou velikostí těla, nicméně densita hnízd neodpovídá densitě stromů (Post, l.c.).



Obrázek 3. 1. 1. Kolonie na Drum Island a Pumpkinseed Island. Převzato z Bildstein et al. (1990)

Ukázalo se, že rok 1984 je z hlediska přežívání ibisů srovnatelný s rokem 1975, nicméně je zajímavé podívat se na to, co se stalo v kolonii v roce 1986, protože v této době nejen ibis vykazovali snížení stavu, což nejspíš souviselo s přemnožením velkých savců na Drum Island. Zároveň

ve vzdálenosti asi 1 km od kolonie nocovaly vrány rybí – *Corvus ossifragus* (Corvidae) a patrně zpredovaly řadu vajec (to by vysvětlovalo, proč u většiny druhů byl takový pokles ve vejcích, a je možné, že k nízko hnízdícím ibisům se nedostaly a na volavku bílou si vzhledem k její velikosti netroufaly. Mláďata ibisů pak mohla padnout za oběť již zmíněným savčím predátorům, jako například mývalu severnímu – *Procyon lotor* (Procyonidae) nebo kočce domácí – *Felis catus* (Felidae) či vačici virginské – *Didelphis virginiana* (Didelphidae), kteří po tlustých větvích obratně šplhají. Podobně se sčítá vliv predace savčích a ptačích predátorů i pěvců např. pěnice černohlavá – *Sylvia atricapilla* (Sylviidae), ale bez videozáznamů není konkrétní predátor identifikovatelný (Weidinger 2007)

Základní rozdíl mezi koloniemi jinde ve Spojených státech a na Drum Island byla patrně predace ze stran savců, vrány jsou jinde též a množství potravy je podobné. Nic méně v roce 1985, kdy byla velká sucha, bylo vidět zdravá a dobře rostlá ibisi mláďata, jak umírají, patrně proto, že rodiče opustili hnízdo, pokud je nebyli schopni uživit.

3. 1. 2. Pozorování na Pumpkinseed Island

Stejně jako Drum Island leží Pumpkinseed Island v zálivech Atlantiku u jižní Karolíny (viz obr. 3. 1. 1.), kde je mírné oceánské klima a kde je úhrn ročních srážek 110 – 130 cm. Kolonie byla sledována v letech 1978 – 1986. Jde o smíšenou kolonii a hnízdí zde prakticky stejné druhy jako na Drum Island.

Mláďata byla krmena především kraby, raky, hmyzem a rybami. Z hnízdiště létalo mnoho ibisů na 6 km vzdálené slanovodní bažiny, kde sbírali kraby, ale zhruba stejné množství létalo na vzdálenější (10 – 40 km) sladkovodní bažiny pro raky.

Na Pumpkinseed Island byla nejmokřejší léta 1978 a 1986. V průběhu prvních 4 let hnízdilo v kolonii okolo 6 až 8 tisíc párů ibisů, v letech 1983 až 1984 náhle vzrostl počet na 13 000 ale v roce 1985 jich zde hnízdilo jen 2 tisíce. V roce 1986 zde opět hnízdilo přes 5 tisíc párů (Bildstein et. al., 1990).

Na Pumpkinseed Island je úspěšnost často snížena přílivovými záplavami v době inkubace vajec, protože ibisi zde hnízdí ve vodních rostlinách. Například v roce 1984 bylo zničeno 42 % vajec a čerstvě vylíhlých snůšek zvýšeným přílivem v polovině května, v roce 1985 bylo zničeno 50 % snůšek podobnými záplavami na začátku května a o rok později bylo na konci května vyplaveno 16 z 30 sledovaných hnízd, kde již byla mláďata ve věku od 3 do 15 dní (Bildstein et. al., l.c.). Dalším významným faktorem zde byla predace vajec i mláďat. V roce 1984 zpredovaly vrány rybí – *Corvus ossifragus* (Corvidae) 8 % (468) ibisích vajec. Na konci sezóny 1985 bylo nalezeno množství hladovějících a žíznících mláďat, která byla patrně opuštěna, v roce 1986 byl tento jev také pozorován, ale v mnohem menší míře, naopak

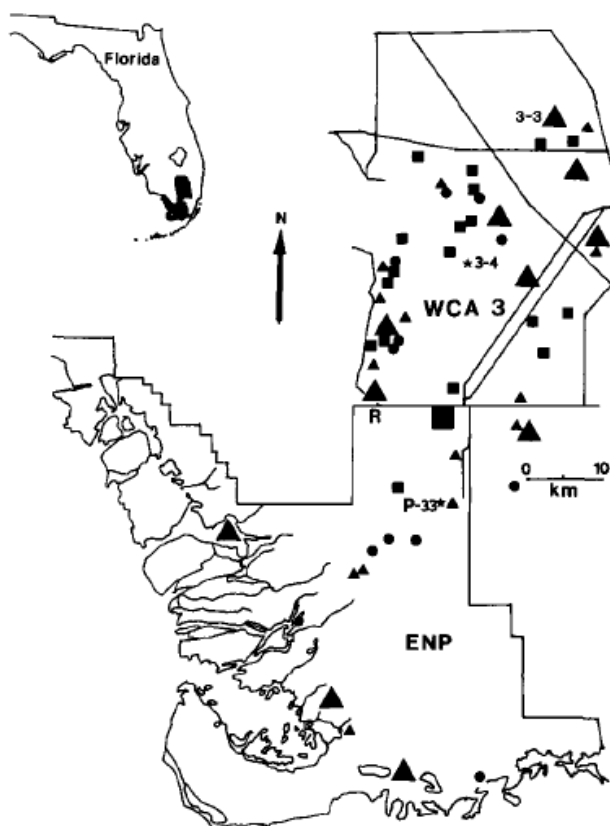
v roce 1984 nebyla nalezena žádná opuštěná hnízda (Bildstein et. al., l.c.). To by se dalo vysvětlit tím, že rodiče ibisů opustí hnízdo, pokud nejsou schopni uživit svá mláďata (Bildstein et. al., l.c.).

V roce 1984, který byl v této lokalitě na srážky také bohatý, byla mláďata krmena raky ještě na přelomu června a července, ale dva následující roky přestali dospělci navštěvovat vzdálené lokality již na konci května, tak se hlavní složkou potravy mláďat stali krabi (Bildstein et. al., l.c.).

3. 1. 2. 3. Pozorování v NP Everglades na Floridě

Frederick and Collopy (1989) zkoumali spojení mezi množstvím povrchové vody, počtem srážek a úspěšností hnízdění u brodivých ptáků hnízdících na sladkovodních bažinách v NP Everglades na Floridě. Zkoumali tento efekt na ibisu bílém – *Eudocimus albus* (Threskiornithidae) a 4 druzích volavek (Ardeidae): volavka bílá – *Ardea alba*, volavka bělostná – *Egretta thula*, volavka třibarevná – *Egretta tricolor* a volavka modrošedá – *Egretta caerulea*. Pozorování probíhalo v hnízdních sezonách (polovina ledna – červenec) v letech 1986 a 1987.

Hnízdiště se nachází v NP Everglades na Floridě, kde je bažina tvořena sítí kanálů



Obrázek 3. 1. 2. Studijní oblast v NP Everglades na Floridě. Převzato z Frederick and Collopy (1989)

a přírodních hrází. Tato síť měla velmi proměnlivou hloubku a různý režim vody. Na lokalitě se dalo najít mnoho smíšených kolonií.

Vzhledem k tomu, že se množství zpředovaných hnízd liší podle stadia vývoje, je zvykem rozdělovat úspěšnost do dvou období – období vajec (někdy děleno na období snášení 0. – 6. den a období inkubace 7. den a až do vylíhnutí) a období mláďat. V tomto výzkumu byla považována za úspěšná ta hnízda, kde se mláďata dožila věku, kdy jsou schopna chodit (14 dní u ibise).

V roce 1986 bylo nalezeno 35 kolonií a o rok později dokonce 46.

Počet hnízd všech druhů byl odhadnut na 8 292 v roce 1986 a na 10 283 v roce 1987. Z toho na ibise připadlo 2 503 hnízd, respektive 4 130 hnízd. Hnízdní úspěch ibise bílého byl v prvním roce 20 % a 48 % v druhé sezóně (Frederick and Collopy, 1989).

I když je někdy těžké rozlišit predaci od opuštění hnízda, zdá se, že ptačí predaci podlehla necelá 2 % snůšek a predací ze strany savců a hadů padlo asi 12 % hnízd, ibisi zde hnízdí na zemi, a tak jsou pro savce dostupnější než kolonie hnízdící na stromech (Shields and Parnell, 1986). Z těchto čísel vyplývá, že nejvíce neúspěchů bylo způsobeno opuštěním hnízda (jednoznačně se to dá poznat, pokud jsou na hnízdě vystydlá vejce nebo mrtvá či skoro mrtvá mláďata). V roce 1986 bylo nalezeno 57,2 % prázdných hnízd a další sezonu jich bylo dokonce 78,1 %. U ibise bílého bylo první sezonu sledováno 245 hnízd, z toho bylo 168 naprosto neúspěšných (68,5 %), druhou sezonu sledovali 227 a z 90 hnízd (39,6%) nevylétlo žádné mládě. Pro opuštěná hnízda bylo typické, že byla opuštěna ve stejnou dobu (a to i mezidruhově ibis bílý a volavka tříbarevná a chvíli po nich i volavka velká) (Frederick and Collopy, l.c.). Šlo o období silných lijáku – v dané době bylo z 30 hnízd 20 opuštěno, naopak v době, kdy nedocházelo k prudkým srážkám, bylo opuštěno jen jedno hnízdo z 27. Také bylo zaznamenáno, že v době před těmito dešti byla mláďata nejčastěji krmena raky, kdyžto v době dešťů rodiče vyvrhovali na hnízdo řídkou potravu, která krom kořisti (nejčastěji hmyz) obsahovala i bahno. V době předcházející dešťům létali rodiče navíc na mnohem kratší vzdálenosti.

U ibise bílého se ukazuje, že čím dřív zahnízdí, tím má větší reprodukční úspěch (ovšem vždy hnízdí až po deštích, které přicházejí na konci zimy). Tím je vystaven pouze lijákům na přelomu červan a července (Frederick and Collopy, l.c.).

Dlouhodobým výzkumem (Kushlan et al., 1975 ex Frederick and Collopy, l.c.) se ukázalo, že v letech s rychlejším nástupem suchého jara zahnízdí víc ibisů (často jsou mláďata schopna výletu v době, kdy začínají letní deště.) Zdá se, že dopad dešťů je nepřímý. Souvisí totiž se zvyšující se hladinou povrchové vody, což je, jak se zdá, limitujícím faktorem pro opuštění hnízda. Rodiče totiž za zvýšeného stavu vody, která je navíc zkalená, nejsou schopni najít dostatek potravy, a tak hnízdo opustí.

3. 1. 2. 4. Důvody rozdílů v počtech hnízdících párů a v úspěšnostech hnízdění

Na obou přímořských lokalitách byly v roce 1984 srážky nad třicetiletým průměrem a v roce 1985 naopak hluboko pod ním, to by vysvětlovalo velký pokles hnízdících párů na obou lokalitách. Rok 1986 byl srážkově mírně nadprůměrný na Pumpkinseed Island a na Drum Island byl naopak mírně podprůměrný, což opět koreluje se zvýšením/snížením počtu hnízdících párů na daných lokalitách. Na Pumpkinseed Island se během 8 let sledování

ukázalo, že pokud je vlhká sezóna, tak zde hnízdí větší množství ibisů než v suché sezoně a kolísání srážek v období před hnízděním vysvětluje 70% rozdílů v meziročních počtech hnízdících párů (Bildstein et. al., 1990).

Pokud však je dost raků do doby, než mláďata vylétnou, je v zásadě vyhráno, protože vylétnutá mláďata již mohou žrát kraby, poněvaž si jsou schopna sama obstarat dostatek pitné vody. Tyto domněnky potvrdil i rok 1985, kdy někteří zahnízdivší rodiče krmili svá mláďata v zásadě pouze kraby. Mláďata pak vypadala špatně a byla letargická, a tak slábla i rodičovská péče, v důsledku čehož mnoho mláďat umřelo (Bildstein et. al., l.c.). Mnoho hnízd bylo patrně z těchto příčin opuštěno. I přes výše popsané výkyvy jsou kolonie na pobřeží (pro ibise bílého typické) stabilnější než ve vnitrozemí (některé výše popsané druhy ibisů), kde i krátkodobé sucho může způsobit problémy (akutní nedostatek potravy). Pobřežní kolonie mají problémy pouze u déle trvajícího sucha, protože nemají dostatek sladké vody pro potomky.

Stejnou politiku praktikují i ibisi rudí hnízdící v mangrovech na Trinidadu, dospělci se často stravují v brakických vodách, ale v době hnízdění odlétají do vnitrozemí, kde shánějí sladkovodní potravu pro svá mláďata. Toto stejné chování dospělců podporuje myšlenku, že ibis bílý a rudý jsou pouze dvě ustálené barevné morfy jednoho druhu (Bildstein et. al., l.c.).

V NP Everglades na Floridě byly výsledky zcela opačné, ve vlhkých a deštivých sezónách bylo množství hnízdících ibisů menší a ztráty větší. Je to dáno tím, že stejně jako v jižní Karolině má na opuštění hnízda vliv dostupnost potravy, která se v době vysokých deštivých srážek v bažinatých oblastech snižuje. V době sucha jsou totiž raci, kteří tvoří největší část potravy ibisů, koncentrováni ve zbytkové vodě, a tak se stanou snadnou kořistí (Frederick and Collopy, 1989). V momentě, kdy začne pršet, raci se rozptýlí a pro ibisi je těžké sehnat dost potravy, a proto začnou létat dál, do sušších oblastí, ne vždy to ale stačí, aby mláďata uživil, a tak se snadno stane, že je hnízdo opuštěno (Frederick and Collopy, l.c.).

Oba sledované roky (1986 a 1987) patřily na floridské poměry k vlhkostně nadprůměrným s pomalým nástupem jara, nebyl tedy vybrán vzorek typický pro tuto oblast. I když byly oba roky srážkově nadprůměrné, v druhém roce přišla jarní sucha o trochu dřív a v zimě méně přišlo (o to silnější byly deště v létě), tento malý rozdíl se odrazil ve více jak dvojnásobné úspěšnosti hnízdění ibisů (Frederick and Collopy, l.c.).

V rámci ibisovitých – Threskiornithidae je vliv srážek na hnízdění velmi důležitý faktor, i když na každý druh působí trochu jinak a s jinou intenzitou. Bylo dokázáno, že množství srážek má vliv na velikost snůšky u afrických ibisů skalních – *Geronticus eremita* (Robin, 1973 ex a ibisů jihoafrických – *Geronticus calvus* (Manry, 1985 ex Bildstein et. al.,

l.c.). Zároveň se v období sucha častěji stává, že rodiče opustí mláďata a de facto je odsoudí k smrti hladem (Robin, 1973, Manry, 1985 ex Bildstein et. al., l.c.). Poněkud racionálněji se chovají ibisi posvátní – *Threskiornis aethiopicus*, kteří hnízdí jen po deštivých sezónách (Urban, 1974, ex Bildstein et. al., l.c.). Australské druhy ibisů – ibis žlutokrký – *Threskiornis spinicollis*, ibis australský – *Threskiornis molucca* a ibis hnědý – *Plegadis falcinellus* – praktikují kočovné hnízdění, tedy nevracejí se na stejné místo, ale každý rok vyhledávají místa s co největším množstvím vody a srážek (Carrick, 1962; Waterman et al., 1971; Woodall 1985 ex Bildstein et. al., l.c.), podobně se chová i ibis americký – *Plegadis chihi* (Ryder, 1967 ex Bildstein et. al., l.c.). Ibis rudý – *Eudocimus ruber* hnízdí na Surinamu a Trinidadu pouze v době dešťů (Snow and Snow, 1964 ex Bildstein et. al., l.c.). Kushlan (1976) ukázal, že vliv na množství hnízdících ibisů bílých je veliký i na Floridě, kde v suchých letech hnízdilo až pětaticetkrát méně ibisů než v deštivých rocích, na Floridě je to dáno nejspíše tím, že v době dešťů jsou zde zaplaveny obrovské plochy, na kterých je hloubka okolo 25 cm, kde mohou ibisi snadno získávat potravu (Kushlan, 1976 ex Bildstein et. al., l.c.).

Z pozorování v jižní Karolině vyplývají podobné výsledky ve vlhkém období, jako byl rok 1984, ptáci ochotně létali velké vzdálenosti do vnitrozemí pro raky, ale v době sucha (1985 a 1986) zalezli raci do substrátu a pro ibisy byli nepřístupní. To mělo vliv i na opouštění hnízd pro nedostatek potravy. Tedy toto pozorování společně s výsledky z Floridy ukazují, že největší část mláděcí potravy obvykle tvoří právě sladkovodní raci a většina ibisů není schopna úspěšně vyhnízdit pouze pomocí krabů.

Tabulka 3. 1. 2. ukazuje procento úspěšných hnízd na jednotlivých lokalitách. Z Battery Island známe data jen do 10. dne mláďat, a tak se v procentu úspěchů neprojeví pozdější vlivy na přežití zejména infanticida.

Lokalita	Rok	Procento úspěšných hnízd	Největší vliv na neúspěch
Drumm Island	1984	39,2%	predace a infanticida
	1985	2,9%	predace a infanticida
	1986	0,0%	predace
Pumpkinseed Island	1984	neznáme přesně méně jak 40%	záplavy
	1985	neznáme přesně méně jak 30%	záplavy a infanticida
	1986	neznáme přesně méně jak 30%	záplavy
Everglades	1986	31,5%	Infanticida
	1987	60,4%	Infanticida
Battery island *	1983	54,9%	predace
	1984	43,1%	predace

Tabulka 3. 1. 2. Ukazuje procento úspěšných hnízd ibise bílého, z nichž vylétlo alespoň jedno mládě na jednotlivých lokalitách. Data převzata z Post (1990); Bildstein (1990); Frederick and Collopy (1989); Shields and Parnell (1986)

3. 1. 2. 5. Vliv predace vajec na úspěšnost hnízdění

Nejčastějšími ptačími predátory vajec jsou vrány – *Corvus*. Ty jsou známé tím, že rády kradou ptačí vejce. Pokud vidí nehlídané hnízdo s vejci, přilétnou a nejméně jedno vejce sežerou na místě nebo ukradnou. Navíc mají ve zvyku se vracet na místo, kde našly předchozí vejce, a tak mohou být velmi nebezpečné pro koloniálně hnízdící ptáky, zejména pak pro brodivé, kteří nevykazují žádný mobing ani jiné anti-predační strategie.

Allen-Grimes (1982) studovala hnízdní úspěch kolonie na Battery Island a zjistila, že počet vylétnuvších mláďat je výrazně menší než v koloniích na Floridě, tato nerovnost byla způsobena větší ztrátou vajec.

Shields and Parnell (1986) v těchto zkoumání pokračovali. Pozorování probíhalo v hnízdních sezonách (od dubna do srpna) v letech 1983 až 1984. Na Battery Island leží nejseverněji položená velká (více jak 100 hnízdicích párů) kolonie ibisů bílých. Tento ostrov má rozlohu 40 ha a z větší části je tvořen slanisky. Jsou zde dvě oblasti s dřevinami (jde především o křoviny a malé stromy) – na jižní a větší z nich hnízdí ibisi. Společně s nimi tuto oblast obývají i volavky bílé – *Ardea alba* (Ardeidae), volavka rusohlavá – *Bubulcus ibis* (Ardeidae), volavka bělostná – *Egretta thula* (Ardeidae), volavka třibarevná – *Egretta tricolor* (Ardeidae), volavka modrošedá – *Egretta caerulea* (Ardeidae), volavka proměnlivá – *Butorides striatus* (Ardeidae), ibis hnědý – *Plegadis falcinellus* (Threskiornithidae) a kvakoš noční – *Nycticorax nycticorax* (Ardeidae). Ibis bílý zde byl ale převládajícím druhem (4 849 hnízd, na ostatní druhy připadlo 852 hnízd). Přímo v kolonii taky hnízdilo několik párů vran rybích – *Corvus ossifragus* (Corvidae), mezi další potenciální predátory vajec patří kvakoš noční – *Nycticorax nycticorax* (Ardeidae), vlhovec člunoocasy – *Quiscalus major* (Icteridae), potkan – *Rattus norvegicus* (Muridae), a užovka černá – *Elaphe obsoleta quadrivittata* a užovka červená *Elaphe guttata guttata* (Colubridae) (Shields and Parnell, 1986).

V rámci vybraných lokalit, byla označena všechna hnízda a vejce v nich (s výjimkou nejvýše položených hnízd, do kterých by se výzkumníci nedostali, aniž by poškodili jiná hnízda). Výzkumníci sbírali ze země rozbité skořápky a zjišťovali, které z nich jevíly známky napadení vránou, které byly vyhozeny po vyklubání mláďete a které spadly. V roce 1983 bylo označeno 694 vajec z 262 hnízd a v roce 1984 bylo v 493 hnízdech označeno 1 213 vajec. Zjistili, že predace má na svědomí většinu ztrát vajec a to 223 (32.1%) vajec v prvním roce a 538 (44.3%) vajec v druhém roce sledování. Pro srovnání v roce 1983 pouhých 8 vajec bylo opuštěno a stejný počet vajec zmizel z nezjištěných příčin, 2 vejce byla prázdná a 43 vajec se z nezjištěných příčin přes úspěšnou inkubaci nevyklíhlo a v roce 1984 byla opuštěna 4 vejce, 8 vajec bylo prázdných, 6 jich bylo rozšlapáno vlivem slabé skořápky, 1 spadlo a 1 bylo příliš

malé a dalších 59 se nevylíhlo (Shields and Parnell, l.c.). Tedy z jiných příčin než je predace bylo zničeno nebo nedošlo k vylíhnutí 8,9 % v roce 1983 a 6,6 % v roce 1984.

Většina zpredovaných vajec nesla stopy po útoku vránou rybí, při sledování nebyl spatřen žádný jiný ptačí predátor při likvidaci vajec, užovka byla vidět po oba roky jen jednou a efekt potkanů na predaci není znám.

Vrány vzaly vejce ze 100 (38,2 %) snůšek v roce 1983 a z 244 (49,5 %) snůšek v roce 1984. Všechna vejce zmizela v 89 (89,0 %) snůškách, respektive v 231 (94,7 %) v roce 1984. Ukradení všech vajec ze snůšky je pro vrány typické (Rearden, 1951 ex Shields and Parnell, 1986). Vrány měly na svědomí 97,3% ze všech ztrát celých snůšek v hnízdní sezoně 1983 a 99.1% v roce 1984 (Shields and Parnell, 1986).

V roce 1984 bylo v kolonii pozorováno 14 dospělých vran, ale pouze 6 hnízd, soudí se tedy, že zbylé 2 vrány byly buď helpři nebo nehnízdící dospělci. Tento předpoklad vychází z toho, že nebyly pozorovány přelety vran mezi jižní a severní kolonii a u jednoho hnízda vran byli často vidět 3 dospělci. Vrány obecně snášejí helpry, ale většinou jsou dost nepřátelské k vranám, které přilétají k jejich hnízdišti a lovišti odjinud. Počet zpredovaných hnízd se zmenšoval se vzdáleností od hnízd vran, což odpovídá trendu, který byl popsán u krkavcovitých – Corvidae mnohokrát (Jones and Hungerford 1972, Loman and Göransson 1978 ex Shields and Parnell, 1986).

V obou sezonách hnízdily vrány ve stejné oblasti a lokality s nejvíce zasaženými hnízdy ibisů se také shodovaly. Naopak se neukázal žádný vztah mezi predací a typem území, na kterém ibisi hnízdí – na nejvíce a na nejméně postižených lokalitách byl terén prakticky totožný. Naopak se podařilo potvrdit, že k větší predaci dochází během prvních dvou týdnů inkubace, je to nejspíše dáno tím, že rodiče mnohem méně opouštějí hnízdo, když se blíží vylíhnutí vajec. To bylo pozorováno i v reakcích na člověka (Shields and Parnell, l.c.), v prvních dvou týdnech opouštěli ptáci hnízdo již v době, když byli vědci vzdáleni 15 m, zatímco v třetím týdnu vzlétly z hnízda, až když byli lidé necelých 5 m od nich, a navíc v se této době vzdalovali méně (Shields and Parnell, l.c.).

Rozdíl mezi lety mohla způsobit větší hustota ibisích hnízd na sledované lokalitě, jak říkají dřívější studie (Tinbergen et al. 1967, Montevecchi 1977 ex Shields and Parnell, 1986), úspěšnost predace roste s hustotou kořisti.

Dále ještě byla sledována úspěšnost do 10. dne života – v roce 1983 z vylíhlých vajec do 10. dne přežilo 88,8 % mláďata a v roce 1984 to bylo 86,3 %. A vzhledem, k tomu že z pozorování z jiných kolonií (Bildstein et. al., 1990) vyplývá, že k ztrátám dochází nejvíce

právě v této časné době, pak je jasné, že predace vajec má v této kolonii největší dopad na reprodukční úspěch ibisů.

3. 1. 3. Vliv behaviorálních faktorů na hnízdní úspěšnost

Z výše popsaných behaviorálních faktorů nebyla nikdy u ibise bílého pozorována siblicida ani výběrová infanticida. Naopak jako důsledek nedostatku potravy se poměrně často vyskytuje infanticida. A vnitrodruhová predace je stejně jako hnízdní parazitizmus jen ojedinělá.

3. 1. 3. 1. Hnízdní parazitizmus

Frederick a Shields (1986) pozorovali po 2 roky za sebou 2 kolonie ibisů bílých. Zjistili, že ibisi většinou snášejí vejce ob den, a tak za parazitizmus bylo považováno: 1) když bylo sneseno více jak 1 vejce během 24 hodin, 2) když přibyla vejce ve dvou po sobě jdoucích dnech a 3) když přibyla vejce k již hotové snůšce. Stejným způsobem byly prováděny i výzkumy hnízdního parazitizmu na volavkovitých – Ardeidae (Gonzales-Martin and Riuz, 1996). V 1. kolonii bylo v prvním roce zaznamenáno 2 případy 3. typu z 262 pozorovaných hnízd a o rok později se tento typ vyskytl šestkrát v 493 pozorovaných hnízdech, žádné z těchto mláďat nevyklétlo (vajíčka byla zničena, nebo se nevyklíhla, protože je dospělci po vyklubání svých vajec přestali inkubovat). V 2. kolonii bylo v prvním roce sledováno 42 hnízd, v nich byl pozorován jeden případ, kdy se objevila v hníždě 2 vejce během jednoho dne. Druhý rok bylo pozorováno 71 hnízd a ve dvou hnízdech byl zaznamenán 1. a 2. typ parazitizmu. U takto vyklíhlých mláďat nebyla pozorována žádná změna chování rodičů vůči nim. Tato velmi nízká čísla ukazují, že ibis bílý není druh s rozšířeným hnízdním parazitizmem, a tak ani nemají rodiče vypracovaný typ chování, který by se hnízdnímu parazitizmu bránil. Jsou zlikvidována jen ta vejce, která se objeví až po ukončení nůšky (Frederick and Shields, 1986).

3. 1. 3. 2. Vnitrodruhové ničení snůšek

Frederick (1986) pozoroval v letech 1980 – 1984 kolonii ve Winyah Bay. V trsech sítiny – *Juncus roemariunus* zde pravidelně hnízdí 6 až 12 tisíc párů ibise bílého. Občas jsou hnízda zničena vysokým přílivem. Celkem bylo pozorováno 134 hnízd, z toho 8 bylo napadeno jiným párem.

Scénář bojů byl vždy podobný: agresivní pár, který si postavil hnízdo v blízkosti, bez varování zaútočil na hnízdo, kde byla osamocená samice a již seděla na vejcích. Všechny útoky začala samice, a teprve potom byla následována svým partnerem. Klovali původní majitelku do hlavy, krku, zad a křídel. Velmi často byly klovanice silné a způsobovaly

podlitiny i tržné rány, útočníci také velmi často původní samici vytrhávali obrysové peří. Místní samice se nikdy útokům nebránily, lehli si na břicho, rozprostřeli se přes vejce a schovali hlavu pod křídlo. Jen velmi výjimečně (a až po delším útoku) se samice pokusila do útočnicků zespoda klovat. Boje většinou trvaly od 15 do 30 minut, v jednom případě upadla napadená samice po víc jak půlhodinovém boji do bezvědomí. Ve všech případech se během boje vrátil partner první samice a pak se vedl boj samec proti samci a samice proti samici. V pěti případech byly samice donuceny hnízdo opustit (Frederick, l.c.).

Pokud samice hnízdo opustila, útočnice probodla vejce zobákem a vyhodila je z hnízda, pár pak většinou přeskupil hnízdní materiál a ve dvou případech do 10 minut po útoku kopuloval.

Toto chování je špatně vysvětlitelné, protože v pěti případech bylo hnízdo útočnicků výš a tudíž nemohlo jít o boj o místo chráněnější před přílivem. Ve všech případech byla hnízda útočnicků hotová a připravená pro snesení vajec. Jedna z možností je také, že někdo z páru byl neplodný (jeden pár se pářil 9 dní před útokem, což je obvyklá doba, která předchází snášení vajec) (Frederick, l.c.). Jednou z možností je, že si páry snažily zvýšit vlastní fitness tím, že zabily jiná mláďata, podobně jako to dělá racek stříbřitý – *Larus argentatus* (Laridae) (Pierotti, 1980). Nicméně páry nikdy neútočily na víc hnízd, a tak zničení pouze jedné snůšky v tak velké kolonii by nehrálo žádnou roli, proti této teorii mluví i fakt, že kdyby šlo pouze o zničení vajec, neměli by tendenci hnízdo obsadit.

Nicméně jde o jev poměrně neobvyklý a u ibisů hnízdících na stromech nebyl pozorován vůbec. (Bildstein et al., 1990)

3. 1. 3. 3. *Infanticida*

Z pozorování z jednotlivých míst, která byla popsána výše, jednoznačně vyplývá, že ibisi bílí opouštějí svá mláďata v případě, že jim nejsou schopni poskytnout dostatek kvalitní potravy. (Frederick and Collopy, 1989; Bildstein et al., 1990; Post, 1990). A to nejen v případě, že jsou mláďata v důsledku zasolení letargická, na Floridě (Frederick and Collopy, l.c.) našli řadu hnízd, kde byla mláďata dobře rostlá a umírala v důsledku opuštění.

Žádné jiné případy infanticidy (přímé zabití, či opuštění vajec) nebyly u ibise pozorovány. Tedy nejde zcela jasně tvrdit, že jde o behaviorální faktor, protože v případě, že by rodiče hnízdo neopustili a snažili by se mláďata nakrmit buď výhradně kraby (pobřežní kolonie), nebo by mláďatům dodávali malé množství potravy (kolonie na sladkovodních bažinách), tak by mláďata s největší pravděpodobností zemřela stejně na zasolení nebo na vyhladovění.

3. 2. Ibis rudý – *Eudocimus ruber*

Ibis rudý – *Eudocimus ruber* (Threskiornithidae) hnízdí od severu Latinské Ameriky po jih Brazílie. Jde o koloniálně hnízdícího ptáka. Hnízdí jak na sladkovodních, tak i na slanovodních biotopech.

3. 2. 1. Potravní návyky

Vzhledem k různým typům hnízdišť se zdá, že se mění i potravní návyky ibise rudého. Na travnatých pláních se studiem žaludků ukázalo, že ibisi rudí vykazovali jen malé sezónní rozdíly (Aguilera et al., 1993). Největší část jejich potravy tvoří hmyz, především dvě čeledi brouků – *Coleoptera* (až 95 %) a to vrubounovití – *Scarabaeidae* a střevlíkovití – *Carabidae*, ibisi dávají přednost vodním zástupcům. V období dešťů tvořil potravu v zásadě výhradně *Dyscinetus dubius*. V obdobích sucha tvořily druhou největší část kořisti ploštice – *Heteroptera* a třetí (10 %) připadá na dvoukřídle – *Diptera*. Zbytek připadá na různé druhy pavouků, krabů rodu – *Dilocarcinus dentatus* a na vodní plže – *Gastropoda* a mlže – *Bivalvia* (Aguilera et al., l.c.).

Ukazuje se, že je to velký rozdíl oproti tomu, co požívají ibisi rudí v přímořských lokalitách, kde často i více jak 90 % potravy tvoří krabi, zejména rody *Uca* a *Ucides* a měkkýši – *Mollusco* (French and Haverschmidt 1970 ex Aguilera et al., l.c.; Martinez and Rodrigues, 1999; Martinez, 2004). I když jiné studie prováděné na Trinidadu (Bildstein et al., 1990) ukazují, že dospělci ibisů rudých se často stravují v brakických vodách, ale v době hnízdění odlétají do vnitrozemí, kde shánějí sladkovodní potravu pro svá mláďata. Zdá se, že rozhodující by mohla být podobně jako u ibisů bílých dostupnost sladké vody na hnízdišti.

3. 2. 2. Hnízdní úspěšnost v závislosti na environmentálních faktorech

3. 2. 2. 1. Pozorování na jihu Brazílie

Ibis rudý hnízdí v mangrovovém porostu během období dešťů (říjen až březen), kde se v kolonii nejdříve svedou boje o hnízda. Ibisí zde obvykle kladou 2 vejce, občas se najdou snůšky trojvejčné a velmi zřídka se nacházejí i 4 vejce na jednom hnízdě. Tato kolonie je smíšená, žije zde ještě několik druhů volavek, ale ibisi rudí jsou zde stěžejním druhem (Olmos et al., 2001). Ibisí mláďata zůstávají na hnízdě zhruba do 22. dne života, kdy jsou shromážděni v jeslích.

Je zajímavé, že nikdy nejsou hnízdní stromy z prvního hnízdění využívány znovu pro další hnízdění během jedné sezony. Na hnízdních stromech je vždycky více hnízd, klasicky je zde koule o průměru 1,8 m, v níž jsou hnízda 4 párů, ale hustota koulí je větší v 2. hnízdění.

Velmi zajímavé je společenskost (blízkost hnízd je veliká) a synchronizace kladení vajec u celé kolonie, ale především u blízkých sousedů (většinou se mláďata ve všech 4 hnízdech líhnou najednou). Patrně jde o antipredační strategii, čím víc nás je tu najednou, tím menší je pravděpodobnost, že budou sežráni právě moji potomci. Podobné chování bylo popsáno i u ibise bílého (Shields et. al., 1987). Zmenšení druhé snůšky je popsáno u řady jiných vodních ptáků. Zdá se, že do hnízd, kde byla 4 a více vajec, kladlo více samic najednou, takovéto chování bylo popsáno i z jiných kolonií ibisů rudých (Hass 1996 ex Olmos et al, l.c.) i u severoamerického ibise bílého (Frederick 1986).

Ve studii (Olmos et al, l.c.) rozlišili 5 důvodů úmrtí mláďat nebo zničení vajec: 1) predace, 2) spadnutí – kdy celé hnízdo spadlo na zem, 3) opuštění rodiči, 4) rozbití vajec, z důvodů příliš slabé skořápky a 5) boj, při kterém jedno z mláďat bylo zabito nebo vypadlo z hnízda.

První ibisi přelétají do kolonie okolo poloviny září, kdy začíná období dešťů. Hnízda jsou postavena ke konci října a v tutéž dobu začínají samice snášet. Pak následuje 21 – 23 dnů trvající inkubace. Mláďata se líhla od 27. listopadu do 5. prosince, nejvíc se jich vylíhlo 30. 11. Mláďata se líhnou s drápkem na křídle, který jim vydrží zhruba do tří týdnů, je to zřejmě uzpůsobení pro to, aby mládě mohlo lézt po větvích. Okolo 30. dne života si mláďata jsou schopna již lovit potravu. V prvním týdnu ledna začíná nové hnízdění a samice snášejí druhou snůšku. Z tohoto hnízdění bylo označeno 100 hnízd. 22. ledna se vylíhlo první mládě, většina se však vylíhla až 25 ledna. 12. února byla naposledy vidět nejmladší mláďata z prvního hnízdění a přibylo dalších 11 hnízd, o 3 dny později již byla všechna hnízda (16) hotová, a ve všech byla nejméně dvě vejce. Z těchto pozdních hnízd se vylíhla mláďata jen v jednom případě a krátce poté byla zpredována (Olmos et al, l.c.).

Během první vlny hnízdění byla v 53 % hnízd 3 vejce, v druhé vlně množství větších snůšek pokleslo na 22 % a ve třetím jich bylo 30 %, po provedení chí-kvadrát testu vidíme, že v první vlně je signifikantně větší množství velkých snůšek ($\chi^2_2 = 19.7$, $P < 0.0001$), ale v podstatě není rozdíl mezi druhou a třetí vlnou ($\chi^2_2 = 5,61$). Byla pozorována tři čtyřčlenná hnízda a jedno, v kterém bylo dokonce 6 vajec, úspěch mělo jen jedno z čtyřčlenných hnízd poté, co 2 mláďata uhynula. V první vlně byly o něco úspěšnější trojčlenná hnízda (51 %) než dvojvaječná (34 %), v druhé vlně nebyl žádný statisticky významný rozdíl mezi dvoj a trojvaječnými snůškami (32 % versus 28 %), ale v celkovém úhrnu byla první vlna hnízdění úspěšnější než druhá. V prvním hnízdění bylo úspěšných 41 % hnízd, kdežto v druhém jen

23 %. Na počet mlád'at z první vlny vylétlo 27,5 % (67 z 243) a z druhého hnízdění 16,5 % (34 z 205) (Olmos et al, l.c.).

V prvním hnízdění 72 % neúspěchů bylo způsobeno v době inkubace vajec, nicméně většina problémů přišla až po vyklubání prvních mlád'at. Nejvíce (75 %) z neúspěšných hnízd bylo zpredováno (necelá třetina již s mlád'aty), 19 % spadlo (na většině z nich byly vejce) v důsledku větru či bouře a pouze 5 % bylo opuštěno (všechny v době, kdy na hnízdě byla pouze vejce). V jednom případě byl pozorován pád hnízda v důsledku boje dvou dospělých samců.

V druhém hnízdění již klesal počet mlád'at rovnoměrně, nebylo zde klidné období na začátku inkubace. Největší ztráty byly způsobeny letními bouřkami, přes 58 % všech neúspěšných hnízd spadlo právě v jejich důsledku, 27 % jich padlo na vrub predátorům (ale jen v jednom byla mlád'ata), 13 % z neúspěšných hnízd bylo opuštěno (jak s vejci tak i s mlád'aty), ale všechna tato hnízda byla na kraji kolonie. U jednoho hnízda byla rozbitá vejce, nejspíš v důsledku příliš slabé skořápky.

V třetí vlně, která byla úplně neúspěšná, byl vývoj odlišný, Z 16 hnízd bylo 10 zpredováno, 2 spadla a 3 byla opuštěna poté, co kolonii opustila mlád'ata z druhé vlny se svými rodiči, pouze u jednoho hnízda se mlád'ata vylíhla, ale záhy zmizela.

Podivný klid na začátku prvního líhnutí může být způsoben tím, že predátorům trvalo déle, než našli kolonii, tomu nasvědčuje i to, že v první vlně měla nejvíce neúspěchů na svědomí predace (Olmos et al, l.c.).

Mezi predátory vajec prokazatelně patřil chřástal guyanský – *Aramides cajanea* (Rallidae), za úhynem mlád'at v hnízdech stál často sokol stěhovavý – *Falco peregrinus* (Falconidae) a naopak káně Harrisova – *Parabuteo unicinctus* (Accipitridae) páslo po mladých ibisech, kteří právě opustili hnízdo (Olmos et al, l.c.).

Co se týče velikosti snůšky, zdá se, že je u ibise rudého poměrně proměnlivá, z řady kolonii nejsou známy žádné záznamy trojvaječných snůšek (Hass, 1996 ex Olmos et al, l.c.; Martinez a Rodrigues, 1999), na Trinidadu, dokud tam ibisi hnízdili byl naopak neobvyklý jiný počet vajec ve snůšce (Haverschmidt, 1970 ex Olmos et al, l.c.). A kolonie v Illanos vykazuje stejné výsledky jako tato jihobrazilská kolonie (Weiringen, 1990 ex Olmos et al, l.c.).

Společným znakem ibisů bílých a rudých spočívá v tom, že největší neúspěšnost hnízd je způsobena ztrátou vajec (Post 1990).

3. 2. 2. 2. Pozorování na Cujal Island

Cajal Island leží na severu Brazílie, ibisi rudí zde hnízili v mangrovech, kde byla i vysoká hustota krabů z rodů *Uca* a *Ucides* (Martinez and Rodrigues, 1999). Bylo zjištěno, že ibisi si staví hnízda na mangrovech ve výšce 5 až 12 m.

Kolonie byla sledována (Martinez and Rodrigues, l.c.) po pět let (1992 – 1997, mimo roku 1995). Počty hnízdících párů byly odhadovány počítáním ve čtvercích, a na roky to vychází takto: 2000 páru v roce 1992, 2500 v 1993, 3000 v 1994, 3400 v 1996 a 2500 v 1997. Tady prvních 5 let rostl počet hnízdících párů, nikoli však kolonie, ve všech letech bylo napočítáno asi 6000 – 7000 dospělců. Hnízdění sezona probíhá od února do září, a v každém měsíci je jiný počet hnízd. Nejvíce ptáku hnízdí v květnu a naopak nejméně hnízd bylo napočítáno na začátku a na konci sezony. To je dáno tím, že v květnu ještě hnízdí ptáci z první vlny a zároveň už začíná vlna druhá.

Bylo pozorováno 97 hnízd, dohromady zde bylo 191 vajec, z nich se vylíhla necelá polovina – 94. Ze všech vylíhlých mláďat (94) se dožilo vylétnutí skoro 2/3 tedy 59 mláďat. Z 65 (69 %) hnízd nevylétělo žádné mládě, z čehož 46 selhalo již během inkubace vajec. Ze všech hnízd bylo jen 8 hnízd opuštěno, 9 zpredováno, u 12 hnízd zmizela snůška po bouři a u zbylých 36 příčinu neúspěchu neznáme, nicméně u řady hnízd se předpokládá, že mohla padnout za oběť lidem (Martinez and Rodrigues, l.c.).

Ibisi obvykle kladou dvě vejce, jen ve třech hnízdech bylo pozorováno jedno vejce,



Obrázek 3. 2. 1. umístění Cujal Island v Brazílii. Převzato z Martinez and Rodrigues, 1999

ovšem dvě z nich byla opuštěna a třetí mládě zemřelo po vylíhnutí. Tedy nelze porovnávat úspěšnost jedno a dvojvaječných snůšek.

Bylo zjištěno, že strava mláďata je tvořena prakticky výhradně kraby (99,7 %). A tedy není divu, že zde nedochází k drastickým rozdílům v počtu hnízdících párů v suchých a deštivých

rocích, jako je tomu u ibise bílého.

Ibisi nikdy nesnesli více jak dvě vejce a z úspěšných hnízd vylétl skoro vždy stejný počet mláďat jako ten, který se vylíhnul, tím se ibisi liší od řady jiných zástupců brodivých, kde dochází k redukci mláďete (častá siblicida).

Na Cajual Island nebyly zaznamenány skoro žádné rozdíly v líhnutí – jde tedy o synchronní líhnutí a nezdá se, že by docházelo k bojům mezi mláďaty. Je to v souladu s teorií, kterou formulovali Mock and Forbes (1994).

Jde o strategie přežití mláďat „*Brood-survival strategy*“, která se rodičům vyplatí, pokud převažují roky hojnosti nad obdobím nedostatku, což ovšem je přesně případ kolonie na Cajual Island, protože ibisi, kteří hnízdí v mangrovách a loví kraby, mají jen malou pravděpodobnost, že by měli nedostatek potravy.

Studie z jiných míst ukazují větší počet mláďat ve snůšce, může to být gradientem zeměpisné šířky, který byl popsán i u jiných druhů ptáků (Kushlan, 1977 ex Martinez and Rodrigues, l.c.). Cajual Island leží na 2° jižní šířky.

Mortalita zejména vajec je na Cajual Island obrovská, zdá se, že hlavní nevýhodou jsou otevřená hnízda, která jednak mohou být snadno zničena bouřemi a jednak jsou často drancována lidmi, což je v tomto případě asi nejčastější důvod neúspěchu. Je pravděpodobné, že pokud nebude zamezeno vlivům člověka na úspěšnost hnízdění, mohl by ibis rudý na Cajual Island vyhynout, stejně jako vyhynul v jiných částech Brazílie. Bohužel stejný závěr o úspěšnosti i příčinách nezdaru mají studie z dalších kolonií (Marcondes-Machado and Monteiro Filho 1989 ex Martinez and Rodrigues, l.c.).

Tabulka 3. 2. 1. ukazuje procento úspěšných hnízd na jednotlivých lokalitách a nejčastější příčiny neúspěchu.

Lokalita	Hnízdní sezóna	Procento úspěšných hnízd	Největší vliv na neúspěch
Jižní Brazílie	listopad 1996	41,0%	predace
	leden 1997	23,0%	vítr
	březen 1997	0,0%	predace
Cajual Island	1995	31,0%	zřejmě vliv člověka

Tabulka 3. 1. 2. Ukazuje procento úspěšných hnízd ibise rudého, z nichž vylétlo alespoň jedno mláďe, na jednotlivých lokalitách. Data převzata z Olmos et al. (2001); Martinez and Rodrigues (1999)

3. 2. 3. Vliv behaviorálních faktorů na hnízdní úspěšnost

Siblicida nebyla u tohoto druhu prokázána. Hnízdní parazitizmus se u ibisů nestudoval. A o infanticidě víme jen velmi málo. Z pozorování v jižní Brazílii je jasné, že některá hnízda byla rodiči opuštěna – infanticida, ale bohužel nebyly zjišťovány příčiny. A tak o behaviorálních faktorech a jejich vlivu na mortalitu mláďat nejsme schopni v podstatě nic přesného říci.

3. 3. Volavčík člunozobý – *Cochlerius cochlerius*

Volavčík člunozobý – *Cochlerius cochlerius* bývá občas zařazován do samostatné čeledi volavčikovité pro svůj podivný zobák. Ale zdá se, že je to pouze adaptace na způsob příjmu potravy, a tak bývá volavčík zařazován do volavkovitých – *Ardeidae* a dle stromu Mc Carken and Sheldom 1998 založeném na osteologických znacích je hned za kvakošem nočníim (Sheldom et al., 2000). V jiných stromech Sheldom 1978 podle DNA-hybridizace a Sheldom 2000 na základě molekulárních znaku na citochromu b je umístěn na bázi volavkovitých (Sheldom et al., l.c.). Volavčíci obývají mangrovové porosty Latinské Ameriky od Mexika až po jižní Brazílii. Mají striktně noční aktivitu, a proto se o jejich etologii příliš neví.

3. 3. 1. Potravní návyky

V období dešťů (od července do srpna), tedy v době, kdy volavčíci hnízdí, bylo zkoumáno (Mock, 1975) 13 žaludků dospělců a pro srovnání taky 8 žaludku kvakoše žlutočelého, který hnízdil a krmil se na stejné lokalitě. V žaludcích volavčíků byly nalezeny jen 4 typy kořisti a to garnát – *Litopenaeus vannamei* (Penaeidae), kreveta – *Rhynchocinetes* (Decapoda), hlaváčovitá ryba – *Gobinellus microdon* (Gobiidae) a hlaváčkovitá ryba – *Dormitator latifrons* (Eleotridae). V 11 žaludcích bylo navíc nalezeno okolo 1 – 7 ml bahna. Veškerá kořist měří od 60 – 95 mm, což jsou asi tak 2 – 4 g živé váhy. Našlo se tam vždy okolo 30 kusů najednou. V žaludcích kvakoše se našel jen jeden typ kořisti, a to krab rodu *Callinectes* (Decapoda), a pouze jeden žaludek obsahoval bahno. Tato kořist má zhruba velikost lidské dlaně.

Všechny 4 druhy kořistí, požírané volavčíkem, žijí v měkkém bahně na dně lagun a je pro ně typické, že se stěhují do sezónních brakických lagun po záplavách. Právě u těchto lagun rostou mangrovy, na kterých volavčíci hnízdí. Hladina lagun začíná většinou klesat na konci července nebo na začátku srpna. Kupříkladu v roce 1974 byla na začátku července laguna hluboká 90 cm, někdy okolo 25. července začala hladina klesat a 13. srpna, kdy se

vylíhlo okolo 20 % vajec, byla hloubka poloviční – 45 cm. V menší hloubce je pro volavčičky mnohem snazší nacházet potravu a dostat se na dno (Mock, l.c.).

Nejen že jsou volavčičci striktně noční lovci, ale nevyhledávají ani měsíční svit. Za jasných měsíčních noc se jich většina ukrývá ve stínu mangrov, kde se dá také lovit. Volavčičci také používají zobák ke komfortnímu chování, které ostatní volavkovití dělají jen výjimečně. Navíc používají zobák i při námluvách. Všechna tato fakta společně s tím, že volavčičci loví v noci a nevyhledávají ani světlejší pole ozářené měsícem, napovídá tomu, že volavčičci mají v zobáku hmat, a že si tedy vyhledávají potravu hmatem.

A to by taky mohl být důvod, proč velký zobák přináší takovou výhodu, protože ryji-li se v bahně a chytím-li to, co se dotkne mého zobáku, pak čím větší zobák mám, tím víc potravy chytinu (Mock, l.c.). A navíc při rychlém otevření širokého zobáku se vytvoří „vakuum“, které způsobí, že je nasáta voda s kořistí, ale i bahnem. Vzhledem k noční aktivitě, načasování hnízdění, citlivosti zobáku, typu kořisti a její ekologii můžeme tvrdit, že se velký zobák vyvinul jako speciální orgán na vyhledávání potravy v době hnízdění (Mock, l.c.).

Nicméně jiné studie (Willard, 1979; Gómez, et al., 2006) ukazují, že volavčičci hnízdí i v období sucha, a tudíž nemohou lovit v zatopených územích. Nicméně tyto studie nepodávají žádné vysvětlení, a tak zůstává nevyjasněno, co v tomto období slouží jako kořist.

3. 3. 2. Hnízdění a jeho úspěšnost

Volavčičci si stavějí hnízda na tlustých větvích v nejméně přístupných částech mangrov ve výšce okolo 3 m (Hernández-Vazquez and Fernández-Aceves, 1999). Hnízda mají v průměru okolo 30 až 35 cm a jsou hluboká okolo 10 až 15 cm. Velikost snůšky se pohybuje od 1 do 3 vajec (v průměru asi 1,9 vejce na hnízdo). Volavčičci hnízdí od konce dubna do konce srpna až září (jak kde). Přičemž největší snůšky jsou snášeny na konci sezóny. Inkubační doba se pohybuje od 19 do 21 dnů (v krajním případě bylo pozorováno i 16 a 23 dnů, ale mohlo jít o chybu, způsobenou sledováním kolonie ve velkých časových intervalech) (Hernández-Vazquez and Fernández-Aceves, l.c.).

Občas hnízdí ve společných koloniích s denními druhy volavek, protože si s nimi nekonkurují a naopak je toto soužití pro všechny výhodné, protože si snižují riziko predace (Hernández-Vazquez and Fernández-Aceves, l.c.).

Studie (Juarez and Dickerman, 1972) na kolonii v San Blas v Mexiku začala 19. srpna, kdy se právě začínají líhnout mládřata. Na 31 hnízdech bylo 65 vajec a jedno čerstvě vylíhlé mládě. Mládřata byla každý den měřena a vážena. U volavčička je zanedbatelný sexuální dimorfismus v délce ocasu a křídel (1 – 3 %), ale délky tarsu se liší o 8 % (samice ho mají

delší). Ovšem u mláďat nejsou tyto rozdíly dlouho vidět, protože samci a samice mají různé růstové křivky, a velikost je různá zejména kvůli nesterjné délce růstu (Juarez and Dickerman, l.c.).

Váha mláďat je velmi proměnlivá u stejně starých jedinců, ale i u daného mláděte se může váha mezi dvěma dny lišit až o 50 %. Za tuto proměnlivost můžou zejména 3 faktory: Jednak váhu jedince silně ovlivní množství potravy, kterou má zrovna v žaludku, za druhé volavčici mají asynchronní líhnutí, což způsobuje, že mladší mláďata kompetují o potravu s těžšími a většími mláďaty. A za třetí to mohou ovlivnit rodiče svým nezájmem, byl pozorován případ, kdy rodiče měli 3 mláďata ale 2 nejmladší uhynula do 4 dnů po vylíhnutí kvůli vyhladovění a třetí přežilo, ale velmi často vykazovalo nejnižší váhu v celé kolonii. U všech ostatních hnízd, kde byla 2 a více mláďat nebyl pozorován skoro žádný rozdíl ve vývoji sourozenců (Juarez and Dickerman, l.c.). Jiné studie (Gómez, et al., 2006) naopak uvádějí, že nejmladší mláďata byla slabá a v případě, že byla v hnízdě tři mláďata, tak poslední vždy uhynulo.

Kolonie na Costa Rice byla pozorována po dva roky (Gómez, et al., 2006). Za úspěšné byla považována ta hnízda, kde se dožilo alespoň jedno mládě 20 dní.

Volavčici, kteří hnízdili od února do července, měli dvě vlny hnízdění. Snášeli 2 až 3 vejce. V první vlně byla většina (90 %) snůšek trojvaječná a v druhé (73 %) dvojvaječná. Hnízda byla většinou sledována od snesení. Řada z nich (20 % v první vlně a 40 % v druhé vlně) spadla před vylíhnutím. V obou sezonách sledovali 15 hnízd, kdy v první měli data o snůškách jen z 10 hnízd, protože 3 hnízda spadla v době, když ještě nebyla snůška kompletní a 3 hnízda byla pozorována až od okamžiku vylíhnutí. V první vlně vyletělo 11 mláďat ze sedmi úspěšných hnízd. Z osmi neúspěšných jich šest bylo zničeno až po naklazení všech vajec (3 spadly, 2 byla opuštěna a 3 z nezjištěných příčin, možná predace). V druhé vlně vyletělo 12 mláďat z osmi hnízd a v pěti ze sedmi neúspěšných byla před zničením snesena všechna vejce (6 spadlo, 1 nejspíše opuštěno). U obou sezon – suché (1.) i vlhké (2.) neúspěšnost stoupala ke konci sezóny. Neúspěšné páry z první vlny snesly vejce ještě před tím, než z úspěšných hnízd vyletěla mláďata (Gómez, et al., l.c.).

Úspěšnost hnízd byla v první vlně hnízdění 46 % a v druhém období 54 %. Za úspěšná hnízda jsou považována ta, ze kterých vylétne alespoň jedno mládě. Celková úspěšnost mláďat v obou sezonách byla také podobná – 20,7 % v období sucha a 21,7 % v druhé vlhké sezoně. Studie (Hernández-Vazquez and Fernández-Aceves, 1999) na kolonii volavčičků v Jalisco v Mexiku udává podobnou úspěšnost hnízd. Jejich hodnoty variovaly od 50 do 87 %. Celkovou úspěšnost mláďat, tato studie neuvádí.

Přestože bylo mnoho hnízd se třemi mlád'aty, z žádného nevylétěla všechna mlád'ata. Volavčici mají asynchronní líhnutí a zdá se, že nejmenší mládě uhynulo hlady (siblicida) (Gómez, et al., l.c.). Nicméně, žádné mládě nebylo nalezeno mrtvé v hnízdě, buď mládě vypadlo, nebo bylo sežráno či vyhozeno sourozenci nebo rodiči a nebo bylo zpredováno. Nic ale nenasvědčuje tomu, že by byla hnízda zpredována, protože nebyl v kolonii spatřen žádný takový případ, i když potenciální predátoři (Veverka měnivá – *Sciurus granatensis* (Sciuridae), vlhovec velkoocasý – *Quiscalus mexicanus* (Icteridae), hroznýš královský – *Boa constrictor* (Boaidae)) v okolí kolonie byli.

Naopak bylo pozorováno několik pádů nejmladších mlád'at při agresi ze strany rodičů či sourozenců. V obou obdobích spadlo vlivem větru několik (4 respektive 5) hnízd. Ukazuje se v souladu s ostatními studiemi, že největší příčinou úmrtnosti jsou vnější podmínky a asynchronní líhnutí (Gómez, et al., l.c.).

Obecně bylo sledováno jen velmi málo kolonií volavčiků, vliv na to má bezpochyby zejména jejich noční aktivita. Zároveň některé studie (Juarez, L.C., 1967 ex Gómez, et al., l.c.) uvádějí jako problém přítomnost lidí v kolonii, údajně zde byla opuštěná hnízda a stoupala predace. Nicméně Hernández-Vázquez and Fernández-Aceves (1999) studovali dvě různé kolonie, které měly různou vzdálenost od lidských sídel, a neprokázali žádný statisticky významný rozdíl v úspěšnosti hnízdění. Tedy stejně jako pro většinu dalších aspektů ani o vlivu člověka na úspěšnost hnízdění u volavčiků není jasný názor.

O behaviorálních faktorech toho víme též poměrně málo, některé studie (Gómez, et al., 2006) uvádí jako jednu z příčin úmrtnosti mlád'at siblicidu, naopak z měření Juareze a Dickermana (1972) nevyplývá žádná spojitost mezi úmrtností a pořadím mlád'at. Co se týče infanticidy, tak stejně jako u ibisů rudých jsou známy případy, kdy rodiče opustili snůšku a nebo mlád'ata, ale neví se proč. Gómez s kolegy (2006) pozoroval jev, který by se dal označit za výběrovou infanticidu. Jestliže nějaká C-mlád'ata vypadla z hnízda kvůli útokům ze stran rodičů, nelze tento jev nazvat jinak.

4. Mortalita v umělých podmínkách Zoo Praha

Hnízda volavčika člunozobého – *Cochlerius cochlerius*, ibise bílého – *Eudocimus albus* a ibise rudého – *Eudocimus ruber* byla po 3 roky během hnízdění natáčena. U řady mlád'at není známa příčina úmrtí a my doufáme, že se nám je podaří objasnit po vyhodnocení videonahrávek.

Tabulka 4. 1. znázorňuje mortalitu u daných druhů v prvních dvou letech natáčení. Mortalita u ibise bílého z hnízdění v roce 2006 nebyla objasněna, všechny mlád'ata uhynuly

do 5 dnů od vylíhnutí a ibisi už znovu nezahníždili. V hnízdě ibise rudého z roku 2006 nejprve uhynulo jedno mládě na vrozenou vadu krční páteře a druhé mládě bylo po několika dnech nalezeno mrtvé na dně klece. Ošetřovatelé ani tentokrát neznali důvod úmrtí. RNDr. Karel Pithart Ph.D. mi sdělil, že s rozmnožováním ibisů bílých má Zoo Praha dlouhodobý problém. Problémy s krční páteří nebyly pozorovány u mláděte poprvé a rodiče často nejeví přílišný zájem o potomky. U volavčků v druhém hníždění v roce 2005 uhynulo B-mládě z neznámých příčin hned po vylíhnutí. V druhém hníždění z roku 2006 bylo D-mládě od počátku slabé, takže bylo po dni odebráno a vyživováno uměle. Po vrácení do hnízda po dni uhynulo.

Druh	1. mládě	2. mládě	3.mládě	4.mládě	Úspěšnost
Ibis bílý	13.5.2005	15.5.2005			obě vylétla
Ibis bílý	4.8.2005	6.8.2005			obě vylétla
Ibis bílý	13.5.2006	31.7.2006			neúspěšné
Ibis rudý	6.7.2005				vylétlo
Ibis rudý	16.4.2006	19.4.2006			neúspěšné
Volavčík člunozobý	24.5.2005	26.5.2005	28.5.2005		všechna vylétla
Volavčík člunozobý	8.8.2005	12.8.2005			B-mládě uhynulo
Volavčík člunozobý	9.2.2006	11.2.2006	14.2.2006	16.2.2006	D-mládě uhynulo 8.3. 2006
Volavčík člunozobý	24.4.2006	25.4.2006	28.4.2006		všechna vylétla

Tabulka 4. 1. Tabulka znázorňuje data získána z natáčení hníždění v Zoo Praha. Data označují den vylíhnutí.

5. Výsledky

5. 1. Shrnutí metodických přístupů při zkoumání příčin mortality mlád'at

Metody zkoumání mortality mlád'at a jejich příčin jsou různé. Nejrozšířenější bývá metoda, kdy jsou hnízda sledována po několik hnízdních sezón (např. Martinez and Rodrigues, 1999). V době, kdy jsou na hnízdě vejce, jsou hnízda sečtena a označena. Po vylíhnutí bývají mlád'ata označena nesmazatelným inkoustem podle pořadí vylíhnutí (např. Frederick and Collopy, 1989). Od této doby je každé hnízdo kontrolováno v intervalech tří až čtyř dnů. Pozorovatelé se vždy snaží práci u hnízda odvést co nejrychleji, aby svou přítomností nezpůsobili přílišné změny chování u mlád'at i u rodičů (např. Bildstein et al., 1990)

Dále se metody liší podle toho, co který výzkumný tým zajímá. V nejjednodušším případě, kdy je měřeno pouze přežívání mlád'at, se stanoví doba, kdy je mládě považováno za

přeživší. Velmi často to bývá na konci 3. týdnu od vylíhnutí posledního mláděte, protože v tuto dobu jsou už mlád'ata natolik pohyblivá (např. Gómez, et al., 2006), že se při krátkých návštěvách prakticky nedají sčítat. Mohou totiž být zrovna mimo hnízdo.

V těchto pozorováních je pro zkoumání příčin zapotřebí stanovit, co považujeme jako ukazatel ke konkrétní příčině smrti. Nejsnáze se poznají vlivy počasí, zatopená a spadlá hnízda jsou toho jasným ukazatelem. Při zjišťování predace vajec se sbírají ze země rozbité skořápky a zjišťuje se, které z nich nesou známky napadení predátorem (lze rozlišit ptáky, savce a hady), které byly vyhozeny po vyklubání mláděte a které spadly (Shields and Parnell, 1986). Za mlád'ata, která podlehla siblicidě, jsou považována ta mlád'ata, která jsou nalezena mrtvá na dně hnízda nebo pod ním (např. Mock and Parker, 1986). Zejména pak pokud jde o mlád'ata, která jeví znaky častých útoků, jako je plešatost a četná zranění (Mock and Parker, 1997), nicméně od výběrové infanticidy se to pouhými návštěvami prakticky nedá rozlišit. Za infanticidu jsou považována všechna opuštěná hnízda, zejména jsou-li v nich vystydlá vejce či skomírající nebo již mrtvá mlád'ata (např. Frederick and Coloppy, 1989). Predace mlád'at se pouhými kontrolami zjišťuje špatně, většinou jsou za zpredovaná hnízda považována ta, kde při minulé kontrole byla zdravá mlád'ata a při další chybí jedno mládě nebo je hnízdo prázdné (např. Bildstein et. al, 1990). Tím se ale může stát, že přičteme predaci příliš velký vliv, pokud chybí jedno mládě, mohlo podlehnout siblicidě či infanticidě a být vyhozeno z hnízda, kde bylo následně sežráno (i když v případě, že při minulé kontrole byla všechna mlád'ata zdravá, je to nepravděpodobné). Mnohem spíše se ale může stát, že prázdné hnízdo znamená, že mlád'ata byla opuštěna a až následně zpredována (Frederick and Coloppy, 1989), to by pak byla ale infanticida nikoli predace.

V případě, že cílem výzkumu bylo zjistit více o chování daného druhu, pak byla vybraná hnízda sledována každý den po několik hodin (Frederick, 1986; Gómez, et al., 2006). Pro sledování siblicidy je zapotřebí stanovit, co je a co není boj, jaké jsou možnosti konce a kdo je vítěz a kdo poražený. Nejčastěji se používá klasifikace boje, jak ji zavedli Ploger and Mock (1986):

Začátek – první klovnutí

Konec – a) jeden ze sourozenců uznává prohru;

b) po dobu nejméně 10 s nedojde k úderu;

c) jeden z rodičů zakročí.

mládě uznává prohru pokud a) opustí hnízdo;

b) visí přes okraj hnízda;

c) stáhne se na okraj hnízda;

- d) uprchne, ale zůstane v hnízdě;
- e) skrčí se na dno hnízda;
- f) odkloní hlavu;
- g) nevrací úder.

Boj bez porážky (třeba zásah rodiče) je počítán jako remíza (Ploger and Mock, l.c.). Dále bylo v těchto zkoumáních zjišťováno, kdy k bojům dochází a dá-li se vysledovat nějaká spojitost s následujícími faktory: přítomností rodičů na hnízdě, množstvím přijaté potravy (individuálně), množstvím potravy, která je přinášena na hnízdo. Dále musíme stanovit, kdy začíná krmení (Ploger and Mock, l.c.). Krmení začíná v okamžiku, kdy rodiče vyzvrátí první sousto, a končí odletem rodiče pro novou potravu (Ploger and Mock, 1986). Klasifikaci, která se používá pro sledování příjmu potravy, zavedl Ploger and Mock, (l.c.) takto:

- 1) pokud mládě sežere celé sousto, pak monopolizuje
- 2) nulový výsledek je
 - a) neúspěšný pokus o přijetí potravy;
 - b) nepřítomnost na hnízdě;
 - c) nezájem o potravu;
 - d) pokud je bito ostatními, dokud neztratí zájem.

Samozřejmě je zapotřebí zaznamenávat, kdo s kým bojuje a jak je kdo úspěšný, tedy případné změny v hierarchii mláďat. Při těchto sledováních jsou hnízda většinou nahrávána a později se nahrávky analyzují (např. Courtney et al., 2006).

Jiné výzkumné týmy zajímalo, jak ovlivňuje množství a druh dostupné potravy chování rodičů a mláďat. Zajímá-li nás chování mláďat v závislosti na množství potravy, pak jsou hnízda buď dokrmována (např. Roulin 2001), nebo se naopak brání přístupu rodičů na hnízdo (např. Drummond 2001). V takových pokusech je chování mláďat sledováno stejně jako v normálních podmínkách. V případě, že nás zajímá druh potravy, který přinášejí rodiče na hnízdo, lze využít metody studie obsahu žaludků (Mock, 1975; Aguilera et al., 1993). Pomocí vysílaček se také zkoumalo (De Santo et al., 1997), kam ptáci létají pro potravu, a ze složení fauny na daných lokalitách se pak usuzovalo, čím jsou mláďata krmena. V případě vysokého podílu neúspěšných hnízd se pak hledala příčina ve skladbě potravy (např. Bildstein 1990, Post, 1990).

V poslední řadě existují práce, v nichž byla mláďata vážena i měřena a zjišťoval se rozdíl mezi mláďaty v době vylíhnutí a poté se pravidelným vážením a měřením zjišťovalo, jak rychle které mládě přibývá na váze a jak rychle rostou (Juarez and Dickerman, 1972). Většina výzkumníků se tomuto způsobu vyhýbá, protože takové zásahy mohou natolik

ovlivnit chování mlád'at, že by celé zkoumání mohlo vyjít vniveč (např. Ploger and Mock, 1986, Frederick 1989, Bildstein 1990, Gómez, et al., 2006).

Obvykle je dobré metody zkombinovat, pravidelné kontroly hnízd nám dají představu o mortalitě mlád'at a pravidelné pozorování může odhalit příčinu a typ siblicidy.

5. 2. Návrh metodiky vyhodnocování nahrávek hnízdění

V první řadě je zapotřebí rozdělit čas na dobu, kdy jsou na hnízdě rodiče a kdy jsou mlád'ata sama, a každé toto období vyhodnocovat zvlášť. Mělo by být zaznamenáno, jaká část sledování patřila které době. Pokud nebyla mlád'ata označena, je dobré pokusit se najít nějaké rozdíly, podle nichž bychom mlád'ata poznali, jinak nemá sledování v podstatě žádný význam.

Dobu, kdy jsou rodiče na hnízdě, je zapotřebí rozdělit na dobu krmení a dobu, kdy jsou mlád'ata rodiči zahřívána (což je většina času během prvního týdne). Pro stanovení množství potravy přijaté mládětem bych použila kriteria, která stanovil (Ploger and Mock, 1986) viz výše. Kromě množství potravy je důležité zaznamenat i její skladbu. Dále je v době krmení zapotřebí zaznamenávat množství bojů o potravu a také pokusy o krádeže. Pro stanovení boje bych opět použila klasifikaci (Ploger and Mock, l.c.). Je zapotřebí zjistit, zda mlád'ata žadoní a pokud ano, jak silně. Z nahrávky je nutné analyzovat, jak na žadonění reagují rodiče. Obecně je role rodičů zajímavá, je nutné si všimnout, zda mají tendenci krmit největší/nejmenší či nejvíce/nejméně žadonící mládě. Dále pak je zapotřebí zjistit, jak rodiče reagují na snížené množství potravy (či na změnu skladby), zda se snaží preferovat nějaké mládě a jiné naopak nekrmit, či zda raději opustí celé hnízdo.

V době, kdy jsou mlád'ata sama, je zapotřebí sledovat, jaké jsou mezi nimi vztahy. Existují v zásadě tři možnosti: 1) mlád'ata si sebe navzájem nevšímají, 2) mlád'ata mezi sebou bojují o místo či nutí soupeře vyzvracet přijatou potravu, 3) mlád'ata mezi sebou vyjednávají. Je nutné opět zaznamenat, jakou dobu stráví kterou činností. V případě boje je zapotřebí určit délku trvání a výsledek každého souboje, a je-li to možné, tak taky určit jeho příčinu. A také zaznamenat, kolik času uplynulo mezi jednotlivými souboji a kdy daná mlád'ata naposledy jedla.

V případě úmrtí je zapotřebí určit věk mláděte a rozlišit příčinu smrti: nemoc, predace, infanticida, siblicida. Pokusit se zhodnotit, zda v dané době byla potrava v normě či zda jí byl nedostatek, nebo zda se nějak měnila skladba potravy před úmrtím mláděte/ mlád'at.

Z takto sestavené metodiky je pak možno určit v případě úmrtí jeho příčinu. V každém případě lze určit, zda mezi mlád'aty docházelo k bojům, a pokud ano, tak mezi kterými mlád'aty byly boje nejčastější, jsou-li boje omezeny na dobu krmení anebo přetrvávají-li stále,

zda najedené mládě je méně bojovné a zda roste frekvence bojů s hladem mlád'at. Co se týče rodičů, lze vyzorovat, zda v době nedostatku raději opustí celou snůšku nebo zda dají přednost podpoře siblicidy. Dále lze určit skladbu potravy a vyzorovat, zda je nějaká potrava méně oblíbená či zda nedostatek konkrétního zdroje vede ke změnám chování ptáků.

6. Diskuse

6. 1. Přehled příčin mortality u sledovaných druhů

Příčiny úmrtí mlád'at u ibise bílého – *Eudocimus albus* se dají rozlišit na behaviorální a environmentální. Na různých místech mají tyto faktory různý vliv, nedá se jasně říci, že na daný druh působí více jeden z těchto typů. Mezi environmentální vlivy patří predace, která může na některých místech (zejména sejdou-li se na této lokalitě ptačí predátoři vajec a savčí predátoři mlád'at) stát i za 90 % neúspěšných hnízd (Post, 1990), na jiných lokalitách má přes 50 % neúspěchů na svědomí počasí: a to u pozemně hnízdících ptáků jde záplavy (Frederick, 1986) a ptáky hnízdící na stromech naopak decimuje vítr (Olmos et al., 2001). Jako další environmentální vliv lze uvést dostupnost a kvalitu potravy, ta ale většinou ovlivňuje hnízdní úspěšnost přes vlivy behaviorální. Sem lze zařadit infanticidu, která je u ibise bílého v době nedostatku potravy poměrně častá, někdy je opuštěno až 78 % (Frederick and Collopy, 1989). Zdá se že za opuštěním stojí nedostatek vhodné potravy, v tomto případě raků (Bildstein et al., 1990; Frederick and Collopy, 1989). Jinou potravou nejsou ibisi schopni svá mlád'ata uživit, ať už z toho důvodu, že jí je málo (hmyz u ibisů hnízdících na sladkovodních bažinách – Frederick and Collopy, 1989) nebo kvůli přílišnému zasolení (krabi a mořští živočichové u ibisů hnízdících na mořském pobřeží – Bildstein et al., 1990). Další behaviorální faktory jako je siblicida a výběrová infanticida nebyly u ibisů pozorovány. A vliv hnízdního parazitizmu je zanedbatelný.

Příčiny úmrtí mlád'at u ibise rudého – *Eudocimus ruber* se dají rozlišit na behaviorální a environmentální. Z pozorování (Olmos et al., 2001; Martinez and Rodrigues, 1999) vyplývá, že za většinu úmrtí mlád'at mohou environmentální vlivy. Z behaviorálních bylo pozorováno jen pár opuštěných hnízd, stejně jako u ibise bílého však bohužel neznáme přesnou příčinu úmrtí. Na rozdíl od ibisů bílých však nejsou v době hnízdění potravně vázání jen na raky (Aguilera et al., 1993; Martinez and Rodrigues, 1999), a tak u nich nedocházelo k nedostatkům potravy, možná z toho důvodu nebyla pozorována infanticida v takové míře jako u ibisů bílých. Nebyly pozorovány žádné náznaky siblicidy či výběrové infanticidy. Nejvíce neúspěchů bylo způsobeno predací a větrem, to záleželo na době hnízdění, pokud ibisi hnízdili v období dešťů, kdy jsou časté bouřky, pak za nejvíce neúspěchů mohl vítr

(Olmos et al., l.c.), v jiných obdobích byla na vině predace (Olmos et al., l.c.). Vzhledem k dostupnosti potravy vykazovali ibisi rudí značnou míru synchronizace líhnutí (Olmos et al., l.c.), což nasvědčuje tomu, že by zde mohlo jít o strategii přežití mlád'at „*Brood-survival strategy*“ (Mock and Forbes 1995 ex Olmos et al., l.c.), která se rodičům vyplatí, pokud převažují roky hojnosti nad obdobím nedostatku. Na mortalitu mlád'at ibisů rudých má patrně velký vliv člověk, řada hnízd nesla stopy vniknutí člověka (Olmos et al., l.c.; Martinez and Rodrigues, 1999)

Příčiny úmrtí mlád'at u volavčika člunozobého – *Cochlerius cochlerius* se dají rozlišit na behaviorální a environmentální. Stejně jako u ibisů i zde mohl vítr za dobrou třetinu neúspěchů (Gómez, et al., 2006), je to dáno tím, že hnízdí většinou v období dešťů, kdy se vyskytuje velké množství větrných bouří, bezpochyby i u volavčků probíhá predace, její vliv na hnízdění ale není znám. Některé studie ale uvádějí, že jsou volavčci citliví na blízkost lidí u kolonie a že špatně nesou prořezávání mangrovových hájů, kde hnízdí (Juarez, L.C., 1967 ex Gómez, et al., l.c.). Na rozdíl od dvou výše popsaných druhů mlád'ata volavčků dle Gómeze (2006) vykazují siblicidu, z žádných trojvaječných hnízd nevylétla všechna mlád'ata. Výsledky měření a vážení mlád'at v jiné kolonii ale neprokázaly žádné rozdíly mezi mlád'aty (Juarez and Dickerman, 1972). Tento fakt společně s výsledky z hnízdění v Zoo Praha, kde z trojvaječných snůšek vylétla všechna mlád'ata, naznačují, že by mohlo jít o podmíněně siblicidní druh. Dále byla u volavčků pozorována i výběrová infanticida (Gómez, et al., l.c.).

Podíváme-li se na čeledě tradičního řádu Ciconiiformes, zjistíme, že mortalitu mlád'at samozřejmě ovlivňují ve všech čeledích vlivy environmentální, nicméně s vlivy behaviorálními to není již tak jasné. V čeledi Ardeidae má značný vliv na hnízdní úspěšnost siblicida (např. Mock and Parker, 1986), u volavky popelavé – *Ardea cinerea* může mít na svědomí i přes 50 % úmrtí mlád'at (Jakubas, 2005) . V čeledi Ciconiidae se k siblicidě (např. Sasvari et al., 1999) přidává i výběrová infanticida, u čápa bílého – *Ciconia ciconia* dosahuje až 12 % (Tortosa and Redondo, 1992 ex Mock and Parker, 1997). U čeledi Threskiornithidae se nevyskytuje siblicida, ale při nedostatku potravy se zde objevuje infanticida (např. Bildstein et al., 1990). U čeledí Scopidae a Balaenicipitidae nebyly tyto jevy zkoumány.

6. 2. Úskalí pozorování

Problémem této práce je skutečnost, že články, zabývající se hnízdními zvyky a mortalitou sledovaných druhů, jsou špatně dostupné. Mnoho článků vychází z nedostupných magisterských a disertačních prací, nebo z článků publikovaných v nepřístupných univerzitních časopisech. Nejvíce přístupných článků existuje o ibisu bílém (19), nejspíše vzhledem k tomu, že hnízdí v Severní Americe. Článků o ibisu rudém se mi

podářilo nalézt jen 6, některé další jsou dostupné, ale jsou psány španělsky. Studie o volavčiku člunozobém se obvykle zabývají pouze důvodem vzniku jeho širokého zobáku, k hnízdění jsou vztaženy jen 3 dostupné práce, problém spočívá zejména v jeho noční aktivitě, která brání klasickým metodám výzkumu chování.

7. Závěr

Příčiny úmrtí mláďat se dají rozlišit na behaviorální a environmentální. Mezi environmentální patří predace, výkyvy počasí jako jsou záplavy a silný vítr. Jako další environmentální vliv lze uvést dostupnost a kvalitu potravy, ta ale většinou ovlivňuje hnízdní úspěšnost přes vlivy behaviorální. Sem lze zařadit infanticidu, která může být značně ovlivněna dostupností potravy například u ibise bílého rodiče opustí celé hnízdo, nejsou-li schopni je uživit. Stejný vliv může mít potrava i na výběrovou infanticidu. Dále do behaviorálních faktorů patří siblicida, v případě, že se jedná o siblicidu podmíněnou, je také ovlivněna množstvím potravy.

Vzhledem k tomu, že u obou druhů ibisů stojí za mortalitou mláďat převážně vlivy prostředí, případně infanticida, která je opět ovlivněna dostupností potravy (tedy environmentální faktorem), neměla by být mortalita v zajetí vysoká, příčiny úhynů mláďat se mi, doufám, podaří objasnit po vyhodnocení nahrávek z hnízdění. Poněkud jiná situace je u volavčiků, kde za neúspěchy, kromě environmentálních vlivů stojí i siblicida a výběrová infanticida. Vzhledem k výše vyslovené domněnce by mohlo jít o podmíněnou siblicidu: v umělých podmínkách, kde je dostatek potravy, by se nemusela siblicida projevit. Nicméně vliv na hnízdění volavčiků může mít i přítomnost lidí, mají-li totiž některé studie pravdu, pak jsou volavčici na přítomnost lidí poměrně citliví. Nicméně stejně jako u ibisů i u volavčika závisí odpověď na podrobnějších údajích o chování rodičů a mláďat, k čemuž by mohlo dopomoci vyhodnocení video nahrávek.

U všech sledovaných druhů stojí za mortalitou z větší části podmínky prostředí. Zdá se že u ibise rudého – *Eudocimus ruber* může za více jak 95 % neúspěchů právě vliv prostředí a člověka, u ibise bílého – *Eudocimus albus* se krom vlivů prostředí uplatňuje infanticida (na různých lokalitách má na svědomí různé procento mortality mláďat), která je ale obvykle způsobena nedostatkem potravy. Volavčík člunozobý – *Cochlerius cochlerius* naopak nemá ve zvyku opouštět celé snůšky, ale v případě nedostatku potravy se objevuje siblicidní chování, které může způsobit smrt nejmladšího. Siblicida má ale patrně menší vliv na neúspěšnost než vlivy okolního prostředí, které většinou zničí celé hnízdo.

Použitá literatura

Primární:

- Aguilera, E., Ramo, C., Busto, B. (1993). "Food Habits of the Scarlet and White Ibis in the Orinoco Plains." The Condor, **95**(3): 739-741.
- Becerril, F. M., Carmono, R. (1997). "Nesting of water birds in Ensenada de La Paz, Baja California Sur, Mexico (1992-1994)." Ciencias Marinas **23**(2): 265 - 271.
- Biderman, J. O., Dickerman, R. W. (1978). "Feeding Behavior and Food Habits of the Boat-billed Heron (*Cochlearius cochlearius*)." Biotropica **10**(1): 33-37.
- Bildstein, K. L. (1987). "Energetic Consequences of Sexual Size Dimorphism in White Ibises (*Eudocimus albus*)." Auk **104**.
- Bildstein, K. L., Post, W., Johnston, J. and Fredericks, P. (1990). "Freshwater wetlands, rainfall, and the breeding ecology of white ibises in coastal south Carolina." Wilson bulletin **102**: 84 - 98.
- Bosch, M., Oro, D., Cantos, F. J., Zabala, M. (2000). "Short-term effects of culling on the ecology and population dynamics of the yellow-legged gull." Journal of applied ecology **37**(2): 369-385.
- Brunie, D. (2001) "Zvíře", Euromedia Group k. s., Praha 2001
- Chamberlain, D. (2001). "Scarlet Ibis Found Breeding in South Carolina." The Chat **65**(Courtney, A., Humphries, V., Arivelo, D., Fischer K. N., Anderson, D. J. (2005). "Contributions of marginal offspring to reproductive succes of Nazca Booby (*Sula granti*) parents: test of multiple hypothesis." Oecologia **147**: 379 - 390.
- Crozier, G. E., Gawlik, D. E. (2003). "Wading Bird Nesting Effort as an Index to Wetland Ecosystem Integrity." Waterbirds **26**(3): 303-324.
- De Santo, T. L., Johnston, J. W. ,Bildstein, K. L. (1997). "Wetland Feeding Site Use by White Ibises (*Eudocimus albus*) Breeding in Coastal South Carolina." Colonial Waterbirds **20**(2): 167-176.
- De Santo, T. L., McDowell, S. G. and Bildstein, K. L. (1990,). "Plumage and behavioural development of nestling white ibises." Wilson bulletin **102**(2): 226-238.
- Dodd, M. (1998). "Colonial Waterbirds in the Charleston Harbor Estuary."
- Drummond, H. (2001). "A revaluation of the role of food in broodmate aggression." Animal Behaviour **61**(3): 517–526.
- Epanchin, P. N., Heath, J. A. and Frederick, P. C. (2002). "Effects of Fires on Foraging and Breeding Wading Birds in the Everglades." The Wilson Bulletin **114**(1): 139 - 141.
- Ferrari, R. P., Martinelli R., Saino, R. (2006). "Differential effects of egg albumen content on barn swallow nestlings in relation to hatch order." Journal of Evolutionary Biology **19**: 981–993.
- Flegr, J. (2005, Academia, Praha 2005). "Evoluční biologie."
- Frederick, P. C., Shields, M. A. (1986). "Suspected intraspecific egg dumping in the White Ibis." The Wilson Bulletin **98**(3): 476-478.
- Frederick, P. (1986). "Conspecific nest takeovers and egg destruction by White Ibises." The Wilson Bulletin **98**(1): 156-157.
- Frederick, P. C. (1986). "Parental Desertion of Nestlings by White Ibis (*Eudocimus albus*) in Response to Muscle Biops." Journal of field ornithology **57**(2): 168 - 170.
- Frederick, P. C., Collopy, M. W. (1989). "Nesting success of five ciconiiform species in relation to water conditions in the Florida everglades." Auk **106**(4): 625 - 634.
- Frederick, P. C., Bildsteint K. L., Fleury B. (1996). "Conservation of Large, Nomadic Populations of White Ibises (*Eudocimus albus*) in the United States." Conservation Biology **10**(1).

- Frederick, P. C., Bildstein, K. L. (1992). "Foraging ecology of seven species of neotropical ibises (*Threskiornithidae*) during the dry season in the Llanos of Venezuela." Wilson bulletin **104**(1): 1 - 21.
- Gawlik, D. E. (2002). "The Effects of Prey Availability on the Numerical Response of Wading Birds." Ecological Monographs **72**(3): 329-346.
- Gómez, J., Gil-Delgado, J. A., Monrós, J. S. (2006). "Breeding success of a colony of Boat-billed Herons *Cochlearius cochlearius* (Ciconiiformes: Ardeidae) in pasturelands of Costa Rica." Revista de Biología Tropical **54**(4).
- Gómez, J. G.-D., J., A. ; Monrós, J., S. (2001). "Double-Brooding in the Boat-Billed Heron." Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology **24**(2.): 282-284.
- Gonzales-Martin, M., Riuz, X. (1996). "Brood parasitism in heron." Colonial Waterbirds **19**(1): 31-38.
- Hernández-Vazquez, S., Fernández-Aceves, G., J. (1999). "Reproduction of *Cochlearius cochlearius* (boat-billed heron) and *Butorides virescens* (green-backed heron) in, Jalisco, Mexico." Ciencias Marinas **25**(002): 277-291.
- Herring, G., Johnston, M. D. and Call E. M. (2005). "Intraspecific Predation in Juvenile White Ibis." Waterbirds **28**(4): 531-532.
- Jakubas, D. (2005). "Factors affecting the breeding success of the grey heron (*Ardea cinerea*) in northern Poland." Journal of Ornithology **146**(1): 27-33.
- Juarez, C., L., Dickerman, R., W. (1972). "Nestling development of boat-billed herons (*Cochlearius cochlearius*) at San Blas, Nayarit, Mexico." The Wilson Bulletin **84**(4): 456 - 468.
- Kelly, J. F., Gawlik, D. E. and Kieckbusch, D. K. (2003). "An updated account of wading bird foraging behavior." The Wilson Bulletin **115**(1): 105-107.
- Kilham, L. (1980). "Association of Great Egret And White Ibis." Journal of field ornithology **51**(1): 73 - 74.
- Krebs, J.R. and Davies, N.B. (1993). „An Introduction to Behavioral Ecology.“ Oxford: Blackwell, Oxford 1993, 3. vydání
- Lack, D. (1947). "The significance of clutch size." Ibis **89**.
- Martinez, C., RODRIGUES A. A. F. (1999). "Breeding biology of the scarlet ibis on Cajual Island, northern Brazil." Journal of field ornithology **70**(4): 558-566.
- Martínez, C. (2004). "Food and Niche Overlap of the Scarlet Ibis and the Yellow-crowned Night Heron in a Tropical Mangrove Swamp." Waterbirds **27**(1): 1 - 8.
- Mock, D. W. (1975). "Feeding methods of the Boat-billed Heron, a deductive hypothesis." Auk **92**: 590 - 592.
- Mock, D. W. (1984). "Siblicidal aggression and resource monopolization in birds." Science **225**(4663): 731 - 733.
- Mock, D. W. (1985). "Siblicidal brood reduction The prey-size hypothesis." The American naturalist **125**(3): 327 - 343.
- Mock, D. W. and Lamey, T. C. (1991). "The role of brood size in regulating egret sibling aggression." American naturalist **138**(4): 1015 - 1026.
- Mock, D. W., Parker, G. A. (1997). "The evolution of sibling rivalry." Oxford university press, Oxford 1997
- Nielsen, C. R., Parker, P. G., Gates, R.J. (2006). "Intraspecific nest parasitism of cavity-nesting wood ducks: costs and benefits to hosts and parasites." Animal Behaviour **72**(4): 917 -926.
- Olmos, F., Silva R. (2001). "Breeding Biology and Nest Site Characteristics of the Scarlet Ibis in Southeastern Brazil." Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology **24**(1): 58-67.
- Pierotti, R. (1980). "Spite and Altruism in Gulls." American Naturalist **115**(2): 290-300.

- Ploger, B. J., Mock, D. W. (1986). "Role of sibling aggression in food distribution to nestling cattle egrets (*Bubulcus ibis*)." Auk **103**: 768-776.
- Post, W. (1990). "Nest Survival in a Large Ibis-Heron Colony during a Three-Year Decline to Extinction." Colonial Waterbirds **13**(1): 50-61.
- Ryan, P. G., Hockey, P. A. R. and Bosman, A. L. (1987). "Internest displacement of White Ibis eggs." Wilson bulletin **99**(2): 273 - 275.
- Sasvari, L. and Hegyi, Z. and Peczeli, P. (1999). "Brood reduction in White stork mediated through asymmetries in plasma testosterone concentrations in Chicks." Ethology **105**: 569-582.
- Sheldon, F. H., Jones, C. E., McCracken, K. G. (2000). "Relative Patterns and Rates of Evolution in Heron Nuclear and Mitochondrial DNA." Molecular Biology and Evolution **17**(3): 437-450.
- Shields, M. A., Parnell, J. F. (1986). "Fish crow predation on eggs of the white Ibis at Battery island, north Carolina." Auk **103**(3): 531-539.
- Spear, L. B., Nur, N. (1994). "Brood size, hatching order and hatching date: effects on four life-history stages from hatching to recruitment in western gulls." Journal of Animal ecology **63**: 283 - 298.
- Weidinger, K. (2007): Predátoři vajec a mlád'at volně hnízdících pěvců. In (Bryja, J., Zukal, J. and Řehák, Z. Eds.): Sborník abstraktů z konference 8 - 9.2. 2007, p.147, Zoologické dny v Brně 2007
- Willard, D. E. (1979). "Comments on the Feeding Behavior of the Boat-billed Heron (*Cochlearius cochlearius*)." Biotropica **11**(2): 158.

Sekundární:

- Allen-Grimeas., W. (1982). "Breeding biology of the White Ibis (*Eudocimus albus*) at Battery Island, North Carolina." Unpublished M.S. thesis, Wilmington, Univ. North Carolina.
- Carrick, R. (1959). "The food and feeding habits of the Straw-necked Ibis, *Threskiornis spinicollis* (Jameson), and the White Ibis, *T. mollucu* (Cuvier), in Australia." Wildlife Research **4**: 69-92.
- French, R. P., Haverschmidt, F. (1970). "The Scarlet Ibis in Surinam and Trinidad." Living Bird **9**: 147-165.
- Gullion, G. W. (1954). "The reproductive cycle of American coots in California." Auk **71**: 366-412.
- Hass, A. (1996). "Biologia comportamental de *Eudocimus ruber* (Aves, Threskiornithidae) em manguezais da Ilha do Cajual, Maranhão: reprodução e alimentação." Unpublished M.Sc. Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brazil.
- Haverschmidt, F., Mees, G. F. (1994). "The birds of Suriname." Vaco, Paramaribo, Suriname 1994
- Holley, A. J. F. (1981). "Naturally arising adoption in the Herring Gull." Animal Behaviour **29**(302-303).
- Howard, W. E., Fenner, R. L., and Childs, H. E. JR. (1959). "Wildlife survival in brush burns." Journal Range Manager **12**: 230-234.
- Jones, R. E., Hungerford, K. E. (1972). "Evaluation of nesting cover as protection from magpie predation." Journal of Wildlife Management **36**: 727-732.
- Kushlan, J. A. (1976). "Site selection for nesting colonies by the American White Ibis *Eudocimus albus* in Florida." Ibis **118**: 590-593.
- Kushlan, A. (1977). "Population energetics of American White Ibis." Auk **94**: 114-122.
- Lack, D. (1954). "The natural regulation of animal numbers." Clarendon press, Oxford 1954

- Loman, J., Göransson, G (1978). "Egg shell dumps and crow *Corvus cornix* predation on simulated birds' nests." Oikos **30**: 461-466.
- Manry, D. E. (1982). "Habitat use by foraging bald ibises *Geronticus culvus* in western Natal." South African Journal of Wildlife Research **12**: 86-93.
- Marcondes-Machado, L. O., Monteiro Filho, E. L. A. (1989). "The Scarlet Ibis *Eudocimus ruber* in southeastern Brazil." Bulletin of British Ornithologists' Club **110**: 123-126.
- Mock, D. W., Forbes L. S. (1995). "The evolution of parental optimism." Tree **10**: 130-134.
- Montevecchi, W. A. (1977). "Predation in a salt marsh Laughing Gull colony." Auk **94**: 583-585.
- Nuechterlein, G. L., Johnson, A. (1981). "The downy Young of the hooded grabe." Living bird **19**: 69 - 71.
- Rettig, N. L. (1978). "Breeding behavior of th harpy eagle." Auk **95**: 629-43.
- Rearden, J. E. (1951). "Identification of waterfowl nest predators." Journal of Wildlife Management **15**: 386-395.
- Reynolds, M. C., P. R. Krausman (1998). "Effects of winter burning on birds in mesquite grassland." Wildlife Society Bulletin **26**: 867-876.
- Robin, P. (1973). "Comportement des colonies e *Geronticuse remita* dans le sud marocain, lors des periodes de secheresse." Booner Zoologische Beitrag **24**(3): 17-322.
- Ryder, R. A. (1967). " Distribution, migration and mortality of the White-faced Ibis (*Plegadis chihi*) in North America." Bird-Banding **38**: 257-277.
- Snow, D. W., Snow, B. K. (1964). " Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds." Zoologica **49**: 1- 39.
- Stanback, M. T., Koenig, W.D. (1992). "Canibalism in bird. In *Canibalism:ecology and evolution among diverse taxa* (ed. Elgar and Crespi) pp. 277-298.". Oxfor University Press, Oxford 1992
- Tinbergen, N., Impekoven, M., Franck. D. (1967). "An experiment on spacing-out as a defence against predation." Behaviour **28**: 307-321.
- Tortosa, T. S., Redondo, T. (1992). "Motives for parental infanticide in white storks." Ornis Scandinavica **23**: 1859.
- Urban, E. K. (1974). "Breeding of Sacred Ibis *Threskiornisa ethiopica* at Lake Shala, Ethiopia." Ibis **116**: 1263-1277.
- Vanthul, J. T., R. S. Lutz, and N. E. Mathews. (1997). "Impact of prescribed burning on vegetation and bird abundance at Matagorda Island." Texas Journal Range Manager **50**: 346-350.
- Vesey-Fitzgerald, D. (1957). "The breeding of the white pelican in the Rukwe Valley, Tanganyika." Bulletin of the British Ornithological Club **77**: 1279.
- Vogl, R. J. (1973). "Effects of fire on the plants and animals of a Florida wetland." American Midland Naturalist **89**: 334-347.
- Waterman, M., Close, D. Condon, D. (1971). "Straw-neckedI bis (*Threskiorniss pinicoilis*) in South Australia: breeding colonies and movements." South Australia Omithology **6**: 7 - 11.
- William, J. E., R. H. Stasiak. (1979). "Vertebrate mortality during the burning of a reestablished prairie in Nebraska." American Midland Naturalist **101**: 247-249.