



Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie

## **Bakalářská práce**

# **Siblicida u ptáků ekologicky vázaných na vodu: Hypotéza redukce mláďete ve snůšce versus vyjednávání mezi mlád'aty**

**Marta Dejmalová**

## **Poděkování**

Děkuji své školitelce Mgr. Evě Landové, Ph.D. za poskytnutí řady článků a za rady během spisování práce. Dále bych chtěla poděkovat doc. dr. Danielu Fryntovi za zapůjčení obtížně dostupné literatury.

**Abstract:** The study discusses relationship among offspring in nest and factors which may cause the brood reduction. Concerning the behaviour leading to death of one or more offspring we differentiate between siblicide and selective infanticide. Siblicide is aggression between siblings which could lead to death of an offspring. Selective infanticide is the practice of parents intentionally killing (or letting die) one or more of their offspring; they usually select the least viable offspring to increase surviving chances of the others. We distinguish between facultative siblicide in which the brood reduction occurs only under adverse conditions (usually when food is scarce) and obligate siblicide in which B-offspring is nearly always killed regardless of food availability. Predisposition to siblicide is hatching asynchrony; a necessary condition for siblicide is armament of offspring and possibility of monopolization of food. Parents often actively encourage siblicide; on the other hand in the majority of bird species it does not seem the sexual dimorphism has influence on siblicide. It appears that siblicide has developed at least twice independently during phylogenesis. The opposite strategy is sibling negotiation, when the siblings invest energy into negotiation, who should eat after bringing food; this strategy does not suppress fighting completely.

**Abstrakt:** Práce se zabývá vztahy mezi mládřaty na hnízdě a faktory, které mohou vést k redukci mláděte. Chování vedoucí ke smrti jednoho či více mládřat rozlišujeme na siblicidu a výběrovou infanticidu. Siblicida je agrese mezi sourozenci, která může vést ke smrti mláděte. Výběrová infanticida je jev, kdy rodiče záměrně zabijí (nebo nechají zemřít) jedno či více svých mládřat, obvykle si vybírají nejméně životaschopné mládě, a tím zvýšili šanci na přežití ostatním. Siblicidu dále dělíme na fakultativní a obligátní, ve fakultativní siblicidě „*facultativ siblicide*“ k redukci mláděte dochází jen za nepříznivých podmínek (většinou nedostatek jídla), naopak v obligátní siblicidě „*obligate siblicide*“ dochází k redukci B-mláděte téměř vždy a bez ohledu na vnější podmínky. Predispozicí pro siblicidu je asynchronní líhnutí „*hatching asynchrony*“. Nutnou podmínkou pro siblicidu je vyzbrojení mládřat a možnost monopolizace potravy. Rodiče velmi často siblicidu podporují, naopak se u většiny ptačích druhů nezdá, že by měl na siblicidu vliv sexuální dimorfismus. Ukazuje se, že ve fylogenezi se siblicida vyvinula nejméně dvakrát nezávisle na sobě. Opačnou strategií je vyjednávání mezi mládřaty „*sibling negotiation*“, kdy mládřata investují energii do dohadování se se sourozenci, kdo bude žrát po přinesení potravy, tato strategie však neomezí boje úplně.

## Obsah

Obsah.....	3
1. Úvod.....	4
2. Siblicida.....	6
2. 1. Úvod.....	6
2. 2. Asynchronní líhnutí a rozdíly mezi mládřaty.....	7
2. 3. Obligátní redukce jednoho mláděte.....	9
2. 3. 1. Modelové druhy.....	9
2. 3. 2. Společné znaky taxonů s výskytem obligátní redukce mláděte.....	11
2. 3. 3. Evoluční důvody vzniku.....	11
2. 4. Fakultativní siblicida.....	11
2. 4. 1. Siblicida, která nezabijí.....	12
2. 4. 2. Vrozená siblicida.....	14
2. 4. 3. Podmíněná siblicida.....	14
2. 4. 4. Agrese ve fakultativní siblicidě.....	15
2. 5. Kanibalismus po redukci mláděte.....	17
2. 6. Vztahy mezi mládřaty po vylétnutí.....	17
2. 7. Další faktory ovlivňující siblicidu.....	19
2. 7. 1. Hladina testosteronu.....	19
2. 7. 2. Pohlaví mládřat.....	19
2. 8. Kritika teorie redukce mláděte.....	21
3. Výběrová infanticida.....	23
4. Siblicida u brodivých ptáků.....	24
4. 1. Úvod.....	24
4. 2. Hnízdění volavkovitých.....	24
4. 3. Boje o potravu.....	25
4. 4. Typy fakultativní siblicidy.....	27
4. 4. 1. Frekvence bojů.....	27
4. 4. 2. Mortalita.....	28
4. 4. 3. Genetická podmíněnost siblicidního chování u vrozené siblicidy.....	29
5. Teorie vyjednávání mezi mládřaty.....	29
6. Výsledky.....	32
6. 1. Shrnutí metodických přístupů při zkoumání siblicidy a jejich použití.....	32
6. 2. Návrh metodiky vyhodnocování nahrávek hnízdění.....	34
6. 3. Fylogenetická příbuznost siblicidních druhů.....	35
7. Diskuse.....	40
7. 1. Fylogenetická příbuznost siblicidních taxonů.....	40
7. 2. Přehled hypotéz o vztazích mezi sourozenci.....	40
7. 2. 1. Redukce mláděte.....	40
7. 2. 2. Vyjednávání mezi mládřaty – negotiation hypothesis.....	43
7. 2. 3. Srovnání hypotéz.....	43
7. 3. Kritika prací.....	44
8. Závěr.....	45
Použitá literatura.....	47
Přílohy.....	52

## 1. Úvod

Cílem této práce je do jisté míry shrnout základní literaturou vysvětlující agresivitu mezi mláďaty, vedoucí ke smrti jednoho z nich – siblicidu (Mock, 1984). Publikovaná literatura k tomuto tématu je značně obsáhlá. Ke konci června 2007 bylo nalezeno: v databázích Biological Abstracts and Zoological Record 446 článků pro klíčové slovo brood reduction a 178 článků pro klíčové slovo siblicide, na Web of Science 867 článků pro klíčové slovo brood reduction a 126 článků pro klíčové slovo siblicide. V této práci se zaměřím především na ptáky ekologicky vázané na vodu. Na základě shromážděné literatury bych chtěla srovnat jednotlivé typy tohoto chování a vypracovat přehled jednotlivých hypotéz o jeho vzniku. Dále bych se zaměřila na faktory, které siblicidu podmiňují/ovlivňují.

Jedním z dílčích cílů je i vytvořit přehled druhů, u kterých byly dané hypotézy studovány. Konkrétně bych chtěla ukázat, u jakých rodů či druhů ptáků mládě zabíjí sám rodič (infanticida) a kdy je za zabití mláděte zodpovědný sourozenec (siblicida). Specifické hodnocení pro jednotlivé druhy by mělo být provedeno v rámci tradičního řádu brodivých – Ciconiidae (dlae databáze Biolib 2007) se zaměřením na čeled' Ardeidae (Sheldon et al., 2000).

V celkovém přehledu je nutné rozlišit, kdy je chování podmíněné geneticky (obligátní siblicida a vrozená fakultativní siblicida) a kdy klíčovou roli hrají nepříznivé podmínky okolního prostředí – především nedostatek potravy (podmíněná fakultativní siblicida) (Mock and Parker, 1997). Dále se chci zabývat jedním z nejčastěji v literatuře uváděných faktorů vlivem rodičů na siblicidní chování. Jde o to, zda rodiče kompenzují agresivní chování mláďat zvýšenou péčí o postižená mláďata (Stamps et al., 1985 ex Mock and Parker, 1997), zda se chovají neutrálně (Mock and Parker l. c.) či zda se zde naopak uplatňuje faktor, tradičně uváděný jako predispozice ke vzniku siblicidy – asynchronní líhnutí „*hatching asynchrony*“ (Mock, 1984, Mock and Parker, 1986; Mock and Parker, 1997; Legge 2000; Amundsen and Slagsvold, 1998; Vinäuela, 2000; Kayser and Hafner, 1999).

Dále bych se chtěla zmínit i o opačném chování, tedy vyjednávání mezi mláďaty takzvaná „*negotiation hypothesis*“ (Roulin, 2001), kdy mláďata nekládají energii do bojů, ale do snahy přesvědčit sourozence o svém akutním nedostatku potravy, zjednodušeně řečeno: já budu žrát teď a ty příště, což je přímý opak siblicidního chování (Johnstone and Roulin, 2003). Analýzou dostupné literatury bych chtěla objasnit, zda existují významné behaviorálně-ekologické faktory, podmiňující vyjednávání mezi mláďaty.

Právě porovnání faktorů vedoucích k siblicidnímu chování s podmínkami, které dávají vznik behaviorální strategii zcela opačné – vyjednávání mezi mládřaty „*negotiation hypothesis*“, by měl být hlavním přínosem této práce.

Hlavní cíle jsou:

1. Vytvořit přehled jednotlivých typů siblicidního chování a hypotéz, vysvětlující jeho vznik či význam pro fitness (*cost/benefit*) mládřat a rodičů.
2. Vytvořit seznam taxonů, u kterých bylo dané chování pozorováno a porovnat jej se stupněm vědeckého zájmu o daný taxon v rámci čeledi *Ardeidae*.
3. Sestavit metodiku vyhodnocování siblicidního chování.
4. Porovnat behaviorálně-ekologické faktory vedoucí k obligátní a fakultativní siblicidě.
5. Porovnat behaviorálně-ekologické faktory vedoucí k siblicidě a vyjednávání mezi mládřaty „*negotiation hypothesis*“.

## 2. Siblicida

### 2. 1. Úvod

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). Siblicida je popsána u řady obratlovců, tato práce je zaměřena pouze na siblicidu u ptáků.

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.).

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 vytváří 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 rezerva pro případ, že bude hojnost potravy nebo jeden ze starších sourozenců bude zabit jinou cestou (predace, nemoc, atd.) (Mock and Parker, 1997).

R. J. O'Connor (1978) ukázal, že za jasných podmínek (velký nedostatek potravy) může být likvidace jednoho mláděte výhodná pro všechny členy rodiny. Ukázal, že hnízdo s  $n-1$  potomky má větší pravděpodobnost přežít než hnízdo s  $n$  potomky (O'Connor, 1978 ex Mock and Parker, 1997). Dále ukázal, že nejvíce bojů o postavení probíhá vždy mezi mláďaty podobně starými, tedy třeba mezi posledním a předposledním mládětem ve snůšce. Ploger and Mock (1986) se domnívají, že je to poměrně samozřejmé, vezmeme-li v úvahu, že mezi posledním a předposledním mládětem je jen malý věkový, a tedy i váhový rozdíl, proto má nejmladší mládě větší naději na výhru, než v jiných soubojích. Na druhou stranu předposlednímu mláděti hrozí, že bude-li častěji přepráno nejmladším, vymění si role a samo se stane nejslabším, proto má největší motivaci bojovat, může ztratit nejvíce (Ploger and Mock, l.c.). Tato situace, kdy se předposlední mládě propadne na pozici marginálního mláděte, se nazývá „*Progeny choice benefit*“ (Kozłowski and Stearns, 1989 ex Courtney et al. 2006).

Některé kritiky tvrdí, že náklady do vajíčka jsou tak veliké, že se rodičům nevyplatí podporovat siblicidu (např. Pijanowsky, 1992) .

Přesto přese všechno je zapotřebí si uvědomit, že je mnoho taxonů, kde se vyskytuje siblicidní chování, ale k redukci mláděte dochází jen výjimečně nebo vůbec ne. Důvod je prostý: boj může být velmi náročný – energeticky značně nevýhodný a velmi „drahý“ – i vítěz může nést velké následky (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. Asynchronní líhnutí a rozdíly mezi mláďaty**

Asynchronní líhnutí se ukázalo jako patrně nejdůležitější faktor ovlivňující siblicidu. U některých druhů je navíc kondice mláděte při vylíhnutí ovlivněna velikostí vajíček, tento



rozdíl většinou podpoří již výše zmíněné asynchronní líhnutí (Mock and Parker, 1997). Například u kormorána modrookého – *Phalacrocorax atriceps* (Phalacrocoracidae) je třetí vejce menší, a tak má C-mládě při vylíhnutí o 10 % (4 g) menší hmotnost než jakou měli jeho sourozenci při vylíhnutí. Vzhledem k tomu, že jeho sourozenci mají náskok, tak v reálném čase jsou o 70 % (B) a o 110 % (A) těžší. Tento rozdíl se vlivem siblicidy nadále prohlubuje, po 5 dnech od vylíhnutí posledního mláděte je rozdíl drastičtější: B-mládě dosahuje 200 % váhy nejmladšího a A-mládě dokonce 283 % jeho váhy (Mock and Parker, 1997). U jiných druhů může být rozdíl ještě výraznější, například u orla bělohlavého – *Haliaeetus leucocephalus* (Accipitridae) se sice C-mládě líhne se srovnatelnou váhou, jakou měli jeho sourozenci, tedy okolo 85 g, ale po 6 dnech váží méně (pod 80 g), zatímco jeho sourozenci mají okolo 470 g a 260 g (Gerrard and Bortolotti, 1988 ex Mock and Parker, 1997).

Jak již jsem zmínila výše, asynchronní líhnutí se nejspíš vyvinulo jako manipulace rodičů (Lack, 1954). A rodiče také mohou ovlivnit, do jaké míry se budou rozdíly prohlubovat. Množství potravy, které mláděta v prvních dnech dostanou, je totiž zcela pod kontrolou rodičů. Trpí-li v této době mláděta podvýživou a je-li zároveň hierarchizace pro rodiče nevýhodná, pak mohou zasáhnout a rozdíly mezi mláděty prakticky zrušit, například tak, že přednostně krmí nejmladší mládě nebo potravu dělí tak, že brání A-mláděti v monopolizaci potravy (Mock and Parker, 1997). Upřednostňování nejmladšího je známo pouze u pár druhů: Andulky – *Melospittacus* (Psittacidae) (Stamps et al, 1985 ex Mock and Parker, 1997), lejsek – *Ficedula* (Muscicapida) (Gottlander, 1987 ex Mock and Parker, 1997), na čemž je vidět, že pro rodiče je jen výjimečně výhodné zničit hierarchii mezi mláděty. Na druhou stranu na začátku není u většiny druhů rozdíl tak velký, ale může se zvětšovat v závislosti na množství dostupné potravy. Pokud je potravy nedostatek, rozdíly se zvětšují, a naopak je-li jí nadbytek, může dokonce rozdíl zcela zmizet.

Ukazuje se, že u některých duhu rodiče manipulují, do jaké míry budou mláděta rozdílná, záleží totiž na tom, kdy si matka sedne na vejce a do jaké míry je sezení ze začátku přerušované. Prokázaly to výzkumy na poštolce pestré – *Falco sparverius* (Falconidae) (Bortolotti and Wiebe 1993 ex Mock and Parker, 1997) a na kosu černém *Turdus merula* (Turdidae) (Magrath, 1989 ex Mock and Parker, 1997). Rozdílnost mezi mláděty kosa černého závisí totiž na tom, jak bohaté na potravu je hnízdní teritorium. Pokud bylo na potravu chudé, byly rozdíly mezi mláděty největší, pokud bylo potravy nadbytek, mláděta se líhla synchronně a byla stejně velká (Magrath l.c.). Tato „nevýhoda“ synchronního líhnutí může být setřena, pokud si rodiče vyberou jedno mládě, které preferují (Mock and Parker, 1997). To ukazuje, že samozřejmě množství potravy, kterou mládě dostává, je rozhodující.

Na úrovni populací bylo pozorováno, že se v dalším hnízdění nejvíce prosadí nejtěžší mláďata. Rodiče tedy mají opravdu dobrý důvod pro preferenci silných mláďat na úkor nejslabšího – většinou nejmladšího.

### **2. 3. Obligátní redukce jednoho mláděte**

Pro většinu zástupců této skupiny platí, že rodiče snesou 2 vejce, ale vylétne jen jedno mládě. Ve většině případů je mládě zabito krátce po vylíhnutí svým starším a silnějším sourozencem. Někdy ovšem buď vyhladoví nebo může dojít i k infanticidě. Z tohoto modelu je jen velmi málo výjimek: pelikán hnědý – *Pelecanus occidentalis* (Pelecanidae), ze 3 až 4 vajec pouze jedno mládě přežívá (Ploger, 1992). Nutno poznamenat, že některé studie (Drummond, 1993 ex Drummond 2003) tvrdí, že tento druh je fakultativně siblicidní. Terej žlutohý – *Sula leucogaster* (Sulidae) klade 3 vejce a opět přežívá jen jedno mládě (Nelson 1978) a dále sem patří šest druhů tučňáků rodu *Eudyptes* (Spheniscidae), kteří kladou 2 vejce, ale redukce mláděte probíhá neagresivní cestou (Mock and Lamey, 1991).

V rámci obligátní redukce se nám nabízí otázka, proč rodič produkuje vejce/mládě, které je předurčeno k záhubě, proč investují tolik energie pro nic?

Taková redukce mláděte byla pozorována u více jak 30 druhů ptáků, většina z nich patří do 4 tradičních řádů: tučňáci – *Sphenisciformes*, veslonozi – *Pelecaniformes*, krátkokřídli – *Gruiformes*, velcí dravci – *Accipitriformes*. První dva řády jsou koloniální a velmi vhodné pro zkoumání, na velkých dravcích bylo uděláno mnoho studií kvůli jejich ohroženosti, ale bohužel víme jen velice málo o siblicidě (a jejich důvodech) u krátkokřídliých. Důvodem může být i to, že krátkokřídli hnízdí v uzavřených hnízdech, která nejsou příliš vhodná pro studium.

#### **2. 3. 1. Modelové druhy**

Gargett (1977) studoval orla indomalajského – *Ictinaetus malayensis* (Accipitridae), který patří k větším dravcům (Gargett, 1977 ex Mock and Parker, 1997). Bylo u něj pozorováno 158 hnízd s dvojvaječnou snůškou a ukázal se pouze jeden jediný případ, kdy přežila obě mláďata. V době, kdy se začíná líhnout druhé mládě, je A-mládě staré 4 dny a je ve velmi dobré kondici, protože dostává dostatečné množství masa. Většinou dokonce začne A-mládě klovat do díry v pravě se líhnoucím vajíčku. B-mládě obvykle tento útok přežije a pak po nějakou dobu žije bez útoků ze stran svého sourozence. Když se B-mládě pokouší poprvé najíst, začne na něj starší útočit, údery jsou krátké, ale silné, takže se B-mládě stáhne. Prokázalo se, že A-mládě začne útočit bez ohledu na to, kolik potravy na hnízdě je. Byl pozorován případ, kdy v době útoku byla na hnízdě mršina vážící přes 5 kg (Gargett l.c.). Po

krátké pauze (do 1 hodiny) začne útočit A-mládě znovu a jeho klovance jsou silné a mířené na hlavu mladšího sourozence. Útoky se opakují s několikaminutovými přestávkami. Po těchto útocích je B-mládě obvykle dost zkrvavené. Druhý den se chová velmi ustrašeně a A-mládě pokračuje v útocích, zejména když se objeví jídlo. Další den již je mládě příliš slabé, aby se snažilo bránit nebo utíkat, rodiče mu přestávají nabízet potravu a mládě umírá (někdy je tento proces rychlejší) (Gargett l.c.). Během tohoto období A-mládě přibere okolo 50 g zatímco B naopak váhu ztrácí (do 20 g). Během doby, který jsou mláďata spolu, stráví bojem asi 5 – 10 % času.

Z veslonohých byl nejvíce studován pelikán bílý – *Pelecanus onocrotalus* (Pelecanidae), který má odlišnou strategii. Přestože tu jsou boje velmi časté, jen výjimečně umírá B-mládě na přímý důsledek zranění (Evans, 1996 ex Mock and Parker, 1997). A-vejce je asi o 4 % větší a A-mládě se vylíhne zhruba o 2 až 2,5 dne dříve. A-mládě nenapadá svého sourozence „bezduvodně“, tak jak je tomu u výše zmíněných orlů. Mláďata bojují o místo na hnízdě, protože rodiče, kteří přinášejí potravu v hrdelním vaku, krmí v 89 % bližší mládě, A-mládě stráví 97 % času na lukrativním místě, a pokud se tam mladšímu podaří dostat, klove ho tak dlouho, dokud B-mládě neustoupí dozadu. Velmi záhy jsou na zádech a hlavě B-mládě vidět početná zranění (Evans l.c.). Zadní mládě je nakrmeno jen v případě, že žadoní více než jeho sourozenec vepředu (což vzhledem k jeho vyhládlosti a zesláblosti není příliš často). Většina B-mláďat zemře během prvních pár dnů na vyhladovění. Pokud se mláďata dožijí 3 týdnů, dalo by se říct, že mají vyhráno, od tohoto věku jsou totiž v „jeslích“, kde je rodiče podporují až do vylétnutí. Jesle jsou místo, kde jsou mladí pelikáni pod dozorem jen několika dospělých jedinců a kam jim rodiče nosí potravu. Úmrtnost v „jeslích“ je minimální (Evans l.c.). Zdá se, že v siblicidě hrají roli i rodiče, kteří po vylíhnutí druhého mládě upírají potravu oběma, aby se jim nestalo, že omylem nakrmí B-mládě. S největší pravděpodobností se tak děje proto, že by pak bylo pro rodiče téměř nemožné vyživit v jeslích obě mláďata stejně dobře, aby měla šanci na přežití (Mock and Parker, 1997).

Na posledním místě se podíváme na případ, kdy za redukci mláděte nemusí stát siblicida (Mock and Lamey, 1991). Jde o případ tučňáka skalního – *Eudyptes chrysocome* (Spheniscidae), kdy mládě umírá na vyhladovění, které ovšem není spojeno s žádnou jinou formou agrese. První snesené vejce má velkou nevýhodu, protože je o 15 – 42 % menší než druhé vejce (jde o největší rozdíl ve velikosti ptačích vajec) (Warham, 1975 ex Mock and Parker, 1997) a navíc rodiče nezačnou s inkubací hned, ale až po 4 – 5 dnech, kdy je sneseno druhé, větší vejce. B-vejce je umístěno vždy blíž k tělu rodičů, má proto víc tepla, a navíc v případě útoku predátora je pravděpodobné, že bude sežráno méně hodnotné A-vejce (Mock

and Lamey l.c.). Zhruba ve 2/3 případů se vylíhnou obě vejce. Mláďata se vylíhnou buď současně, nebo se B-mládě vylíhne o den dřív. Z pozorování vyplývá (Lamey 1992 ex Mock and Parker, 1997), že 76 % A-mlád'at zemře během prvních 10 dnů. K bojům mezi mlád'aty nedochází jednoduše proto, že je B-mládě nepotřebuje, využívá své větší velikosti. Když přichází jeden z rodičů s potravou, vsune svůj zobák do jeho a všechnu potravu sežere. A-mládě je vklíněno mezi rodiče a svého většího sourozence a nemá v podstatě žádnou šanci dostat se k potravě. Pokud je potravy málo (většinou), A-mládě se nenažere nikdy a velmi záhy umírá hladu (Lamey l.c.). Ukrmit obě mlád'ata by nejspíše bylo při tak omezeném zdroji potravy neúnosné. Nicméně zůstává otázka, proč jsou u tučňáku obráceny role A a B mlád'at. Možná to vyplývá z toho, že rodiče inkubují až po snesení celé snůšky, a tak je pravděpodobnější, že první vejce padne za oběť nějakému predátorovi, a proto do něj rodiče investují méně.

### **2. 3. 2. Společné znaky taxonů s výskytem obligátní redukce mláděte**

Za prvé všechny druhy s obligátní siblicidou mají relativně malé snůšky, takže sázka je obrovská. Všechny mají rovněž pomalu rostoucí nidikolní mlád'ata, která vyžadují kompletní péči od obou rodičů. A za třetí všichni ptáci těchto druhů jsou dlouhověcí, takže se jim velká investice vrátí. Pro siblicidu je asi nejdůležitějším znakem to, že všechny druhy mají přehnaně velký rozdíl mezi mlád'aty, asynchronní líhnutí je zde umocněno nestejnou velikostí vajec a následujícím disproporčním kmením (Mock and Parker, 1997).

### **2. 3. 3. Evoluční důvody vzniku**

Teorie tvrdí, že se tento druh redukce vyvinul proto, aby byla populace udržena na únosné míře (fakt, že dnes řada zástupců – např. orli – je na vyhynutí tomu, ale lehce odporuje.) (Mock and Parker, 1997). Nicméně si musíme uvědomit, že to je uvažováno na individuální úrovni, selekce totiž působí na jednotlivce, nikoli na druh (Flegr, 2005).

Stále se ale nabízí otázka, proč tedy rodiče nesnesou jednoduše jen jedno vejce, teorie odpovídá, že jde o „vejce pro jistotu“ „*insurance egg hypothesis*“ (Doward 1962 ex Courtney et al. 2006), kdyby se to náhodou nepovedlo, došlo by k mnohem větší ztrátě energie a času než při produkci jednoho vejce navíc.

### **2. 4. Fakultativní siblicida**

Siblicida nemusí být v zásadě vůbec agresivní. K výrazným bitvám mezi mlád'aty dochází jen u malého počtu ptáčích druhů. Často to jsou opravdu jen velmi malé potyčky. Fakultativní siblicidu lze rozdělit na siblicidu podmíněnou „*dependent siblicide*“ a na siblicidu vrozenou „*inborn siblicide*“ (Mock, 1984). Důvody vzniku obou dvou strategií se

budu podrobně zabývat v kapitole 4. Siblicida u brodivých ptáků. Dále sem lze zařadit ještě „*non-lethal siblicide*“, takzvanou siblicidu, která nezabíjí (ke smrti mláděte nedochází vlivem sourozenců), která nespadá ani do jedné z předchozích kategorií (Mock and Parker, 1997).

#### **2. 4. 1. Siblicida, která nezabíjí**

U tohoto typu siblicidy dochází jen k malým bojům, která jsou spíše strkáním než opravdu ostrými střety. Jde vlastně o to, že starší mládě využívá při žadonění svou vahovou převahu a slabší mládě vytlačí. Proto se mláďata strkají i v době, kdy zde není rodič s potravou, jde o nejvýhodnější pozici na hnízdě (Ostreiher, 2001). Na druhou stranu je třeba říct, že u otevřených hnízd je většinou špatně predikovatelné, z jaké strany rodič přiletí – jinak je tomu u polouzavřených hnízd a ptáku hnízdících v dutinách (Mock and Parker, 1997).

V kapitole o asynchronním líhnutí jsem se zmiňovala o roli rodičů, kteří spíše straní silnějším, ale i když jsou nestranní, dělení potravy je vždy trochu nefér, a tak může vznikat asymetrie v rychlosti růstu mláďat. Navíc se samozřejmě mláďata nelíhnou úplně stejná, a tak se může prvotní malá asymetrie prohloubit. Zejména u malých ptáku (platí to i pro některé sovy – *Tytonidae*, Roulin, 2000) probíhá krmení tak, že každý přilet znamená jednu kořist pro jedno mládě. Rodiče si jen stěží mohou pamatovat, komu již dali a komu ještě ne, potravu obvykle dostane nejvíce žadonící mládě (nebo to, které je nejbližší) (Amundsen and Slagsvold, 1998), což ovšem ještě neznamená, že je to to mládě, které má největší hlad a které ještě nebylo nakrmeno. Toto nepřilíš agresivní chování je typické zejména pro pěvce – *Passeriformes* (Amundsen and Slagsvold, l.c.).

##### **2. 4. 1. 1. Žadonění**

Samozřejmě by bylo energeticky nevýhodné, aby mláďata žadonila neustále, ale vtip je v tom, že rodič, který chytil potravu a přilétá s ní na hnízdo, vydává takzvaný „potravní zvuk“. V tom okamžiku začínají všechna mláďata žadonit (Mock and Parker, 1997) a snaží se zaujmout co nejvýhodnější pozici, protože rozpoznají směr, odkud rodič přilétá. Největší mládě má největší šanci, že bude nejrychleji na správném místě. Studie ukazují (Amundsen and Slagsvold, 1998), že rychlost je nejdůležitější.

Terénní práce na drozdu stěhovavém *Turdus migratorius* (Turdidae) (Smith and Mongomerie, 1991 ex Mock and Parker, 1997) prokázaly, že síla žadonění závisí na tom, jak bylo mládě úspěšné. Pokud jednou uspěje, je příště mnohem energičtější než jeho sourozenci. Opakovaný neúspěch naopak způsobuje lenivost. Na druhou stranu, jsou-li mláďata v potravním stresu déle jak 2 hodiny, pak se síla žadonění opět značně zvedá (Mock and Parker, 1997). Stejně výsledky proběhly i u špačka obecného – *Sturnus vulgaris* (Sturnidae), kde bylo jedno mládě pokusně dáno do hnízda se staršími mláďaty a poté, co se vrátilo do

vlastního hnízda, žadonilo výrazně víc než předtím, nejspíš na základě tvrdého výběru v pokusném hnízdě (Kacelink et al., 1995 ex Mock and Parker, 1997).

Samozřejmě je také možné, že rodiče pěvců automaticky preferují největší mládě nezávisle na žadonění (Lack, 1956). Tuto představu potvrzuje chování rodičů různých druhů pěvců k mládřatům kukačky obecné – *Cuculus canorus* (Cuculidae). Jedna teorie také říká, že v době nedostatku si rodiče vyberou nejslabší mládě, které pak prakticky nekrmí, důsledkem čehož uhynie – jde o takzvanou nepřímou infanticidu – „*selective infanticide*“ (viz kapitola 3). Tyto hypotézy jsou ale v terénu obtížně testovatelné, jen stěží lze v případě uhynu mláděte říct, zda si ho rodiče vybrali či zda jeho úhyn způsobila neschopnost prosadit se přes silnější sourozence.

#### 2. 4. 1. 2. Dlouhodobý vliv

Byla pozorována (Krebs and Davies, 1993; Amundsen and Slagsvold, 1998) spojitost mezi velikostí při vylétnutí z hnízda a pravděpodobností dalšího přežití a vzhledem k tomu nemusí být tato forma siblicidy zdaleka tak nevinná. Garnett (1981) po 15 letech výzkumů na sýkoře koňadře – *Parus major* (Paridae) zkoumal závislost velikosti na přežívání. Zjistil že závislost rostla lineárně, na 1 g váhy se pravděpodobnost přežití zvýšila o 2,5 % (Garnett, 1981 ex Mock and Parker, 1997). U vodních ptáků byla prokázána podobná korelace mezi vahou při opuštění hnízda a přežíváním do reprodukčního věku. Na příklad buňák severní – *Puffinus puffinus* (Procellariidae) odlétá z Británie na zimoviště do Brazílie a na hnízdění se vrací do rodných kolonií. Pozorování prokázala, že mládřata, která byla při výletu z hnízda větší, se vrací ve větším počtu než jejich menší sourozenci. Z mládřat vážících pod 400 g přežilo jen asi 10 %, ti kteří dosáhli váhy mezi 500 g a 600 g, měli šanci na návrat okolo 20 % a z mládřat s vahou okolo 650 g se vrátilo necelých 40 % (Crossner, 1977 ex Mock and Parker, 1997). To ukazuje, že náročnou cestu přes moře nepřežije víc jak polovina i těch největších mládřat a šance na úspěch těch drobných je mizivá. Tady se ukazuje, že není tak docela pravda, že nenásilná forma silicidy není letální. Prakticky stejné výsledky vyšly i u Tereje jihoafrického – *Sula capensis* (Sulidae) (Jarvis, 1974 ex Mock and Parker, 1997). Naopak téměř žádnou korelaci mezi vahou a přežitím nelze nalézt u alkouna úzkozobého – *Uria aalge* (Alcidae) (Hedgren, 1981 ex Mock and Parker, 1997) ani u papuchalka ploskozobého – *Fratercula arctica* (Alcidae) (Harris and Rothery, 1985 ex Mock and Parker, 1997) či u krahujce obecného – *Accipiter nisus* (Accipitridae) (Newton and Moss, 1986 ex Mock and Parker, 1997).

Nejlépe zpracovaným příkladem dlouhodobého vlivu silicidy, která nezabíjí, je racek západní *Larus occidentalis* (Laridae) (Spear and Nur, 1994). V době, kdy jsou mládřata na

hnízdě, připadá víc jak 50 % úmrtí na C-mládě, v době dospívání (do 9. měsíce života) je stále ještě nejvíce úmrtí mezi C-mláděty, ale rozdíl již není tak markantní (jen asi 10 %), v době před rozmnožováním (okolo 2. roku života) již procento úmrtnosti nezávisí na pořadí vylíhnutí (Spear and Nur l.c.). Má se za to, že v juvenilním období ještě značně působí množství potravy, které mládě dostalo. C-mládě je po opuštění hnízda nejslabší, a proto velmi pravděpodobně i nešikovnější než ostatní, uloví si méně potravy, je slabé a také se snáze stane kořistí. A však ta mláděta, která přežijí toto období života, již patrně vyrovnala váhový deficit, a tak se v dalším období již neliší od svých starších sourozenců a pořadí mláděť již nemá vliv na mortalitu.

Tedy v dlouhodobém pohledu na věc, u některých druhů siblicida, která nezabíjí, naopak zabíjet může, nicméně zde nejde mluvit o celkovém fenoménu.

#### **2. 4. 2. Vrozená siblicida**

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 mláděta. 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).

První příklad reprezentuje mnoho druhů racků – *Laridae* hnízdících na útesech, pro které je typické, že A-mládě dotlačí ostatní mláděta na okraj římsy, odkud často spadnou (Braun and Hunt, 1983). Podobný jev byl pozorován u střízlíka kaktusového – *Campylorhynchus brunneicapillus* (Troglodytidae), který hnízdí nejčastěji v kaktusech. Nejstarší mládě vytlačuje ostatní ven a ta se pak velmi často při pádu zabíjí nabodnutím na trny kaktusů (Simons and Martin, 1990 ex Mock and Parker, 1997). Nejvíce úmrtí B-mláděť u tereje modronohého – *Sula nebouxii* (Sulidae) je způsobeno tím, že A-mládě vyžene svého sourozence až za okraj hnízda. Vzhledem tomu, že terejové jsou koloniální ptáci, bývá zde B-mládě zabito některým z dospělců sousedního páru (Drummond, 1986 ex Drummond 2003).

#### **2. 4. 3. Podmíněná siblicida**

Podmíněná siblicida – „*dependent siblicide*“ 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 je smrt hladem (Mock and Parker, 1997).

Chování mláděť 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 dobře prozkoumaným podmíněně siblicidním druhem je volavka velká – *Ardea herodias* (Ardeidae) (Mock, 1984).

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 přináší 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).

#### **2. 4. 4. Agrese ve fakultativní siblicidě**

Tato kapitola se zabývá agresí, ale hned na začátku je třeba říct, že u většiny ptačích druhů k agresi vůbec nedochází (Mock and Parker, 1997). Samozřejmě je možné, že toto konstatování nemusí být pravdivé, protože záchvaty agrese bývají krátké a mohou být snadno přehlédnuty. U většiny druhů ptáku nejsou hnízda sledována nepřetržitě či alespoň větší část dne. Pokud ve fakultativní siblicidě dochází k bojům, pak jde většinou o postavení v hierarchii. Největší boje obvykle probíhají mezi posledním a předposledním mládětem ve snůšce (Ploger and Mock, 1986). Potenciální změna v hierarchii může znamenat největší zisk „benefit“, pokud se nejmladšímu podaří získat pozici předposledního značně tím zvýší pravděpodobnost přežití. Naopak pro předposlední mládě znamená přesun na poslední místo velkou ztrátu „cost“ (někdy i smrt). Většina ptačích druhů s asynchronním líhnutím má totiž pouze jedno vejce navíc, tedy pouze jedno mládě „musí“ zemřít (Mock and Parker, 1997). Podle této hypotézy (Ploger and Mock, l.c.) nejvíce bojů vyvolává právě předposlední mládě. Na příklad u racka tříprstého – *Rissa tridactyla* (Laridae), který má 2 vejce ve snůšce, vyvolává A-mládě 118 ze 120 bojů (Braun and Haunt, 1983) a u volavky rusohlavé – *Bubulcus ibis* (Ardeidae), snášející 3 vejce, začne B-mládě útokem na C-mládě 75 % všech bojů na hnízdě (Mock and Lamey, 1991).



Míra agrese mezi mláďaty se u různých druhů liší. Lze tedy rozdělit druhy, u kterých se vyskytuje fakultativní redukce mláděte, na ty kde 1) není žádná agrese mezi mláďaty, 2) kde je fakultativní a 3) kde je obligátní. (Mock and Parker, 1997)

Do první skupiny lze zařadit řadu tučňáků z rodů *Eudyptes* a *Spheniscus* a *Columba* (Spheniscidae) (Mondloch, 1993), kde siblicida probíhá stejně jako u výše zmíněného rodu *Eudyptes*, pouze s tím rozdílem, že menší mládě dostane přebytek potravy, a tak výjimečně přežívá, a dva druhy momotů – *Eumomota* (Momotidae) ((Mock and Parker, 1997). Dále sem patří několik dalších druhů ptáků, jejichž příbuzní jsou naopak extrémně agresivní, například pár druhů malých dravců (například některé druhy sokolů – *Microhierax* (Falconidae), Newton, 1977 ex Mock and Parker, 1997), kteří mají všechna přizpůsobení pro agresivní siblicidu (i možnost monopolizace), a přesto ji zatím z nezjištěných příčin nevyužívají (Newton, l.c., ex Mock and Parker, l.c.).

Do druhé skupiny, kde je agrese fakultativní, patří druhy, schopné přizpůsobovat sílu boje vnějším podmínkám, prokazatelně sem patří: terej modronohý – *Sula nebouxii* (Sulidae), volavka rusohlavá – *Bubulcus ibis* (Ardeidae), volavka velká – *Ardea herodias* (Ardeidae) a orlovec říční – *Pandion haliaetus* (Pandionidae). U něj lze fakultativní agresi pozorovat snad nejlépe, je-li dobrá sezona, agresivita se vůbec neprojeví, a je-li naopak potravy málo, bývá agresivita pro nejmladšího fatální (Mock and Parker, 1997). Nicméně existují i další druhy, které vykazují jisté změny v závislosti na měnících se podmínkách prostředí (nicméně jistá míra agrese je patrná vždy): patří sem racek tříprstý – *Rissa tridactyla* (Laridae), chaluha antarktická – *Stercorarius maccormicki* (Stercorariidae) a některé druhy středně velkých dravců (Mock and Parker, l.c.). Newton (1977) prokázal, že agrese u dravců stoupá s časem, v němž jsou mláďata na hnízdě sama (to ale samozřejmě závisí i na množství potravy).

Skupina, kde se agresivita vyskytuje vždy bez ohledu na vnější podmínky, zahrnuje zejména druhy hnízdící v dutinách. Mláďata neustále soupeří o místo u ústí dutiny, kam přilétají rodiče s potravou (Mock and Parker, 1997). Patří sem ledňácci – *Alcedo* (Alcedinidae), vlhy – *Merops* (Meropidae) a dále většina druhů rodu *Eumomota* (Momotidae). Vlhy – *Merops* zabíjejí své sourozence silnými čelistmi. Podobné situace známe i z jiných tříd, třeba u savců se obdobně chovají hyeny (Wachter, 2002). Stejným způsobem jako vlhy zabíjejí v hnízdě ostatní mláďata i medozvěstky – *Indicatoridae*, zde ovšem nejde o siblicidu ale o hnízdní parazitizmus (Mock and Parker, l.c.).

Dále s agresivitou souvisí velmi zajímavý jev, popsáný u některých koloniálně hnízdících ptáků. Někdy se stává, že se nejmladší mládě snaží zachránit u sousedů, žadoní tam o potravu a občas se snaží vyhledat si rodinu, kde by nebylo na posledním místě

v hierarchii. Pokud se mu to podaří, mluvíme o takzvané adopci „*Adoption Benefit*“ (Holley, 1981 ex Courtney et al. 2006). Ve většině případu jsou tato mláďata dospělci zahrnata nebo zabita, jsou ale známy případy, kdy se C-mláděti podaří zaujmout místo A-mláděte v jiném hnízdě, většinou přitom vyhodí jedno z vajec (popsáno u některých na zemi hnízdících druhích, například u tereje modronohého – *Sula nebouxii* (Sulidae) (Courtney et al. 2006) a volavky bílé – *Egretta alba* (Mock and Parker, 1997)).

## 2. 5. Kanibalismus po redukci mláděte

Dlouho se předpokládalo, že mládě bývá po zabití sežráno někým z rodiny, nejčastěji jedním ze sourozenců. Z pohledu mláděte jde přece o potravu a mohla by to být prvotní výhoda smrti sourozence.

Prokazatelně k takovýmto formám kanibalismu dochází u kalouse pustovky – *Asio flammeus* (Strigidae) (Ingrom, 1959 ex Courtney et al. 2006), kde dokonce rodiče dělají spížírnu blízko hnízda tak, aby byla pod kontrolou nejstaršího mláděte. Zabitě mládě do této spížírny ukládají, patrně proto, že mládě bývá zabito počátkem sezony, kdy je potravy ještě dost. Starší mládě tak může zkonzumovat svého sourozence v době nedostatku na konci sezony – jde o takzvaný „*Icebox benefit*“ (Ingrom l.c.). Tato hypotéza předpokládá, že jednou z hlavních příčin pro vznik siblicidního chování je zisk z kanibalismu. Něco podobného se děje i u jestřába lesního – *Accipiter gentilis* (Accipiteridae); v případě, že matka zmizí déle než na 3 dny, A-mládě zabije a sežere C-mládě a je ochotno na chvíli přerušit činnost jen proto, aby odehlo B-mládě, které občas spadne a zabije se (Boal and Bacorn, 1994). Je znám ještě jeden druh, kde dochází k požívání mrtvolek, a to asi ve ¼ až ½ případů úmrtí u poštolky pestré – *Falco sparverius* (Falconidae) (Bertolotti, 1991 ex Mock and Parker, 1997).

Přes tyto příklady u většiny sledovaných siblicidních druhů ke kanibalismu nedochází, ve většině případů mrtvé mládě shnije na dně hnízda (Mock and Parker, 1997). Důvod je prozaický: mládě, které bylo zabito, je obvykle ještě dost mladé a navíc vyhladovělé, a tudíž není příliš kvalitní potravou. Vzhledem k malému počtu případů kanibalismu a k tomu, že ani u toho mála k němu nedochází vždy, zdá se myšlenka, že jednou z příčin siblicidy – a to i u druhů, kde ke kanibalismu dochází – může být právě touha po této kořisti, poněkud absurdní.

## 2. 6. Vztahy mezi mláďaty po vylétnutí

Přestože se většina prací zabývá pouze obdobím na hnízdě, existují druhy, kde rodina zůstává spolu dlouhou dobu po vylétnutí z hnízda. Patří sem potápky – *Podicipediformes*

a jeřábi – *Gruidae* . Prvně zmiňovaní vytvářejí kočovná pseudohnízda. Mláďata jeřábů jsou po určité době schopna následovat rodiče (vylétnout z hnízda), ale ještě si nejsou s to ulovit potravu, podobná situace je i u ústřičníka velkého – *Haematopus ostralegus* (*Haematopodidae*), kde se mláďata po vylétnutí perou o potravu, kterou pro ně rodiče musejí zpracovávat (Shafrield 1981 ex Mock and Parker, 1997). Pro všechny výše zmíněné druhy platí, že mláďata jsou plně odkázána na rodiče i nadále, a tak i rivalita přetrvává dál (Mock and Parker, 1997).

Berneška bělolící – *Branta leucopsis* (*Anatidae*) vytváří rodinná hejna s více jak 6 mláďaty (Black and Owen, 1984 ex Mock and Parker, 1997). Hierarchie je zpočátku spíše zvyková, protože housata se líhnou maximálně během 36 hodin, i když je pravda, že prvně vylíhlé do ostatních klove hned od počátku. Tato zvyková hierarchie se ovšem naruší okolo 40. dne, kdy samci přerostou své sestry a během následujících 10 dnů se vytvoří hierarchie nová, kde na prvních místech jsou vždy silnější samci. Výhoda nejsilnějších spočívá v tom, že mohou zůstat s rodiči nejdéle, čímž získávají snáz potravu. Mezi 6. a 9. měsícem se rodina rozchází, první opouští rodinné hejno nejnižší postavené mládě (téměř vždy samice), které je vyštípáno rodiči a dominantním sourozencem (Black and Owen, l.c.).

Podobná situace nastává u sojky šedé – *Perisoreus canadensis* (*Corvidae*), kde dominantní mládě vyžene ostatní mláďata z rodičovského teritoria krátce po vylétnutí (Strickland, 1991), což pro ně může být dost nebezpečné. Důvod je prostý: mláďata jsou sice vyhnána v červenci, kdy je potravy dostatek, ale je třeba začít vytvářet zásoby na tvrdou zimu, dominantní mládě si tak zajišťuje zmenšení skupiny, která má pak větší šanci na přežití. Sojky si vytvářejí na svém teritoriu skrýše, které si pak hlídají. Podobná práce existuje z Norska pro sojku zlověstnou – *Perisoreus infaustus* (*Corvidae*), tam je však hlavní výhodou pro mládě zůstat v optimálním teritoriu rodičů, kde je výrazně nižší riziko predace než v suboptimálních biotopech (Griesser et al., 2006).

Veškeré výše popsané chování se dá považovat za určitý druh siblicidy. I tento typ má samozřejmě různé formy, a tak někdy vlastně o moc nejde (berneška), ale v některých případech může docházet i k úmrtím vyhladovělých nebo vypuzených mláďat.

Úplně obrácenou strategii mají rodiny vytvářející helpry (pomocníky při hnízdění) nebo druhy, které vytvářejí rodinná teritoria (Mock and Parker, 1997) – na jednom území hnízdí společně matka, dcery a synové, i když i tady občas nadále funguje hierarchie, zejména pokud v teritoriu zůstane spolu více mláďat stejného pohlaví. Příklad nade všechny byl pozorován u datla sběrače – *Melanerpes formicivorus* (*Picidae*), kdy starší samice ukradla a zabila vejce své vlastní sestře (Mumme et al., 1983 ex Mock and Parker, 1997).

Velmi zajímavý je obrat ve vývoji orlovce říčního – *Pandion halietus* (Pandionidae), který je fakultativně siblicidní (Mock, 1990), dokud jsou mláďata na hnízdě, ale po vylétnutí spory mezi sourozenci končí a oni se společně učí lovit ryby a aktivně kooperují (Orians, 1969 ex Mock and Parker, 1997). Je dokázáno, že mláďata, která se společně učí vyrovnat se s větrem, s odrazem na hadině a se změnou prostředí při potápění, se nažerou více než ta, která zůstanou s rodiči sama (Orians, l.c. ex Mock and Parker, 1997). Tady je jasnou výhodou přestat se po vylétnutí o potravu prát, ale začít kooperovat.

Závěrem lze říci, že většina ptačích rodin končí po vylétnutí mláďat. U rodin, které přetrvávají, však nové vztahy mezi mláďaty nezávisí na předchozím vývoji vztahů, ale na tom, jak jsou mláďata samostatná, co potřebují k životu a také na okolních podmínkách.

## **2. 7. Další faktory ovlivňující siblicidu**

### **2. 7. 1. Hladina testosteronu**

Vliv testosteronu na agresivitu je znám u mnoha nejen ptačích druhů. A tak Sasvari s kolegy (1999) testoval, jakou roli hraje testosteron v siblicidě. Studie probíhala na čápu bílém – *Ciconia ciconia* (Ciconiidae), jehož hnízda byla sledována během tří sezón. Do výsledků byla zařazena jen ta, kam se jim povedlo dostat do hodiny po vylíhnutí 1. mláděte. Všechny tyto snůšky měli 4 mláďata a byly kontrolovány každých 10-14 hodin. Mláďatům byla odebrána krev mezi 5. a 15. dnem od vylíhnutí prvního mláděte. Mláďata tedy nebyla při odběru stejně stará, protože 3. a 4. mládě bývá o den až dva mladší než ostatní (Sasvari et al., 1999).

Nejvíce testosteronu bylo vždy naměřeno A-mláděti, ale ukázalo se, že mu hladina stoupá pokud jedno mládě zemře. A-mláďata v hnízdech, kde přežili všichni sourozenci, vykazovala nižší hladinu než jejich vrstevníci, kteří svého sourozence zabili (Sasvari et al., l.c.).

Dále bylo prokázáno, že mláďata s vyšším množstvím testosteronu reagují rychleji na přinesení jídla, tedy A-mládě nejnáze získá přinesenou potravu (Sasvari et al., l.c.).

### **2. 7. 2. Pohlaví mláďat**

Již Lack (1954) poukázal na sexuální dimorfismus a s tím související různou rychlost růstu. Předpokládá, že by to mohlo mít vliv na siblicidu, zejména pak u dravců a sov, kde jsou obvykle samice větší (naopak u krkavcovitých (Howe, 1976) jsou výrazně větší samci). Vycházíme-li z předpokladu, že větší pohlaví toho více sežere, pak je logické, že také bude více trpět siblicidou (Mock and Parker, 1997). A tato domněnka byla prokázána u samčích mláďat vlhovce nachového – *Quiscalus quiscula* (Icteridae), která nesla experimentální

synchronizaci (za normálních podmínek mají vlhovci asynchronní líhnutí) výrazně hůře než jejich sestry (Howe, 1976 ex Mock and Parker, 1997). Stejně tak i u kavky obecné – *Corvus monedula* (Corvidae) podléhají obecně samčí mláďata více redukci než menší samice (Røskaft and Slagsvold, 1985 ex Mock and Parker, 1997). Na druhou stranu musíme přihlídnout i k tomu, že kromě zvýšených požadavků na příjem potravy, poskytuje sexuální dimorfismus i velikostní výhodu. Například samci vlhovce červenokřídlého – *Agelaius phoeniceus* (Icteridae) využívají své velikosti k tomu, že kradou jídlo nad hlavami svých sester (Teather, 1992).

Dále může sexuální dimorfismus ovlivnit siblicidu u velmi agresivních druhů, například u dravců. Kupříkladu patří-li druhé vylíhnuté mládě k silnějšímu pohlaví a je-li jeho starší sourozenec opačného pohlaví, pak může být značně otřesena výhoda prvního a v krajních případech se mohou i role obrátit (Edwards and Collopy, 1983 ex Mock and Parker, 1997). Většinou to ovšem vede ke stabilizaci vztahů a oba mají stejné šance na přežití.

Někteří ptáci jsou ale schopni manipulovat s pohlavím potomků, a tak bylo prokázáno u orla bělohlavého – *Haliaeetus leucocephalus* (Accipitridae), kde jsou samice v dospělosti až o 25 % těžší než samci, že se v hnízdech vyskytuje statisticky významně málo kombinací, kdy by se první vylíhl samec a po něm samice, kdežto všechny ostatní kombinace (samice-samice, samice-samec, samec-samec) byly zastoupeny rovnoměrně (Bortolotti, 1986). Rodiče zde patrně manipulují s pohlavím a pořadím mláďat, proto aby nedošlo k vyrovnání sil (mláďata se jsou schopna zabít jen ve velmi mladém věku) a aby zůstala zachována výhoda pro A-mládě. Je totiž pravděpodobné, že rodiče by neuživili oba potomky, druhou možností je, že by boje, v případě kdy první narozené roste pomaleji, byly natolik tvrdé, že by oba zahynuli. Ať tak či tak, oboje by byla pro rodiče ztráta. Výsledky u orla skalního – *Aquila chrysaetos* (Accipitridae) jsou poněkud odlišné, protože jejich růst probíhá jinak, ale stejně nejvíce úhynů 2. mláděte nastává, když je první vylíhnuté mládě samice (Edwards et al., 1988 ex Mock and Parker, 1997).

U ledňáka obrovského – *Dacelo novaeguinea* (Alcedinidae), kde je samice nejen větší, ale také rychleji roste, je obvykle nejagresivnější A-mládě. Pokud je B-mládě samice a je-li navíc mezera mezi nimi malá, jsou boje vyrovnané a jen se znásobí agrese vůči C-mláděti, které pak bývá zabito často i 1. den po vylíhnutí (Nathan et al., 2001).

Na druhou stranu u řady druhů není rozdílná velikost pohlaví způsobena rychlostí růstu, ale jeho délkou (Drummond et al., 1991). Například u tereje modronohého – *Sula nebouxii* (Sulidae), kde v dospělosti dosahují samice 127 % váhy samce, předběhnou samičí mláďata své starší bratry (čtyřdenní rozdíl v líhnutí) až 37. den života a v té době už opravdu

siblicida neprobíhá. V hnízdech, kde se nejdříve vylíhl samec a poté samice, nedocházelo k žádným výměnám pozic. Rovněž B-mlád'ata samčího pohlaví dopadla stejně bez ohledu na pohlaví jejich staršího sourozence. (Drummond et al., 1991)

A navíc manipulace s pohlavím u prvorozených může mít i jiné důvody než podporu siblicidního chování. Kupříkladu u poštolek pestrých – *Falco sparverius* (Falconidae) poměr pohlaví v prvních snůškách (v dané sezoně) je vychýlen k samičímu pohlaví, kdežto pozdní hnízdění jsou vychýlena na druhou stranu. Patrně je to způsobeno kondicí rodičů, na konci sezony je snazší uživit samce – jsou menší, a tak pro růst potřebují méně potravy. U poštolky obecné – *Falco tinnunculus* (Falconidae) je tomu přesně opačně, na začátku sezony (okolo poloviny dubna) se mezi A a B-mlád'aty objevuje nejvíce samců, C a D-mlád'ata nejsou vyhraněna a mezi E a F-mlád'aty převládají samice. Na konci sezony je to přesně opačně (Dijkstra et al., 1990 ex Mock and Parker, 1997). Důvod pro tento jev je také odlišný, jde nejspíše o fakt, že samci, kteří se vylíhli na začátku roku, mají ještě šanci zahnízdit již v příštím roce (později narození již nevybojují teritorium), zatímco u samic se šance nemění. (Mock and Parker, 1997)

Tedy u velké většiny druhů (nepočítáme-li velké dravce) sexuální dimorfismus příliš do siblicidy nezasahuje a různé poměry mezi pohlavími ve snůšce mohou mít různé příčiny. Navíc ne vždy lze zcela jednoduše určit, jakého pohlaví byl zemřelý sourozenec, i když dnes s používáním molekulárních metod je to jednodušší. Obecně se vlivu sexuálního dimorfismu na siblicidu nepřikládá taková důležitost a v této souvislosti není příliš studovány (Mock and Parker, 1997).

## **2. 8. Kritika teorie redukce mláděte**

Objevilo se mnoho kritik Lackovy teorie redukce mláděte, vystavěné na asynchronním líhnutí. Například Pijanowsky (1991; 1992) jí vyčítá, že ignoruje fakt, že množství přeživších C-mlád'at je velké, a především, že počet hladovějících je ve špatné sezoně stejný u hnízd s asynchronním hnízděním jako u hnízd ze synchronovaným líhnutím. Dále se zmiňuje o velkém vlivu velikosti vejce na přežití mláděte a tvrdí, že některá C-vejce jsou tak malá, že by mlád'ata v podstatě neměla šanci přežít, i kdyby se vylíhla jako jediná. A především vychází z Amundsenova a Stoklandova tvrzení, že úmrtí 3. mláděte ve snůšce je neadaptivní. Podobné kritiky znějí i v modelu Temme – Charanovského (Temme and Charanov, 1987).

Pijanowsky (1992) vytvořil svoji hypotézu vzniku redukce mláděte a siblicidy. Říká, že roky hojné a chudé existovaly vždy a že existují pouze dvě možné varianty chování. První, kdy rodiče synchronizují líhnutí, a tak se jim narodí všechna mlád'ata o velikosti B-mláděte, kde žádné mládě nemá velikostní výhody. V dobrém roce přežijí nejspíše všechny, ve

špatném, přihlédneme-li k tomu, že neexistují žádné výhody, tak se strádání hlady rovnoměrně rozloží a všichni mají stejné šance na přežití. Označíme-li šanci na přežití (odečteme-li mortalitu způsobenou parazity, predací atd.) v hojném roce B (tedy, protože se geny rodičů přenášejí do další generace, můžeme to označit za výtěžek pro rodiče) a zvolíme-li koeficient pro špatný rok  $q$ , kde  $q$  je z intervalu  $(0, 1)$ , pak můžeme výtěžek ve špatném roce zapsat jako  $q * B$ . Druhé alternativní řešení problému střídání sezón je to, že rodiče začnou inkubovat snesená vejce najedenou a o den či dva později přidají do snůšky ještě jedno (zvláštní případ asynchronního líhnutí). Tedy všechna mláďata až na jedno se vylíhnou současně, poslední má velikostní nevýhodu a v souladu s tím menší pravděpodobnost na přežití. V dobrém roce, označíme-li šanci na přežití nejmenšího jako  $c$ , je celkový výtěžek  $B - 1 + c$ , v nepříznivé sezoně poslední mládě nejspíše zahyne, čímž způsobí, že ostatní mláďata mají dost potravy pro přežití, tedy celkový výsledek je  $B - 1$ .

Z těchto čísel vyplývá, že v případě, že převládají na potravu chudé roky, jasně vede druhá strategie. Čím více je kvalitních sezón, tím méně je asynchronní líhnutí výhodné a v momentě, kdy začnou převažovat hojná období, je jasně výhodnější strategie synchronizace líhnutí. Samozřejmě to závisí i na výše zmíněných parametrech  $c$  (šance na přežití nejmladšího mláděte) a  $q$  (stupeň nepříznivosti daného roku). Tedy na tom, jaké procento C-mláďat v dobrých letech přežije – je-li to nad 50 %, pak se opět vychyluje ručička spíše k asynchronnímu líhnutí. Je-li zase naopak velmi vysoký parametr  $q$ , tak to může způsobit, že výhodnou se stane první strategie, tedy strádání rovnoměrně rozložit mezi všechna mláďata. Z praxe také víme, že asynchronní líhnutí vykazuje jen malé rozdíly v počtu vylétnuvších mláďat během střídání dobrých a špatných let (např. Mock a Parker, 1986).

Pijanowsky (1992) dále tvrdí, že i když nejmladší mláďata přežijí v asynchronním líhnutí, jsou méně životaschopná než jejich kolegové ze synchronizovaných líhnutí. To podle něj ukazuje, že pokud redukce mláděte nastává jako výsledek asynchronního líhnutí i v době potravní hojnosti, pak nemůžeme tvrdit, že teorie redukce mláděte je adaptace. Takovéto chování se označuje za maladaptivní, tedy takové, které ohrožuje přežití (Flegr, 2005).

Pianowsky zde vychází z Temme-Charanovského modelu o redukci mláděte (1987), kde se říká, že asynchronní líhnutí vzniká v rámci nepředpověditelných potravních podmínek, kdy rodiče vytvoří takovou snůšku, jaká by byla vhodná pro dobrou sezonu, a pokud nastane hladové období, tak přebyteční potomci zahynou (Temme and Charanov, 1987). Podle modelu Temme-Charanovského se takové chování vyplatí druhům, pro něž není úhyn potomků takovou ztrátou energie. Ostatní druhy řeší nepredikovatelnost potravy tím, že vytvářejí snůšky, kde je počet vajec shodný s průměrem pro dobrý a špatný rok.

Pianowského model (1992) si vzal z tohoto modelu důvod pro vznik asynchronního líhnutí, avšak liší se v tom, že počítá ztrátu při asynchronním líhnutí v dobrém roce (tedy „zbytečná“ úmrtí). Druhým rozdílem je to, že Pianowsky jako alternativní verzi bere synchronní líhnutí (o stejném počtu mlád'at), kdyžto Temme a Charanov mění počet vajec ve snůšce.

Závěr teorie je jasný: redukce mláděte a asynchronní líhnutí může být adaptivní jen v případě, že cena za ztrátu mlád'at v dobré sezoně je nižší než ztráta, kterou utrpí synchronní páry v roce chudém na potravu nebo v případě, že roky hojnosti jsou ojedinělé.

### 3. Výběrová infanticida

Výběrová infanticida je jev, kdy rodiče záměrně zabijí (nebo nechají zemřít) jedno či více svých mlád'at (Mock and Parker, 1997). Ovšem rodiče nezabijí kterékoli mládě, 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 zabijí své potomky, aniž by je polykali (Stanback and Koenig, 1992 ex Mock and Parker, 1997). Za infanticidu se považuje přímé zabití mláděte, upírání potravy či opuštění mlád'at nebo snůšky (Mock and Parker, 1997).

Například rodiče tučňáka magellanského – *Spheniscus magellanicus* (Spheniscidae) preferují jedno mládě a druhému dávají jen nadbytečnou potravu, to tedy většinou uhynie (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 mlád'ata a opouštějí nevylihlá vejce, zajímavé ovšem je, že nelze stanovit přesný počet mlád'at, po kterém opustí hnízdo (Gullion, 1954 ex Mock and Parker, 1997). Výběrová infanticida je typická hra o co nejlepší fitness.

Na těchto případech je vidět, že infanticida může mít velký vliv na redukci mláděte. Kupříkladu u racka mexického – *Larus heermanni* (Laridae) uvádí jedna studie (Urrutia and Drummond, 1990), že C-mládě uhynulo ve 13 případech ze 14 a podle pozorování 7 z nich



rodiče klovali v době, kdy ještě žila. Mláďata nejspíše nezemřela na uklování, ale na vyhladovění (přestala žadonit) nebo na stres z horka – rodiče zde nejsou pouze živiteli, ale také poskytují stín před tropickým sluncem. Výrazně menší počet infanticidy se vyskytuje u čápa bílého – *Ciconia ciconia* (Ciconiidae), kde na přímý zásah rodičů zemřelo během prvních dvou týdnů 9 z 63 nejmladších mláďat (Tortosa and Redondo, 1992 ex Mock and Parker, 1997). U tučňáka královského – *Eudyptes schlegeli* (Spheniscidae) dokonce matka likviduje menší vejce okamžitě po snesení (St Clair et al., 1995 ex Mock and Parker, 1997). Přímý vliv na redukci mláďete mají občas rodiče u některých druhů čápů – *Ciconia* (Ciconiidae), racků – *Larus* (Laridae), datlů – *Melanerpes* (Picidae), slípek – *Porphyrio* (Rallidae) a lysek – *Fulica* (Rallidae). Vzhledem k tomu, že se za infanticidu považuje i opuštění mláďat či vajec (viz výše), patří sem i některé druhy potápek – *Podicipedidae*, jeřábů – *Gruidae* a pelikánu – *Pelecanidae* (Mock and Parker, 1997).

Přesto se ale zdá, že ve většině případů se rodiče snaží nejmladší mládě – pokud se již vylíhne – udržet při životě, ovšem za co nejmenší cenu. Pravděpodobně proto, že pokud by náhodou přežilo, pak se jim tato investice vrátí (Mock and Parker, 1997).

## **4. Siblicida u brodivých ptáků**

### **4. 1. Úvod**

Siblicida se nejčastěji sleduje na čeledi volavkovitých – *Ardeidae*. Důvodů pro zkoumání je mnoho: mají velká těla, jsou povětšinou denní a koloniální. Jejich mláďata se líhnou asynchronně, jsou přiměřeně ozbrojena – kvůli způsobu života dospělců (chytání ryb). Mají dlouhé zobáky, prodloužený šestý krční obratel, který vytváří charakteristickou smyčku na krku, a především s tím související svalovinu krku, která umožňuje prakovité vymrštění zobáku. Vzhledem k tomu, že se zručnost zobáku vyvíjí velmi rychle (i moucha může být chycena jednoměsíčním mládětem), mohou být zranění velká (Mock and Parker, 1997). Dalším důvodem pro zkoumání volavkovitých může být jejich dlouhověkost. V neposlední řadě ke zkoumání přispěl jistě fakt, že si Owen již v roce 1955 všiml, že poslední vylíhnuté mládě u volavky popelavé – *Ardea cinerea* (Ardeidae) umírá nejdříve.

### **4. 2. Hnízdění volavkovitých**

Z pozorování rodů *Ardea* a *Egretta* vyplývá, že po návratu ze zimovišť samci začínají bojovat o hnízda, většinou se snaží obsadit stará hnízda. Po obsazení hnízd dochází k dvoření a páření (Mock and Parker, 1986). Přestože u volavkovitých jako koloniálních ptáků dochází k mimopárovým kopulacím, není zatím prokázán vliv na silicidu. Přestože volavky nečekají s inkubací na celou snůšku, ptáci většinou nezačínají sedět ihned po snesení prvního vejce,

a proto rozdíl ve vylíhnutí mezi prvním a druhým mládětem je menší než mezi předposledním a posledním (Mock and Parker, l.c.). U volavek bílých – *Egretta alba* (Ardeidae) to průměrně vychází na 1,3 dne mezi A a B-mládětem, 1,7 mezi B a C a 2,1 dne mezi C a D-mládětem (Mock and Parker, 1997).

Mlád'ata volavek jsou semi-altriciální. Čerstvě vylíhlá mlád'ata volavky velké – *Ardea herodias* (Ardeidae) přijímají z počátku jen velmi málo potravy – malé kousky ryb, které jsou rodiči vyvrhovány na dno hnízda. Mládě v průměru sežere okolo osmi dvougramových porcí ryb denně (Mock and Parker, l.c.). Mlád'ata volavky rusohlavé – *Bubulcus ibis* (Ardeidae) sežerou zhruba stejné množství potravy, ale ta sestává především ze sarančat a kobylek (Mock and Parker, 1986).

#### 4. 3. Boje o potravu

Z počátku (v prvních dvou dnech) nedochází k příliš mnoha bojům mezi mlád'aty, jednak proto, že vzhledem k malé spotřebě je potravy dostatek až nadbytek, a jednak proto, že mlád'ata jsou ještě malá a pomalá. A navíc jsou v tuto dobu rodiče většinu času na hnízdě. V tomto období se mlád'ata učí zpracovávat potravu – kupříkladu rybu lze mnohem lépe spolknout, je-li polykána od hlavy, a tak se během prvního týdne až třikrát zkrátí doba zpracovávání potravy (Mock and Parker, 1997).

Někdy zejména u volavky bílé – *Egretta alba* (Ardeidae) přeci jenom dochází k bojům již během tohoto prvního týdne, ale výpady jsou velmi slabé – většinou jedno mládě obtížně zvedne hlavu a pak ji opět nechá padnout na sourozence zobákem napřed. Výhra těchto soubojů patrně ale nepřináší přílišnou výhodou do budoucna (Mock, 1984). Tedy pro první týden je typické, že je spíše klidný, ale musíme si uvědomit, že první vylíhnuté mládě je totiž často až o 50 % rychlejší v zisku potravy než jeho mladší sourozenci.

V 2. kapitole jsem se věnovala žadonění, které samozřejmě funguje i u volavkovitých, ale stejně jako boje nemá v prvním týdnu valný smysl. Naopak velký význam získává v momentě, kdy A-mládě začne krást potravu rodičům přímo ze zobáku, což se obvykle děje okolo 7. dne života (Mock and Parker, 1997). Ve stejném okamžiku propukají boje o místo na hnízdě, tedy konkrétně o to místo, kam obvykle přilétají rodiče. Samozřejmě největší šanci na získání tohoto místa má A-mládě, protože je často až o 5 dní starší než D-mládě (Mock, 1984).

Pro pozorování bylo třeba vytvořit klasifikaci toho, co je to boj, kdy začíná a kdy končí. Tedy použijeme následující klasifikaci:

**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 údery.

Boj bez porážky je počítán jako remíza (Ploger and Mock 1986).

Každé pozorované mládě mělo v průměru 4 – 5 zápasů denně (Mock and Parker, 1997). Kromě útoku v prvních dnech přerůstá často jedno dloubnutí ve velké boje. Tyto bitvy nejsou ritualizované, jak se dříve soudilo, ale útoky jsou mířeny často přímo do hlavy sourozence. Během boje se občas mlád'ata 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 dvojce 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 mlád'ata. Pokud ani útěk nezastaví agresí, tak mládě může utéci k okraji a natáhnout krk co nejdál přes okraj, aby si chránilo hlavu (Mock and Parker, 1997). U kvakoše nočního – *Nycticorax nycticorax* bylo pozorováno takzvané polykání hlavy, kdy starší sourozenec vzal do zobáku hlavu nejmladšího a jakoby ji polykal. Patrně zde nejde o kanibalismus, ale o způsob zastrašení, napadená mlád'ata jsou pak viditelně zesláblá a může dojít i k udušení. U žádného jiného druhu volavek nebyl tento jev popsán, patrně proto, že vzhledem k jejich délce zobáku by to bylo pro agresora příliš nebezpečná strategie (Medeiros et al., 2000).

Cílem útoků je velmi často přechod mezi krkem a hlavou, proto si jej snaží mlád'ata chránit a natahují krk přes okraj hnízda. U často napadaných mlád'at 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 potravý zastrašováno 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).

Pozorováním bylo dokázáno, že 2 nejstarší ze 3 mláďat dostávají víc potravy, než by jim náleželo spravedlivým dělením (Mock, 1985). Je to způsobeno výše zmíněným bojem a zastrašováním. Například volavka velká – *Ardea herodias* (Ardeidae) přinese na jedno jídlo pouze pár soust a není neobvyklé, že starší dostane během jednoho krmení i víc soust. A tak během prvních tří týdnů roste pravděpodobnost, že C-mládě během 1 krmení nedostane vůbec nažrat (Mock and Parker, 1997). Ukazuje se, že zatímco rozdíl mezi příjmem potravy starších mláďat je pouze asi 5 %, tak nejmladší mládě má jen o málo víc než poloviny potravy A-mláděte. Stejná čísla uvádějí i studie na volavce rusohlavé – *Bubulcus ibis* (Ardeidae). (Ploger and Mock, 1986).

Přestože většina výpadů sama o sobě nezpůsobuje vážná zranění, můžeme nejmladší mládě rozpoznat přes kumulovaná zranění – plešatost, zranění na krku, hlavě a pygostylu a různá drobná krvácení. Je těžké zjistit fyziologickou spojitost mezi zraněními a smrtí, ale je logické, že zranění bolí, a pokud je mládě dál napadáno a bolest se zvětšuje, tak se snáze zastraší a starší sourozenci přeberou zcela kontrolu nad potravou (Mock and Parker, 1997).

#### **4. 4. Typy fakultativní siblicidy**

Pro demonstraci podmíněné a vrozené siblicidy se obvykle uvádějí dva druhy volavek: Volavka velká – *Ardea herodias* a volavka bílá – *Egretta alba* (Mock, 1982). Studium těchto druhů má tu nespornou výhodu, že tyto druhy často hnízdí pospolu, a mají tudíž velmi podobné podmínky pro výchovu mláďat. Navíc mají oba druhy obvykle 3 až 4 vejce. Volavka velká reprezentuje zástupce s podmíněnou siblicidou a volavka bílá má naopak siblicidu vrozenou.

Mock (1984) se domnívá, že původně byl pouze jeden typ fakultativní siblicidy, a to podmíněná siblicida. Ale vzhledem k tomu, že některé druhy krmí mláďata výhradně sousty, která se dají snadno spolknout celá (monopolizace potravy), přeměnila se u těchto druhů na siblicidu vrozenou, která se projeví vždy.

##### **4. 4. 1. Frekvence bojů**

Podle výzkumů, které probíhaly několik let za sebou na smíšené kolonii v Texasu (Mock, 1982; Mock, 1984; Mock, 1985; Mock and Parker, 1986), se ukazuje, že boje u volavky bílé byly výrazně častější a agresivnější než u volavky velké. Míra bojů se během doby ale naopak snižovala u volavky bílé u volavky velké zůstala stejná.

Podíváme-li blíže si na okamžiky, kdy boje propukají, zjistíme, že mláďata volavky bílé se perou prakticky stále, respektive neexistuje zde žádná spojitost s nějakou pozorovanou událostí, kdežto u volavky velké dochází k bojům jen v době jídla (Mock and Parker, 1986). Je to dáno tím, že volavka bílá přináší malé ryby nebo rozporcované kusy, a tudíž se mláďata snaží být co nejbližší příležitostnému rodiči, aby sousto dostala ona, tedy neustále probíhají boje o místo. Úspěšnost bojů je následující: A-mládě vyhraje nad B 94 % všech bojů, B nad C okolo 90 % a nejvíce bojů (96 %) vyhrává A-mládě s C-mládětem. Navíc starší mláďata nutí C-mládě, aby vyzvracelo přijatou potravu. (Mock, 1982)

Kdežto volavka velká přináší na hnízdo větší rybu, kterou v celku pokládá na hnízdo. Celá ryba je příliš velká na to, aby ji bylo možné monopolizovat, a tak není důležité kde mládě sedí, ale jak velkou potravu ukořistí, a tedy boje se zde omezují jen na okamžiky, kdy je potravina na hnízdě (Mock and Parker, 1986).

To vysvětluje výše popsaný trend, množství bojů u volavky velké je závislé na množství přinášené potravy, kdežto frekvence boje se u volavky bílé snižuje, protože nejmladší mládě je vzhledem k častým prohrám natolik zstrašeno, že se nesnaží na svém postavení nic změnit. Podobně je tomu i u volavky rusohlavé – *Bubulcus ibis*, kde mláďata ze začátku často bojují, ale poměrně rychle zaujmou pevnou hierarchii v souladu s pořadím líhnutí. Protože C-mládě je 15 krát víc napadáno než B-mládě a 25 krát než A-mládě. V bojích mezi dvěma staršími sourozenci zvítězí A-mládě zhruba v 79 % případů, ale co je podstatnější, B-mládě porazí nejmladšího vždy (Ploger and Mock, 1986).

#### **4. 4. 2. Mortalita**

Podíváme-li se na množství uhynulých mláďat, ukazuje se, že u volavky bílé průměrně přežije ze čtyřčlenných hnízd 2,54 mláďat a z tříčlenných 2,41 mláďat, zatímco u volavek velkých se dožijí vylétnutí 3 mláďata ze 4 a 2,7 ze 3 mláďat, do čísel jsou zahrnuty i úhyny způsobené predací a jiné. Podívejme se, jaké procento z uhynulých byla právě nejmladší mláďata u volavky bílé: pokud zemřelo nějak mládě, bylo to v 90 % (4 mláďata) nebo v 63 % (3 mláďata) to nejmladší, u volavky velké 89 % (4 mláďata) a 83 % (3 mláďata) (Mock and Parker, 1986). To nám ukazuje, že volavka velká má sice menší množství mrtvých mláďat, ale větší procento těch, která podlehla siblicidě. Tento jev nebyl zcela objasněn, ale podle jedné z domněnek sledovaná hnízda volavky bílé byla přístupnější, a tudíž zde i víc mláďat podlehlo predaci, proto by mohlo být sledování lehce zkresleno (Mock and Parker, 1986). Jiné studie na stejné kolonii uvádějí, že „pouhých“ 70 % úmrtí mláďat u volavky velké padá na C-mláďata (Mock and Chapman, nepublikováno ex Mock and Parker, 1997). Srovnatelné výsledky vycházely i u volavky rusohlavé, která je považována za druh s vrozenou siblicidou.

U ní je potrava složena zejména ze sarančat a kobylek, které se snadno monopolizují – ze začátku sice přinášejí rodiče potravu na hnízdo, ale během 2. až 4. dne života začnou mlád'ata potravu od rodičů aktivně brát, tak, že rodiči zmáčknou zobák a sousto zachytí ještě před dopadem na hnízdo. To je pro C-mládě problém, neboť ještě potřebuje přijímat potravu nepřímou, ale sourozenci ji již přijímají přímo, a tak se na něj nedostane. Navíc bylo zjištěno, že největší potravní výhodu získalo po smrti C-mládě právě B-mládě (Ploger and Mock, 1986).

Z toho všeho lze říci, že rozdíl mezi podmíněnou a vrozenou siblicidou je v množství a časování bojů, nikoli v počtech mrtvých mlád'at. Protože boje, jak se zdá, zde nemají takový vliv na mrtvé.

#### **4. 4. 3. Genetická podmíněnost siblicidního chování u vrozené siblicidy**

Přes veškerá uvedená fakta nelze tvrdit, že vrozená siblicida je skutečně vrozená, je přeci logické, že může-li A-mládě monopolizovat, bude probíhat siblicida bez ohledu na to, zda je pro ni vrozený vzorec chování nebo ne.

Důkaz vrozenosti tohoto chování přinesl Mock (1984), který vytvořil pokus, při němž vyměnil mlád'ata volavky velké a volavky bílé. Jak jsem již napsala výše, mlád'ata volavky velké jsou považována za druh s podmíněnou siblicidou a svádí boje jen v době krmení, zatímco mlád'ata volavky bílé neustále kompetují o místo na hnízdě. K výměně došlo buď ještě u vajec, nebo do 3 dnů po vylíhnutí. Mlád'ata volavky velké začala být agresivní na úrovni dosahující skoro kvalit volavky bílé, tedy asi 15 krát více než normálně. To je nejspíše důkaz, že zde jde o fakultativní siblicidu, protože rodiče volavky bílé krmili tato vyměněná mlád'ata malými rybami, a tudíž měla málo potravy a naběhl režim siblicidy. Oproti tomu u mlád'at volavky bílé, která byla vychována volavkou velkou, se procento bojů nezmenšilo ani se neomezilo pouze na dobu žrádla – tedy se jednalo o vrozenou siblicidu. Samozřejmě se nedá s určitostí říct, že to dokazuje vrozenost tohoto chování, je možné, že změna prostředí natolik změnila chování, že celý pokus nemá vypovídající charakter (Mock, 1984).

## **5. Teorie vyjednávání mezi mlád'aty**

Jde o teorii, která vznikla jako protiváha teorie redukce mezi mlád'aty. Jejím základem je to, že pro mlád'ata by mělo být výhodnější dohodnout se než svádět boje, kde i vítěz může dost ztratit.

Žadonění bylo vždy vykládáno jako signál pro rodiče (Godfray, 1991; Kilner and Johnstone, 1997 ex Johnstone and Roulin, 2003) a jako prostředek v boji o potravu. Roulin (2001; 2002) však upozorňuje, že u některých druhů žadonění probíhá, i když nikdo z rodičů

není na hnízdě. To vyvolává otázky, proč mláďata ztrácejí energii žadoněním, když je jejich živitelé neslyší. I když připustíme fakt, že je žadonění v tuto dobu méně intenzivní, než když jsou rodiče na hnízdě, i tak musí existovat nějaký význam tohoto chování.

Jako vysvětlení vznikla teorie vyjednávání mezi mláďaty (Roulin, 2001), která tvrdí, že signály žadonění v době, když nejsou rodiče na hnízdě, slouží ke komunikaci mezi mláďaty.

Aby se vyjednávání mohlo odehrávat, musí být mláďata schopna určit, jakou snahu vyvine sourozenec pro získání potravy. Také musí mláďata vědět, že jejich síly jsou vyrovnány, proto se navzájem často chytají a poté zase pustí, aby ohodnotila, jak je jejich sourozenec schopen soutěžit o potravu (Roulin, 2002). A pokud je nějaké mládě slabší, snaží se přeprat svého sourozence, aby nekleslo úplně, protože pak by mělo jen malou šanci na úspěšné vyjednávání. Bylo prokázáno (Roulin, l.c.), že mláďata si jsou schopna sdělit svou ochotu bojovat stejným způsobem, jako když žadoní o potravu, ale zvuky jsou méně intenzivní. Signály ale zahrnují i strkání se o pozici na hnízdě, pohyby těla a malé agrese.

Vyjednávání se může vyplatit v momentě, kdy odstoupení od potravy je pro mládě výhodnější než boj, který by byl větší ztrátou energie než případná kořist. To tedy znamená, že by boj musel být náročnější než náklady na vyjednávání a případné čekání na další potravu, nikoli však, že mláďata úplně odstoupí od soutěžení o potravu, ale že pouze optimalizují své chování a odhadnou, kdy se jim vyplatí bojovat a kdy je lepší vyjednávat. Zdá se, že nejdůležitějším faktorem je nedělitelnost potravy, protože v případě, že se nažere jen jeden, je pro mláďata značně nevýhodné investovat tolik do boje, z něhož nemusí být žádný výsledek (Roulin, l.c.). Je to dobře vidět, představíme-li si hnízdo o dvou mláďatech, kde jedno má silný nedostatek potravy. Je logické, že toto mládě dá svému sourozenci najevo, že bude hodně bojovat, a tak mládě, které je v podstatě nažrané, raději nebude soutěžit o potravu, protože by nejspíše víc ztratilo než získalo (Roulin, l.c.).

U druhů s asynchronním líhnutím, se A-mláďeti nemusí vyplatit vyjednávat, protože je větší, čímž snáz monopolizuje potravu, a tak pokud je ztráta jeho kondice větší než přírůstek inklusivní fitness, nevyplatí se mu vyjednávat. Druhý příklad, kdy se mláďatům nevyplatí vyjednávat, je období, kdy je nedostatek potravy, a tak cena za čekání může být extrémně velká. Třetím příkladem je případ, kdy rodiče rozdělují potravu mezi všechny potomky podle míry žadonění, pak se mláďatům nevyplatí vyjednávat, protože všechnu energii vloží do žadonění (Roulin, l.c.).

Vyjednávání může snížit množství bojů mezi mláďaty, nemůže je však úplně zrušit z několika důvodů. Za prvé vždy může být určitá míra boje, protože s určitou

pravděpodobností se mláděti podaří monopolizovat potravu. Za druhé výsledkem vyjednávání může být také boj. To může být výsledek faktu, že mládě, které přesvědčí ostatní o ochotě bojovat, ještě taky nemusí přesvědčit rodiče, že nakrmí jeho (Johnstone and Roulin, 2003).

Vliv potravy na vyjednávání byl zjišťován (Roulin, 2001) u sovy pálené – *Tyto alba* (Tytonidae). Pokud bylo sovám dodávána navíc potrava – laboratorní myš, nebo pokud naopak bylo bráněno rodičům v přístupu na hnízdě, měnila se i míra vyjednávání. Pokud bylo potravy málo (ale ne pod kritické množství) mlád'ata vyjednávala intenzivněji, ale žadonění zůstalo na stejné úrovni. Pokud byla dodávána potrava, tak mlád'ata vyjednávala méně než normálně. Za tento fakt můžou odpovídat dva faktory: za prvé, pokud mlád'ata měla málo potravy, mohla se značně vyrovnat cena žadonění a bojů. Za druhé, pokud byla na hnízdo položena celá myš, bylo nepredikovatelné, kolik kdo získá, na rozdíl od momentu, kdy přilétají rodiče a mlád'ata mohou žadonit. Navíc míra agrese mohla stoupnout tím, že mlád'ata monopolizovala tak, že si sedla na myš a žrala ještě dlouho potom, co vyhrála boj, tedy výhra přinášela obrovskou odměnu (Roulin, 2001).

Takže vyjednávání můžeme očekávat, pokud 1) je cena boje obrovská, 2) je vysoká míra krátkodobých rozdílů v potřebě potravy mezi mlád'aty a 3) rodiče přinášejí nedělitelnou potravu (Roulin, 2002). Zároveň k evolučnímu vývoji tohoto trendu mohla přispět malá míra mimopárových kopulací, tedy mládě si zvyšuje inkusivní fitness (Johnstone and Roulin, 2003).

Signály, které mlád'ata vydávají, musí být jasné a pravdivé, aby mělo vyjednávání smysl. Asi i proto v rámci vyjednávání mlád'ata zkoušejí své síly.

Existuje model (Johnstone and Roulin, 2003), ve kterém byla počítána pravděpodobnost, že potravu uchvátí první mládě. V modelu byla zohledněna různá kritéria – příbuzenský vztah mlád'at, schopnosti boje (zda jsou schopnosti vyrovnané či nikoli), snadnost monopolizace potravy. Matematizací modelu se ukázalo, že obecně může být vyjednávací strategie výhodná, pokud jsou mlád'ata vlastní sourozenci, pokud je potrava špatně monopolizovatelná a pokud jsou jejich síly v souboji vyrovnané (patrně by v boji ztratila více energie). I tak se ale ukazuje, že mlád'ata investují méně do vyjednávání než do boje v okamžiku přiletu rodičů (u polovičních sourozenců je tento rozdíl markantnější) (Johnstone and Roulin, l.c.).

Tento model ale úplně padá, pokud je monopolizace snadná. Mlád'atům se nevyplatí ztrácet energii vyjednáváním, veškeré své síly opřou do boje o potravu bez ohledu na stupeň příbuznosti a na to, jsou-li nebo nejsou-li stejně schopná. Stejný nebo podobný problém



nastává, když je potrava dělitelná (Johnstone and Roulin, 2003). V takovém případě by potrava musela být v zásadě nemonopolizovatelná, aby se mládřatům vyplatilo vyjednávat.

Model vyjednávání mezi mládřaty byl testován na sově pálené – *Tyto alba* (Tytonidae), která splňuje tři výše zmíněné podmínky pro vyjednávání. Vzhledem k tomu, že sovy mívají od 4 do 8 mládřat a rodiče přinášejí drobné savce (nedělitelné) v průměru jednou za hodinu, je pro mládě nepravděpodobné, že by přemohl všechny své sourozence, a tak je lepší víc investovat do vyjednávání.

U jiných druhů se tato hypotéza buď netestovala anebo její testování vyšlo negativně, jako například u brodivých – *Ciconiiformes*, kde se neprokázala žádná komunikace mezi mládřaty v době, kdy nejsou na hnízdě rodiče (Mock and Parker, 1997).

## 6. Výsledky

### 6. 1. Shrnutí metodických přístupů při zkoumání siblicidy a jejich použití

Metody zkoumání siblicidy jsou různé. Nejrozšířenější bývá metoda, kdy jsou hnízda sledována po celou hnízdní sezonu (např. Mock 1984) nebo několik hnízdních sezón (např. Drummond, 2001). V době, kdy jsou na hnízdě vejce, jsou hnízda sečtena a označena. Po vylíhnutí bývají mládřata označena nesmazatelným inkoustem podle pořadí vylíhnutí. 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 mládřat i u rodičů.

Dále se metody liší podle toho, co který výzkumný tým zajímá. V nejjednodušším případě, kdy je měřeno pouze přežívání mládřat, 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 mládřata natolik pohyblivá (Mock and Parker, 1986), že se při krátkých návštěvách prakticky nedají sčítat. Mohou totiž být zrovna mimo hnízdo. V těchto pozorováních jsou za mládřata, která podlehla siblicidě, považována mládřata, která jsou nalezena mrtvá na dně hnízda nebo pod ním (např. Mock and Parker, 1986). Zejména pak pokud jde o mládřata, která jeví znaky častých útoků, jako je plešatost a četná zranění (Mock and Parker, 1997)

Dlouhodobý vliv siblicidy se zjišťuje jinak u stálých a jinak u stěhovavých ptáků. Základ je ale stejný, ptáci jsou okroužkováni a zjišťuje se, kolik mládřat se dožije příští reprodukční sezony. U tažných ptáků se zjišťuje, kolik se vrátilo loňských mládřat a jaké procento z nich jsou nejmladší, předposlední a tak dále (např. Spear and Nur, 1994). U ptáků

stálých se zjišťuje, jaké procento nejstarších (nejmladších) zahnízdilo v následující sezoně (např. Garnett, 1981).

V případě, že cílem výzkumu bylo zjistit nejen úmrtnost, ale i frekvenci a sílu bojů a jejich příčiny, pak byla vybraná hnízda sledována každý den po několik hodin, přičemž se střídaly doby, kdy bylo pozorování prováděno. (Drummond, 2003). Jiní pozorovatelé (Ploger and Mock, 1986) sledovali vybraná hnízda vždy celý den. Dále 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;

h) visí přes okraj hnízda;

i) stáhne se na okraj hnízda;

j) uprchne, ale zůstane v hnízdě;

k) skrčí se na dno hnízda;

l) odkloní hlavu;

m) nevrací údery.

Boj bez porážky (třeba zásah rodiče) je počítán jako remíza. Dále bylo v těchto zkoumáních zjišťováno, kdy k bojům dochází. Dá-li se vysledovat nějaká spojitost s následujícími faktory: přítomností rodičů na hnízdě, množstvím přijaté potravy (individuálně), množstvím potravy, která je přinášena na hnízdo. Nebo zda k bojům dochází bez ohledu na výše zmíněné faktory. Pokud jde o boj o místo na hnízdě, pak se obvykle hnízdo rozdělí dle Ostreihera (2001) na 5 částí – centrální kruh a okružní se rozdělí na čtvrtiny, viz obrázek 6. 1. Krmení začíná v momentě, 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;

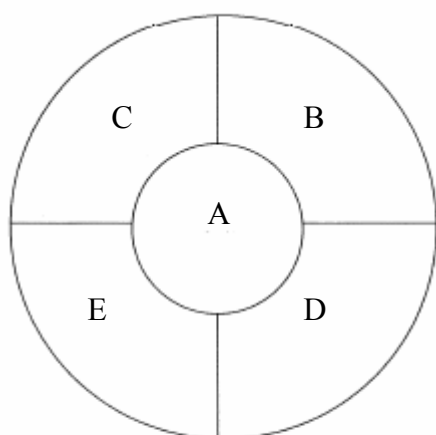
c) nezájem o potravu;

d) pokud je bito ostatními, dokud neztratí zájem.

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

Jiné výzkumné týmy zajímalo, jak ovlivňuje množství dostupné potravy chování mlád'at. Při těchto zkoumáních jsou hnízda buď dokrmována (např. Roulin 2001), nebo se naopak brání přístupu rodičů na hnízdo (např. Drummond 2001). V takových pokusech je chování mlád'at sledováno stejně jako v normálních podmínkách.

V poslední řadě existují práce, v nichž byla mlád'ata i vážena a zjišťoval se rozdíl mezi



**Obrázek 6. 1. 1.** Parcelizace hnízda dle Ostreihera (2001). A - centrální kruh, B - místo přiletu rodičů, C - vpravo od rodiče, D - vlevo od rodiče, E - nejdál od místa přiletu.

mlád'aty v době vylíhnutí a poté pravidelným vážením, jak rychle které mládě přibývá na váze, mlád'ata jsou většinou vážena v intervalu 4 až 5 dnů (např. Gargett 1977, Howe, 1976, Newton, 1977). 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, Drummond 2001).

Pro studium genetické podmíněnosti daného chování bývají přehozena vajíčka dvěma podobným druhům, u kterých se soudí, že u jednoho druhu je chování podmíněno geneticky a v druhém případě okolními podmínkami. Tedy by u druhu, u něhož se

soudí, že je chování podmíněné geneticky, mělo dané chování projevit i v době hojnosti potravy (např. Mock, 1984).

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

## 6. 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. 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.

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. Dále bych pozorovala, jakou dobu stráví mládě v různých částech hnízda, viz obr. 6. 1. 1.

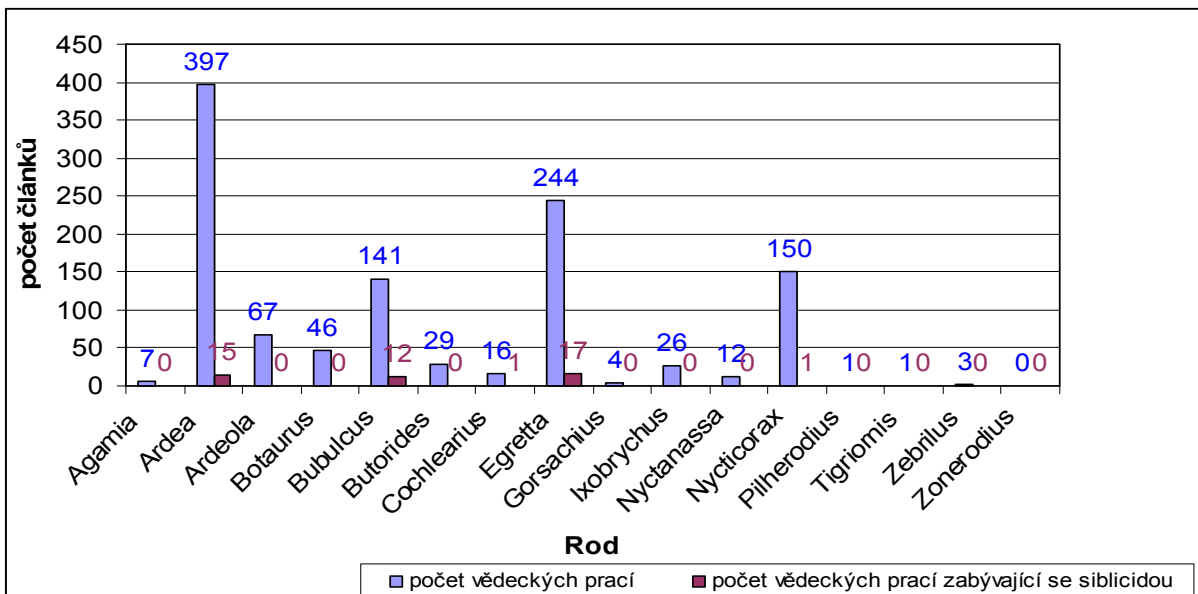
Z takto sestavené metodiky je pak možno určit: mezi kterými mlád'aty docházelo nejčastěji k bojům, jsou-li boje omezeny na dobu krmení, anebo přetrvávají-li stále, zda najedené mládě je méně bojovné a zda roste frekvence bojů s hladem mlád'at a jakou roli v tomto chování hrají rodiče – jestli je potlačují nebo umocňují.

Rod latinsky	Rod česky	Procento vědeckého zájmu
Ardeola	volavka	0 %
Botaurus	bukač	0 %
Bubulcus	volavka	8,51 %
Butorides	volavka	0 %
Cochlearius	volavčík	6,25 %
Egretta	volavka	6,96 %
Gorsachius	kvakoš	0 %
Ixobrychus	bukáček	0 %
Nyctanassa	kvakoš	0 %
Nycticorax	kvakoš	0,67 %
Pilherodius	volavka	0 %
Tigriornis	bukač	0 %
Zebrilus	bukáček	0 %
Zonerodius	bukač	0 %

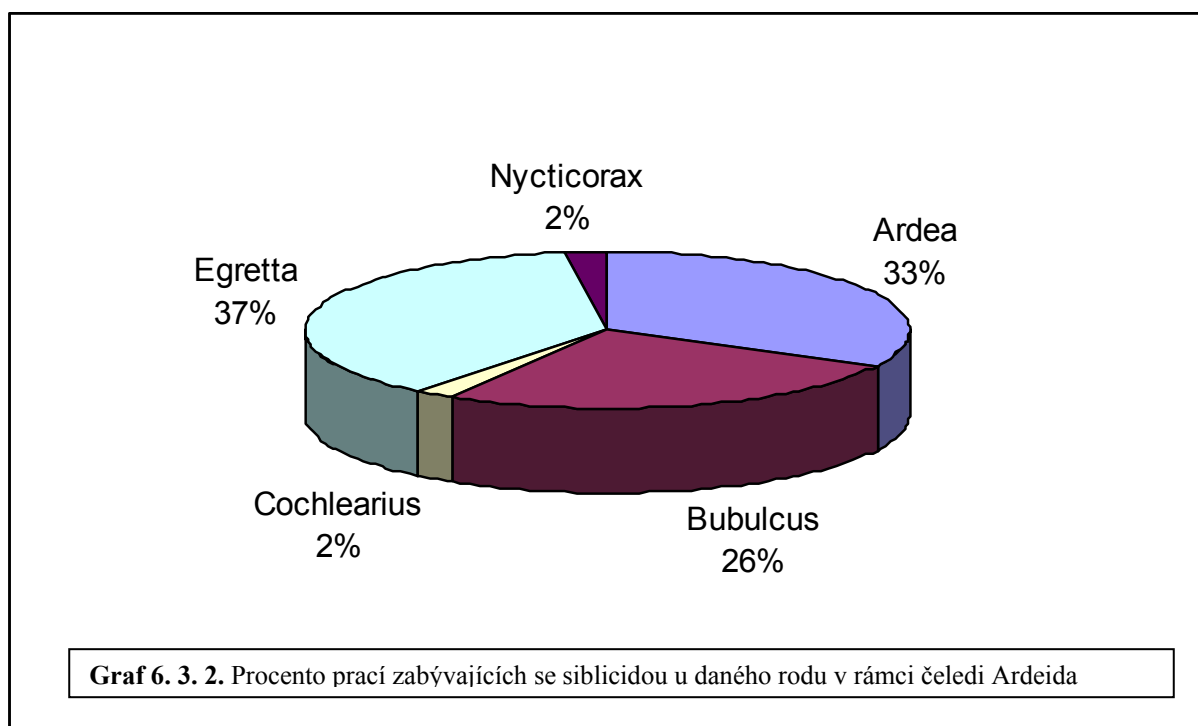
**Tabulka 6. 3. 1.** Procento vědeckého zájmu, je procento prací zabývajících se siblicidou daného rodu vůči všem vědeckým pracím (zdroj Web of Science), které byly pro tento rod zpracovány.

### 6. 3. Fylogenetická příbuznost siblicidních druhů

Tabulka 6. 3. 1. a graf 6. 3. 1. ukazují, jaké procento vědeckých prací se zabývá problematikou redukce mláděte u rodů, náležících do čeledi Ardeidae. Jak je vidět z tabulky 6. 3. 1. u řady rodů nebyla siblicida vůbec zkoumána. Z grafu i tabulky jasně vyplývá, že vědecký zájem o siblicidu je malý. V případě počtů prací u rodu *Egretta* a *Ardea* mohou být výsledky poněkud zkreslené, protože volavka bílá není jasně zařazena do rodu, někdy bývá řazena do rodu *Egretta* a někdy je vedena pod rodem *Ardea*, starší práce ji řadí do rodu *Casmerodius*. Graf 6. 3. 2. znázorňuje procento prací, které se zabývá siblicidou u daného



**Graf 6. 3. 1.** Do grafu je zanesen (modré sloupce) počet všech vědeckých prací o jednotlivých rodech čeledi Ardeidae (zdroj Web of Science), vedle modrých sloupců jsou umístěny sloupce fialové, které znázorňují počet prací které se zabývají siblicidou u daného rodu.

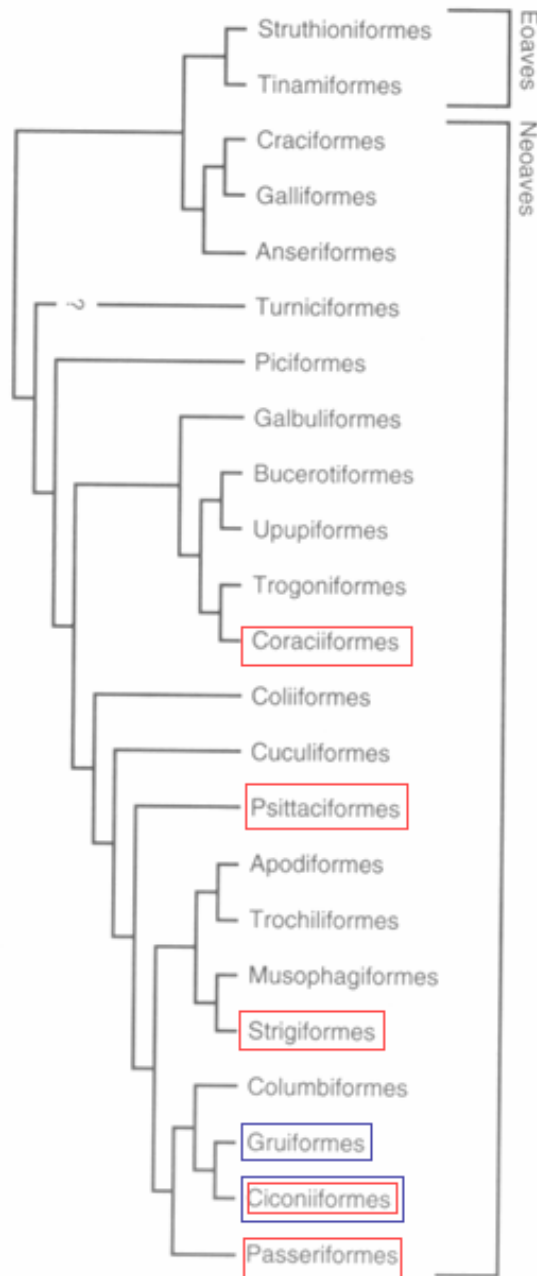


**Graf 6. 3. 2.** Procento prací zabývajících se siblicidou u daného rodu v rámci čeledi Ardeida

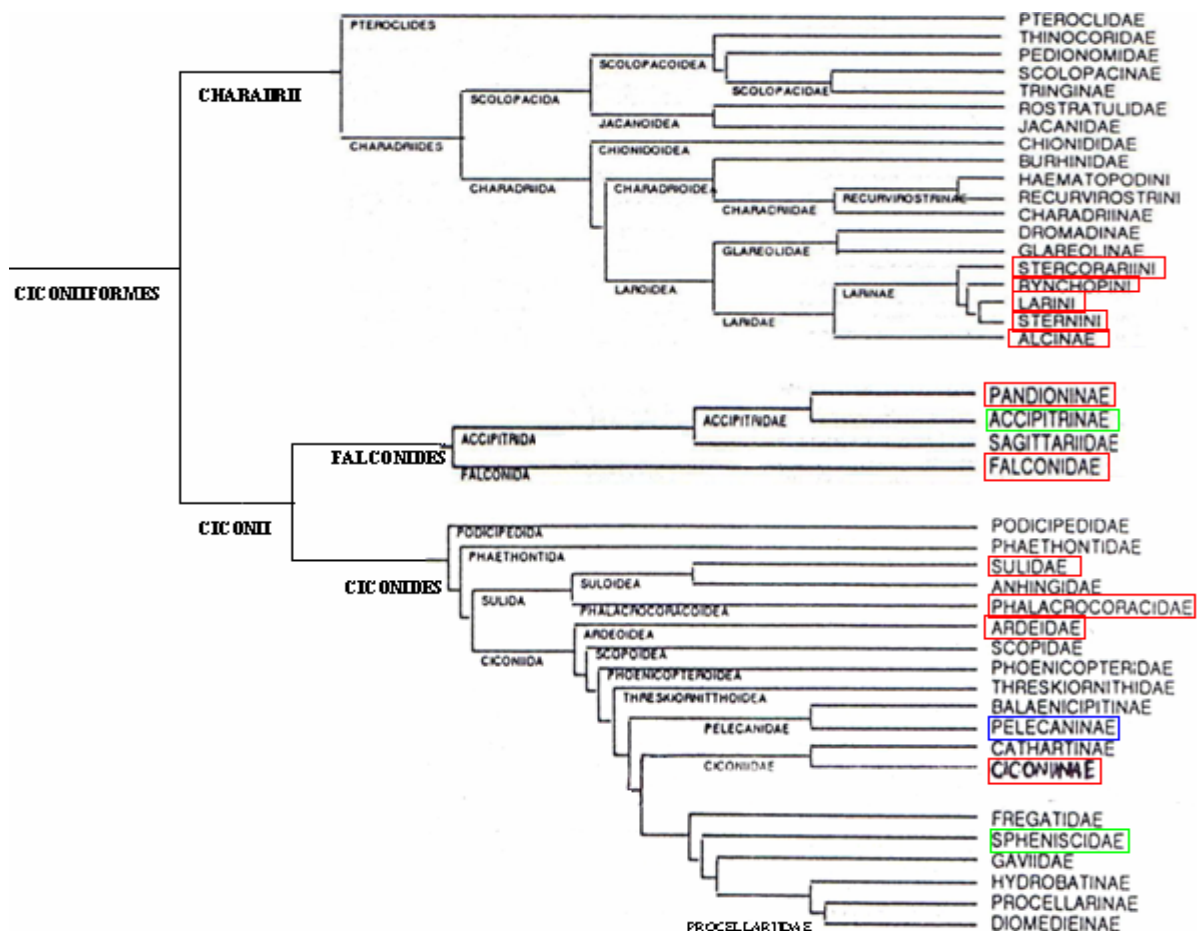
rodu vzhledem ke všem pracím o siblicidě v rámci čeledě Ardeidae. Z grafu vidíme že většina pozornosti je upnuta na rod *Egretta* a *Ardea*.

Siblicida není omezena jen na příbuzné taxony, vyskytuje se u srostloprstých – *Coraciiformes*, papoušků – *Psittaciformes*, sov – *Strigiformes*, *Ciconiiformes*, pěvců – *Passeriformes* a krátkokřídlých – *Gruiformes* viz obrázek 6. 3. 1. Pro srovnání taxonů a jejich fylogeneze jsem použila dnes všeobecně uznávaný systém Sibley & Ahlquist (1990).

Obrázek 6. 3. 2. ukazuje, jak často se vyskytuje siblicida v řádu Ciconiiformes (Sibley & Ahlquist). Z velkého podřádu Charadrii byla prokázána siblicida jen u čeledi Laridae, je otázka zda je to způsobeno tím, že u ostatních nebyla prokázána, nebo tím, že se u nich toto chování nevyskytuje. Naopak u podřádu Ciconii se vyskytuje siblicida v obou infrařádech Falconides a Ciconides.

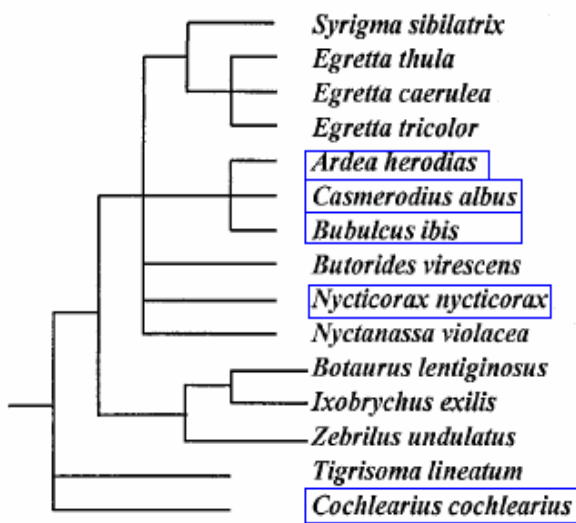


**Obrázek 6. 3. 1.** Systém ptáků dle Sibley & Ahlquist (1990). Do červeně vyznačených řádů patří druhy s fakultativní siblicidou a v modře označených řádech nalezneme druhy s obligátní siblicidou

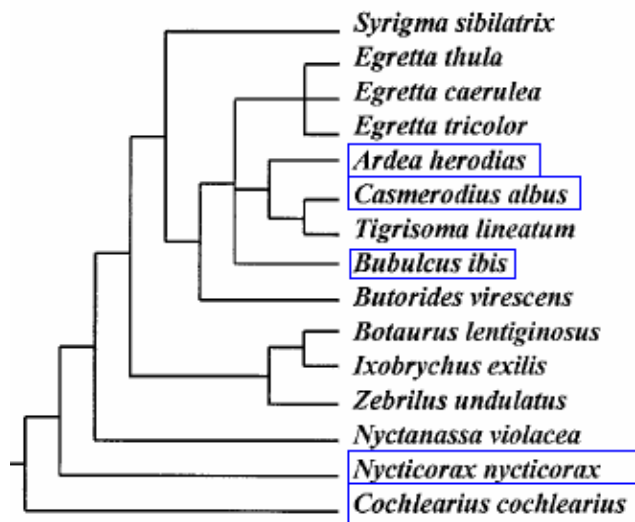


**Obrázek 6. 3. 2.** Na kladogramu řádu Ciconiiformes (Sibley & Ahlquist, 1990) jsou červenou barvou označeny čeledě (podčeledě), kde se vyskytuje fakultativní siblicida, modře jsou označeny taxony s obligátní siblicidou a zelená barva označuje taxony, kde se vyskytují oba typy siblicidy. Modrá barva u pelikánů by podle Drummonda (1993) měla být zelená. U neoznačených taxonů se siblicida neprokázala nebo nebyla studována.

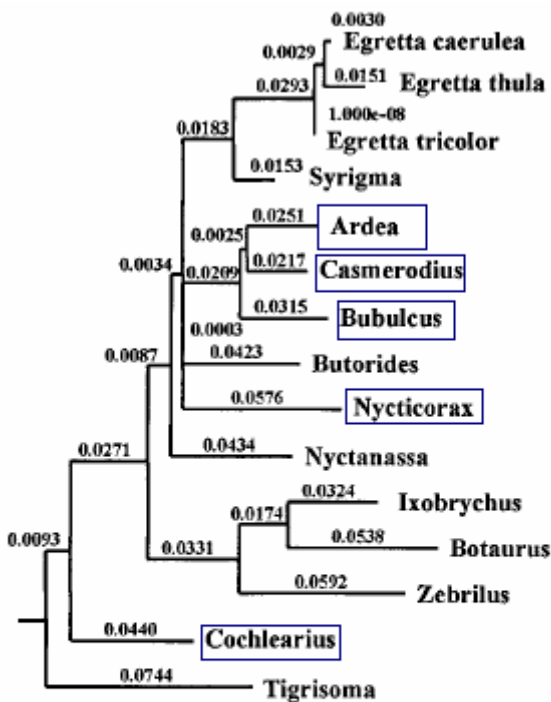
Vzhledem k tomu, že práce byla zaměřena na volavkovité, tak v tabulce 1 (viz příloha) jsou zaznamenány všechny druhy této čeledi a jsou zde vyznačeny druhy, na kterých byla siblicida zkoumána. Obrázky 6. 3. 3., 6. 3. 4. a 6. 3. 5. ukazují různé uspořádání fylogenetických vztahů v rámci čeledi Ardeidae (převzato z Sheldon et al. 2000). Na obrázcích je znázorněna distribuce jednotlivých typů siblicidy v rámci čeledi Ardeidae. Fylogeneze Ardeidae je nejasná, existují tři stromy, a to na základě DNA hybridizace Sheldon 1978, viz obr. 6. 3. 3., dále na základě osteologických znaků (Mc Cracken and Sheldon 1998 viz obr. 6. 3. 4) a nejnovější kladogram je udělán na základě molekulárních znaků na cytochromu b (Sheldon et al. 2000), viz obrázek 6. 3. 5. Na kladogramech je zanesen druh *Casmerodius albus*, jde o volavku bílou, v této práci ji vedu pod názvem *Egretta alba*. Stromy se v postavení různých druhů liší, nicméně zdá se nezpochybnitelná blízká příbuznost 3 druhů



**Obrázek 6. 3. 3.** Kladogram Sheldon 1978 podle DNA-hybridizace převzato Sheldon et al. 2000. U modře vyznačených druhů byla pozorována siblicida.



**Obrázek 6. 3. 4.** Kladogram Mc Carlen and Sheldon 1998 na základě osteologických znaků převzato z Sheldon et al. 2000. U modře vyznačených druhů byla pozorována siblicida.



**Obrázek 6. 3. 5.** Kladogram Sheldon 2000 na základě molekulárních znaků na cytochromu b převzato z Sheldon et al. 2000. U modře vyznačených druhů byla pozorována siblicida.

rodu *Egretta* a dále pak příbuznost 3 rodů *Ardea*, *Casmerodius*, *Bubulcus*, což jsou rody, na kterých je siblicida sledována nejčastěji (viz graf 6. 2.).

Další dva siblicidní druhy *Cochlearius cochlearius* a *Nycticorax nycticorax* mají v systému nejasné postavení.



## 7. Diskuse

### 7. 1. Fylogenetická příbuznost siblicidních taxonů

Zdá se, viz obrázek 7. 1. 1. a 7. 1. 2., že se siblicida vyvinula nejméně dvakrát, ale možná i čtyřikrát nezávisle na sobě. Jednou se vyvinula u srostloprstých – *Coraciiformes*, podruhé se možná vyvinula při odvětvení kukaček – *Cuculiformes* a následně byla ztracena u *Apodiformes*, *Trochiliformes* a *Musofagiliphormes* (viz obr. 7. 1. 1.). Další možností je, že se vyvinula nezávisle na třech dalších větvích, a to na větví vedoucí k papouškům – *Psittaciformes*, na větví vedoucí k sovám – *Strigiformes* a na větví, která se dále dělí na pěvce – *Passeriformes*, *Ciconiiformes*, krátkokřídle – *Gruiformes* a měkkozobé – *Columbiformes*, kde byla následně znemožněna tím, že mají vždy jen jedno mládě (viz obr. 7. 1. 2.)

Ať tak či tak, siblicida obligátní se zcela určitě objevila jen jednou, a to v odvětvení kladů *Ciconiiformes* a *Gruiformes* (viz obr. 7.1.1). Samozřejmě je možné, že evolučně vznikla obligátní siblicida ze siblicidy fakultativní, podobně jako vrozená z podmíněné. Tomu by nahrával i fakt, že u většiny taxonů existují oba typy siblicidy (například tučnáci – *Spheniscidae*).

Podíváme-li se na fylogenezi v rámci řádu *Ciconiiformes* (Sibley & Ahlquist, 1990), zjistíme, že řada čeledí nevykazuje siblicidu, je možné, že tuto vlastnost ve fylogenezi ztratily. To platí přinejmenším pro trubkonosé – *Procellariidae*, kteří jsou extrémní K-stratégové a mají vždy jen jedno mládě. Nicméně nesmíme zapomenout, že z velké části to může být způsobeno tím, že u řady čeledí nebyla siblicida studována, k této variantě bych se spíš přikláněla já.

U volavkovitých – *Ardeidae* jsou fylogenetické vztahy nejasné, viz obrázky 6. 3. 3. až 6. 3. 5. Jasně ale je, že 3 prokazatelně siblicidní druhy volavka velká – *Ardea heroides*, volavka bílá – *Egretta alba* a volavka rusohlavá – *Bubulcus ibis* jsou blízce příbuzné, u volavky velké se vyskytuje podmíněná siblicida „*dependent siblicide*“ a u volavky bílé a rusohlavé se vyskytuje vrozená siblicida „*inborn siblicide*“. To by podporovalo Mockovu (1984) teorii, že se vrozená siblicida vyvinula ze siblicidy podmíněné.

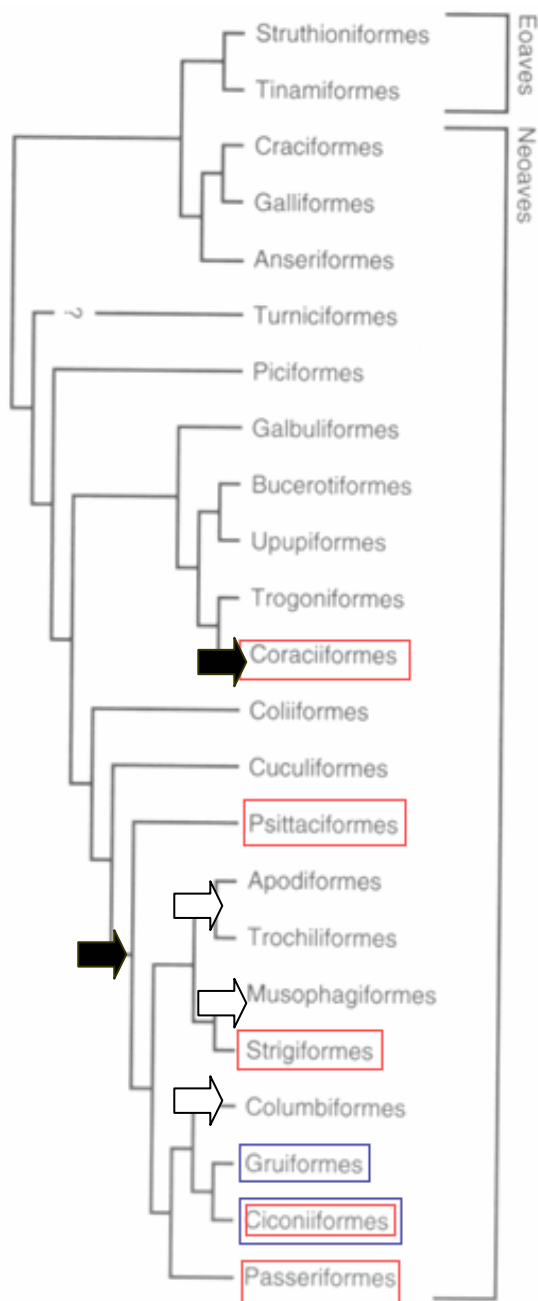
### 7. 2. Přehled hypotéz o vztazích mezi sourozenci

#### 7. 2. 1. Redukce mláďete

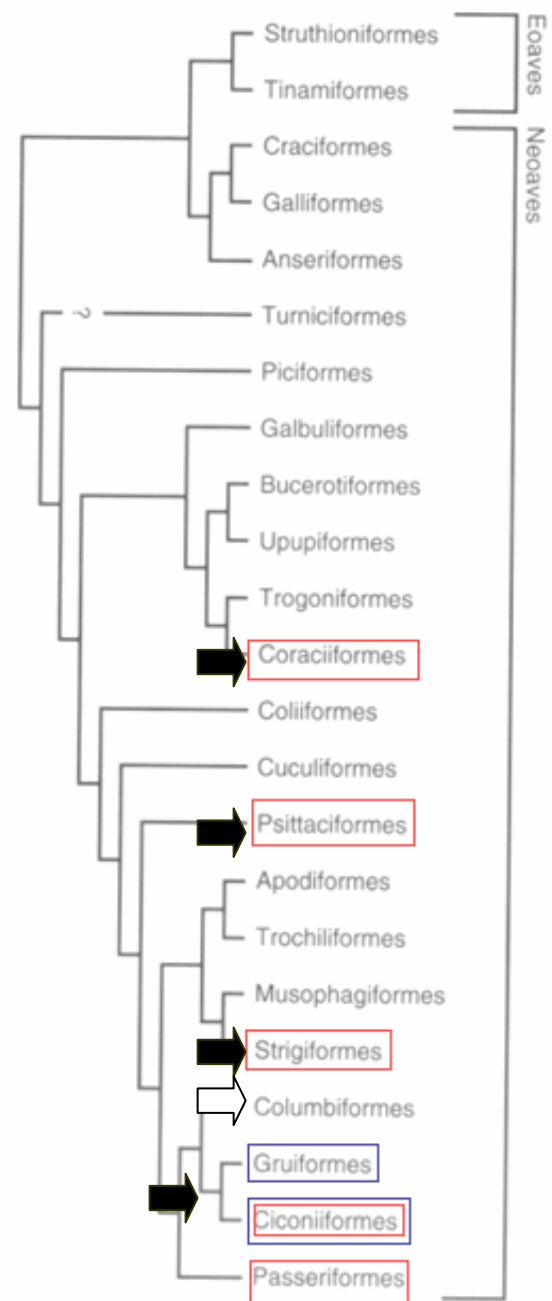
Lack (1947) vytvořil teorii redukce mláďete – *brood reduction hypothesis* a jako prerekvizitu pro toto chování stanovil asynchronní líhnutí – *hatching asynchrony*. Mock a Forbes (1995) tuto teorii doplnili tím, že mláďata, která vždy přežijí, označili jako „*core*

*offspring*“ a mládě/mlád'ata, která mohou zahynout v důsledku siblicidy, nazvali „*marginal offspring*“.

Redukci mláděte lze rozdělit na siblicidu a výběrovou infanticidu.



**Obrázek 7. 1. 1.** Systém ptáků dle Sibley & Ahlquist (1990). Do červeně vyznačených řádů patří druhy s fakultativní siblicidou a v modře označených řádech nalezneme druhy s obligátní siblicidou. Plná šipka znamená vznik siblicidy a prázdná následnou ztrátu tohoto chování.



**Obrázek 7. 1. 2.** Systém ptáků dle Sibley & Ahlquist (1990). Do červeně vyznačených řádů patří druhy s fakultativní siblicidou a v modře označených řádech nalezneme druhy s obligátní siblicidou. Plná šipka znamená vznik siblicidy a prázdná následnou ztrátu tohoto chování.

## ***Siblicida***

Podle Mock a Parkera (1997) závisí siblicida 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 mládřaty – většinou věk. Tyto podmínky musí být splněny, aby siblicida mohla vzniknout, ale to ještě neznamená, že siblicida existuje u všech druhů, kde splněny jsou. Dokonale to dokumentují některé druhy malých dravců (Newton, 1977).

### *Obligátní siblicida – obligate siblicide*

Jde o siblicidu, při které u většiny (Drummond 2003) nebo u všech (Mock and Parker, 1997) případů vylétne jen jedno mládě. Může mít násilnou formu, kdy je za smrt mláděte odpovědný sourozenec (velcí dravci – *Accipitrinae*, pelikáni – *Pelicaninae*, krátkokřídlí – *Gruiformes*), nebo nenásilnou, kdy za smrtí stojí totální vyhladovění (někteří tučňáci – *Spheniscidae*). S tím souvisí i teorie vejce pro jistotu „*insurance egg hypothesis*“ (Doward 1962), která říká, že ptáci produkují dvě vejce pro případ, že by první mládě nepřežilo. Druhé vejce tak minimalizuje ztrátu energie a času, zejména pokud je doba hnízdění extrémně krátká jako u tučňáků.

### *Fakultativní podmíněná siblicida – facultativ dependent siblicide*

Tato siblicida byla poprvé popsána Mockem (1984) u volavkovitých. Jde o typ siblicidy, kde chování mládřat závisí na okolních podmínkách, většinou na množství dostupné potravy. Boje jsou většinou omezeny jen na dobu krmení. Úmrtnost nejmladších mládřat nepřesahuje 50 %.

### *Fakultativní siblicida vrozená – facultativ inborn siblicide*

Taktéž popsána Mockem (1984) u volavkovitých. Úmrtnost není vyšší než u podmíněné siblicidy, ale je častější frekvence bojů, kdy mládřata neustále kompetují o místo na hnízdě, které je nejbližší přílétajícím rodičům. Tento typ siblicidy se nejspíše vyvinul z předchozího typu tím, že potrava, kterou byla mládřata krmena, byla malá a snadno monopolizovatelná.

Nutno dodat, že někteří autoři (Drummond, 2001) s touto hypotézou nesouhlasí a fakultativní siblicidu již dále nedělí.

### *Icebox benefit*

Tento jev popsal Ingrom (1959) a souvisí s kanibalismem po redukci mláděte. Mladší mládě přežívá v období, kdy je dostatek potravy, a v době nedostatku je sežráno svým starším sourozencem. Tento jev je popsán jen u malého počtu druhů, například u kalouse pustovky – *Asio flammeus* (Strigidae), (Ingrom l.c.) a jestřába lesního – *Accipiter gentilis* (Accipiteridae)

(Boal and Bacorn, 1994). Ingram (1959) dále tvrdí, že u těchto druhů se siblicida vyvinula právě z tohoto důvodu.

#### *Adopce - Adoption Benefit*

Někdy se stává, že se nejmladší mlád'ata na zemi hnízdících ptáků snaží zachránit u sousedů, kde se snaží zaujmout místo A-mláděte, většinou u toho vyhodí jedno z vajec. Tento jev popsal Holley (1981) u *Sula nebouxii* (Sulidae).

#### ***Výběrová infanticida***

Výběrová infanticida je jev, kdy rodiče záměrně zabijí (nebo nechají zemřít) jedno či více svých mlád'at (Mock and Parker, 1997). Bývá zabito nejméně životaschopné mládě. Za infanticidu se považuje přímé zabití mláděte (např. u racka mexického – *Larus heermanni* (Laridae) – Drummond 1990) či rozbití vejce (např. u tučňáka královského – *Eudyptes schlegeli* (Spheniscidae) – St Clair et al., 1995), upírání potravy (např. u tučňáka magellanského – *Spheniscus magellanicus* (Spheniscidae) – Mock and Lamey, 1991) či opuštění mlád'at (např. u potápky argentinské – *Podiceps gallardoi* (Podicipedidae) Neuchterlein and Johnson, 1981) nebo snůšky (např. u lysky černé – *Fulica atra* (Rallidae) – Gullion, 1954).

Přesto se ale zdá, že ve většině případů se rodiče snaží nejmladší mládě – pokud se již vylíhne – udržet při životě, ovšem za co nejmenší cenu. Pravděpodobně proto, že pokud by náhodou přežilo, pak se jim tato investice vrátí (Mock and Parker, 1997).

#### **7. 2. 2. *Vyjednávání mezi mlád'aty – negotion hypothesis***

Tuto teorii vytvořil Roulin (2000) jako vysvětlení žadonění mlád'at v době nepřítomnosti rodičů. Roulin (2001) tvrdí, že tyto signály v době, když nejsou rodiče na hnízdě, slouží ke komunikaci mezi mlád'aty.

Aby se vyjednávání mohlo odehrávat, musí být mlád'ata schopna určit, jakou snahu vyvine sourozenec pro získání potravy. Vyjednávání může vzniknout, pokud 1) je cena boje obrovská, 2) je vysoká míra krátkodobých rozdílů v potřebě potravy mezi mlád'aty a 3) rodiče přinášejí nedělitelnou potravu (Roulin, 2002). Přesto však nikdy nevymizí boje úplně. Pozorováno u sovy pálené – *Tyto alba* (Tytonidae) (Roulin, 2001).

#### **7. 2. 3. *Srovnání hypotéz***

Podíváme-li se na různé typy chování a druhy, u kterých se tento typ chování vyskytuje, je zajímavé, jak je možné, že druhy s podobnou schopností bojovat, jako jsou velcí dravci a sovy pálené, mohou praktikovat tak odlišné strategie, jako je obligátní siblicida a vyjednávání mezi mlád'aty. Srovnáme-li výzbroj a ztrátu boje u těchto ptáků, nezjistíme

prakticky žádný rozdíl. Rozdíl je ale ve velikosti kořisti – sovy přináší drobné savce (Roulin, 2001), naopak orli přinášejí poměrně velkou (až několik kg) kořist (Gargett, 1977). Tento rozdíl je tedy zřejmě zásadní. Další rozdíl je nejspíše v počtu mláďat, patrně se vyplatí vyjednávat, pokud je sourozenců víc, a tak šance na úspěch jednotlivce menší.

Podíváme-li se na dva typy fakultativní siblicidy, zjistíme, že byly zkoumány jen u volavkovitých (Mock, 1984; Mock and Parker, 1986). Přesto, že je řada autorů neuznává (Drummond, 2001), mně se zdá toto dělení rozumné, protože dle mého názoru odpovídá dvěma typům chování. Bylo by jistě zajímavé zjistit, zda je toto rozdělení možné praktikovat i u jiných ptáků, například by mohlo být zajímavé zjištění zda je siblicidní chování vrozené u fakultativně siblicidních dravců.

Ingromova (1959) hypotéza „*Ice box*“, která vidí důvod vzniku siblicidního chování ve výhodě, kterou přináší kanibalismus, mi připadá nepravděpodobná. A to proto, že pro rodiče je méně nákladné ulovit srovnatelnou kořist než vyprodukovat a živit jedno mládě navíc jen proto, aby pak posloužilo jako potrava. Zde bych se spíše přikláněla k tomu, že jde o vejce pro jistotu „*insurance egg*“, které je po vylíhnutí či určitém vývoji zabito a sežráno.

### 7. 3. Kritika prací

Považuji za problém, že u koloniálně hnízdících ptáků s množstvím mimopárových kopulací a vnitrodruhového hnízdního parazitismu (Gonzales-Martin and Riuz, 1996) nebyl studován vliv těchto jevů na siblicidu. Je klidně možné, že u volavkovitých dochází častěji k siblicidě v právě těch hnízdech, kde jsou jen poloviční sourozenci.

Dalším omezením je to, že se práce omezují vždy jen na pár druhů z vyššího taxonu. Například u volavkovitých – *Ardeidae* jsou studovány prakticky jen volavka velká – *Ardea herodias*, volavka bílá – *Egretta alba* a volavka rusohlavá – *Bubulcus ibis* (viz tabulka 6.3.1). Navíc řada prací o prvních dvou druzích volavky vychází z jedné kolonie v Texasu.

Dalším problémem je, že v přírodních podmínkách lze od sebe jen stěží oddělit různé faktory, které mají vliv na mortalitu mláďat, a také se špatně provádí manipulativní studie, aniž by se příliš zasahovalo do chování daného druhu.

Vrozené predispozice se v přírodě špatně zkoumají, i když bylo pár pokusů uděláno, například výměna vajec dvěma podobným druhům. Teoreticky by se genetická podmíněnost dala zkoumat v případě, že by ptáci měli potravu ad libitum, v takovém případě by se měly projevit pouze vrozené vzorce chování.

## 8. Závěr

Zdá se, že jednoznačnou podmínkou pro siblicidu je asynchronní líhnutí a dále pak možnost monopolizace potravy a silný zobák či další zbraně, kterými může mládě útočit. Význam tohoto chování bývá prezentován jako výsledek nepredikovatelnosti potravy, rodiče si zvýší fitness, pokud budou mít ve snůšce jedno mládě navíc, které v příznivých podmínkách přežije. Nic méně to, že nějaký druh ptáka má všechny predispozic k siblicidě, ještě nutně neznamená, že se u něj siblicida vyvine.

Siblicidní chování bylo pozorováno u 6 řádů: srostloprstých – *Coraciiformes*, papoušků – *Psittaciformes*, sov – *Strigiformes*, pěvců – *Passeriformes*, *Ciconiiformes*, krátkokřídlých – *Gruiformes*. Z fylogenetického hlediska je jasné, že siblicida se vyvinula několikrát nezávisle na sobě (viz obrázky 7. 1. 1. a 7. 1. 2.), nicméně obligátní siblicida se nejspíše vyvinula jen jednou (viz tamtéž) a vzhledem k tomu, že u do většiny taxonů s obligátní siblicidou patří i druhy s fakultativní siblicidou, není nepravděpodobné, že obligátní siblicida vznikla ze siblicidy fakultativní.

Behaviorálně-ekologické faktory vedoucí k fakultativní siblicidě: rodiče nejsou schopni předem určit, jaká bude potravní nabídka, proto vyprodukují snůšku jako pro dobrý rok, ale tak, aby se mlád'ata líhla asynchronně. Tak vlastně produkují jedno mládě navíc „*marginal offspring*“, které v nepříznivé sezoně pravděpodobně uhyne. Nicméně, pokud přežije, rodičům se zvýší inkusivní fitness. Obligátní siblicida se vyskytuje u druhů, kde je potravní nabídka tak chudá nebo rodičovská péče natolik nákladná, že by neuživili více jak jedno mládě. Zde je strategie rodičů jiná, místo mláděte navíc vyprodukují vejce do zásoby „*insurance egg*“, které slouží jako rezerva, kdyby druhé vejce/mládě bylo z jakýchkoli důvodu zničeno.

Porovnáme-li faktory, vedoucí k vyjednávání mezi mlád'aty s faktory vedoucími k siblicidě, zdá se, že nejdůležitějším faktorem je potrava. A to nejen její množství, ale i její dělitelnost či nedělitelnost. Aby mohla mlád'ata vyjednávat, musí mezi nimi fungovat komunikace a navíc musí být nevýhodné bojovat. Pro oba typy chování je potřeba trochu potravního stresu, vyjednávání se ale vyplatí jen v případě, že je potrava nedělitelná a krátkodobé rozdíly v potřebě potravy jsou velké. Tedy z těchto dvou věcí vyplývá, že rodiče při jednom krmení nakrmí jen jedno mládě. I tak ale vždy přetrvává rivalita mezi sourozenci, která může přerůst v siblicidu. Tedy siblicida se může vyvinout, pokud jsou mlád'ata vybavena zbraněmi, pokud jsou mezi mlád'aty velké váhové rozdíly a pokud lze potravu monopolizovat. Pro vyjednávání je naopak potřeba, aby mlád'ata byla alespoň potenciálně

v bojích o potravu vyrovnána (a tedy, aby byly velké boje ztrátové), aby potrava byla nedělitelná a aby rodiče přinášeli vždy jen jeden potravní zdroj. Zároveň je podle mě důležité, aby bylo více mláďat na hnízdě, čímž je méně pravděpodobné vítězství jedince.

Ptáci vázaní na vodu v žádném případě nemohou predikovat, jaké bude množství potravy během hnízdní sezony, to je jejich specifikum. Na rozdíl od jiných druhů si nemohou hájit potravní teritorium, a tak si zajistit kontinuální příjem potravy. Z těchto důvodů mohou být meziroční rozdíly v dostupnosti potravy obrovské, a tak je prakticky nemožné optimalizovat velikost snůšky. Navíc druhy vázané na vodu jsou většinou predátoři se silným zobákem, a tak mají dobré zbraně, kterými mohou útočit na své sourozence.

## Použitá literatura

### Primární:

- Amundsen, T. and Slagsvold, T. (1998). "Hatching asynchrony in great tits: A bet-hedging strategy?" Ecology **79**(1): 295 -304.
- Bortolotti, G. R. (1986). "Influence of Sibling Competition on Nestling Sex Ratios of Sexually Dimorphic Birds." American naturalist **127**(4): 495-507.
- Braun, B. M. a. H., G. L. (1983). "Brood reudction in black-legged kittiwakes." Auk **100**(469-76).
- Cook, M. I. and Monaghan, P. and Burns, M. D. (2000). "Effects of short-term hunger and competitive assymetry on facultative aggression in nestling black guillemonts *Cepphus grylle*." Behavioral Ecology **11**(3): 282 - 287.
- 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.
- Creighton, J. C. and Schnell, G. D. (1996). "Proximate control of siblicide in cattle egrets: a test of the food-amount hypothesis", Behavioral Ecology and Sociobiology **38**: 371-377
- Drummond, H., Osorno, J. L., Torres, L., Chavalas, G. C. and Lorios, H. M. (1991). "Sexual size dimorphism and sibling competetion: implacations for avian sex ratios." American naturalist **138**: 623-641
- Drummond, H. (2001). "A revaluation of the role of food in broodmate aggression." Animal Behaviour **61**(3): 517-526.
- Drummond, H., Rodríguez, C., Vallarino, A., Valderrábano, C., Rogel, G. and Tobón, E. (2003). "Desperado siblings: uncontrollably aggressive junior chicks." Behavioral Ecology and Sociobiology **53**: 287-296.
- Ferrari, R. P. and Martinelli R. and 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). "Evoluční biologie." Academia, Praha 2005
- Forbes, S. and Mock, D. W. (2000). "A tale of two strategies: Life-history aspects of family strife." The Condor **102**(1): 23 - 34.
- Gonzales-Martin, M., Riuz, X. (1996). "Brood parasitism in heron." Colonial Waterbirds **19**(1): 31-38.
- Griesser, M., Nystrand, M., Ekman, J. (2006). "Reduced mortality selects for family cohesion in a social species." Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **273**: 1881-1886.
- Hagan, J. M. (1986). "Temporal patterns in pre-fledgling survival and brood reduction in an osprey colony." The Condor **88**(2): 200-205.
- Hipfner, J. M. (2000). "The effect of egg size on post-hatching development in the Razorbill: an experimental study." Journal of Avian biology **31**: 112-118.
- Jakubas, D. (2005). "Factors affecting the breeding success of the grey heron (*Ardea cinerea*) in northern Poland." Journal of Ornithology **146**(1): 27-33.
- Johnstone, R. A. and Roulin, A. (2003). "Sibling negotiation." Behavioral Ecology **14**(6): 780 - 786.
- Krebs, E. A., Cunningham, R. B. and Donnelly Ch. F. (1999). "Complex patterns of food allocation in asynchronously hatching broods of crimson rosellas." Animal Behaviour **57**: 753-763.
- Krebs, E. A., Magrath, R. D. (2000). "Food allocation in crimson rosella broods: parents differ in their responses to chick hunger." Animal Behaviour **59**: 739-751.



- 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**.
- Legge, S. (2000). "Siblicide in the cooperatively breeding laughing kookaburra (*Dacelo novaeguineae*)" Behavioral Ecology and Sociobiology **48**: 293 - 302.
- Legge, S. (2002). "Siblicide, starvation and nestling growth in the laughing kookaburra." Journal of Avian biology **33**: 159 - 166.
- Lougheed, L. W. and Anderson, D. J. (1999). "Parent blue-footed boobies suppress siblicidal behavior of offspring." Behavioral Ecology and Sociobiology **45**: 11-18
- Mclean, P. and Byrd, M. (1991). "Feeding ecology of Chesapeake Bay Ospreys and growth and behavior of their young." Wilson bulletin **103**: 105 - 111.
- Medeiros, M. J. and Emond, E. E. and Ploger, B. J. (2000). "An unusual type of sibling aggression in black-crowned night herons." The Condor **102**: 438-440.
- Mock, D. W. (1982). "Brood reduction in Herons the siblicide threshold hypothesis." Colonial Waterbirds **5**: 57.
- 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. (1987). "Siblicide, parent-offspring conflict, and unequal parental investment by egrets and herons." Behavioral Ecology and Sociobiology **20**: 247 -256.
- Mock, D. W. and Parker, G. A. (1986). "Advantages and disadvantages of egret and Heron Brood reduction." Evolution **40**(3): 459-470.
- 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. and Forbes, L. S. (1994). "Life-history consequences of avian brood reduction." Auk **111**(115 - 123).
- Mock, D. W. and Parker, G. A. (1997). "The evolution of sibling rivalry." Oxford University Press, Oxford 1997
- Mock, D. W. and Parker, G. A. (1998). "Siblicide, family conflict and the evolutionary limits of selfishness." Animal Behaviour **54**: 1–10.
- Mondloch, C. J. (1995). "Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons." Animal Behaviour **49**: 601-613.
- Nathan, A. and Legge, S. and Cockburn, A. (2001). "Nestling aggression in broods of a siblicidal kingfisher, the laughing kookaburra." Behavioral Ecology **12**(6): 716 - 725.
- Ostreiher, R. (2001). "The importance of nestling location for obtaining food in open cup-nests." Behavioral Ecology and Sociobiology **49**: 340–347.
- Parker, A. P. and Mock, D. W. and Lamey, T. C. (1989). "how selfish should stronger sibs be." American naturalist **133**(6): 846 - 868.
- Pijanowski, B. C. (1992). "A revision of lack's brood reduction hypothesis." American naturalist **139**(6): 1270 - 1292.
- Ploger, B. J. and Mock, D. W. (1986). "Role of sibling aggression in food distribution to nestling cattle egrets (*Bubulcus ibis*)." Auk **103**: 768-776.
- Ploger, B. J. (1997). "Does brood reduction provide nestling survivors with a food bonus?" Animal Behaviour **56**: 1063–1076.
- Ploger, B. J. and Medeiros, M. J. (2004). "Unequal food distribution among great egret *Ardea alba* nestlings: parental choice or sibling aggression?" Journal of Avian biology **35**: 399 - 404.

- Roulin, A. (2001). "Food supply differentially affects sibling negotiation and competition in the barn owl (*Tyto alba*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**: 514–519.
- 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.
- 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.
- Steidl, R. and Griffen, C. (1991). "Growth and brood reduction of mid-atlantic coast ospreys." *Auk* **108**: 363-370.
- Stouffer, P. C. and Power, H. W. (1991). "An experimental test of the brood-reduction hypothesis in european starlings." *Auk* **108**: 519 - 531.
- Strickland, D. (1991). "Juvenile dispersal in grey jays: dominant brood member expels sibling from natal territory." *Canadian Journal of Zoology* **69**: 2935 -2945.
- Temme, D. M. and Charanov, E. (1987). "Brood size adjustment in birds: economical tacking in a temporally varying environment." *Journal of theoretical biology* **126**: 137 - 148.
- Teather, K. L. (1992). "An experimental study of competition for food between male and female nestling of the red vinked blackbird." *Behavioral Ecology and Sociobiology* **31**: 81-87.
- Urrutía, L. P., Drummond, H. (1990). "Brood reduction and parental infanticide in Heermann gull." *Auk* **107**: 772-774.
- Vináuela, J. (2000). "Opposing selective pressures on hatching asynchrony: egg viability, brood reduction, and nestling growth." *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**: 333–343.
- Wachter, B., Höner, O. P., East, M. L., Golla, W. and Hofer, H. (2002). "Low aggression levels and unbiased sex ratios in a prey-rich environment: no evidence of siblicide in Ngorongoro spotted hyenas (*Crocuta crocuta*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**: 348–356.

#### **Sekundární:**

- Black, J. M., Owen, M. (1984). "The importance of the family unit to barnacle gosse offspring: a progress report." *Norsk polarinstitutt skifer* **181**: 79 - 85.
- Bortolotti, G. R., Wiebe, K.L., Iko, W.M. (1991). "Cannibalism of nestling American kestrels by their parents and siblings." *Canadian Journal of Zoology* **69**: 1447–1453.
- Bortolotti, G. R., Wiebe, K.L. (1993). "Incubation behavior and hatching patterns in the American kestrel *Falco Sparverius*." *Ornis Scandinavica* **24**: 41-47.
- Crossner, K. A. (1977). "Natural selection and clutch size in the European sarling." *Ecology* **58**: 885 -892.
- Dijkstra, C., Bult, A., Bijlsma, S., Daan, S., Meijer, T., Zijlstra, M. (1990). "Brood size manipulations in the kestrel" effects on offspring and parent survival." *Journal of Animal Ecology* **59**: 269-286.
- Dorward, E. F. (1962). "Comparative biology of the white booby and brown booby *Sula* spp. at Ascension." *Ibis* **103** **74–220**.
- Drummond, H. (1993). "Have avian parents lost control of offspring aggression?" *Etologia* **3**: 187–198.
- Edwards, T. C. J., Collopy, M. W. (1983). "Obligate and fakoltative brood reduction on eagles: An examination of factor that influence fratricide." *Auk* **100**: 793 -796.

- Edwards, T. C. J., Collopy, M. W., Steenhoff, K., Kocher, M. N. (1988). "Sex ratios of fledging golden eagles." Auk **105**(793-796).
- Evans, R. M. (1996). "Hatching asynchrony and survival of insurance offspring in an obligate brood reducing species, the American white pelican." Behavioral Ecology and Sociobiology **39**: 203-209.
- Gargett, V. (1977). "A 13-year population study of the black eagle in the Matopos, Rhodesia, 1964-1976." Ostrich **48**: 17 - 27.
- Garnett, M. C. (1981). "Body size, its heritability and influence on juvenile survival among great tits." Ibis **123**: 31 - 41.
- Gerrard, J. M., Bortolotto, G. R. (1988), "The Bald Eagle." Smithsonian Institution Press, Washington DC 1988.
- Gottlander, K. (1987). "Parental feeding behaviour and sibling competition in *Ficedula hypoleuca*." Ornis Scandinavica **18**: 269 -276.
- Gullion, G. W. (1954). "The reproductive cycle of American coots in California." Auk **71**: 366-412.
- Harris, M. P., Rothery, P. (1985). "The post fledging survival of puffins *Fratercula arctica* in relation to hatching date and growth." Ibis **127**: 243-250.
- Hedgren, S. (1981). "Effects of fledging weight and time of fledging on survival of guillemot chicks." Ornis Scandinavica **12**(51 - 54).
- Holley, A. J. F. (1981). "Naturally arising adoption in the Herring Gull." Animal Behaviour **29**(302-303).
- Howe, H. F. (1976). "Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the common grackle." Ecology **59**: 1109 -1122.
- Ingram, C. (1959). "The importance of juvenile cannibalism in the breeding biology of certain birds of prey." Auk **76**: 218-226.
- Jarvis, M. J. F. (1974). "The ecological significance of clutch size in *Sula capensis*." Journal of Animal Ecology **43**(1 - 17).
- Kaerelink, A., Cotton, P. A., Stirling, L., Wright, J. (1995). "Food allocation among nestling starlings: sibling competition and the scope of parental choice." Proceedings of the Royal Society of London, Series B **259**: 259 - 263.
- Kozlowski, J., Stearns, S.C. (1989). "Hypotheses for the production of excess zygotes: models of bet-hedging and selective abortion." Evolution **43**: 1369-1377.
- Lack, D. (1954). "The natural regulation of animal numbers." Clarendon press, Oxford 1954
- Lamey, T. C. (1992). "Egg size differences, hatch asynchrony and obligate brood reduction in crested penguins." Ph.D. dissertation, University of Oklahoma, Norman.
- Magrath, R. (1989). "Hatch asynchrony and reproductive success in the blackbird." Nature **339**(536-538).
- Mock, D. W., Forbes L. S. (1995). "The evolution of parental optimism." Tree **10**: 130-134.
- Mumme, R., Koenig, W., Pitelka, F. (1983). "Reproductive competition in the communal acorn woodpecker: sister destroy each others' eggs." Nature **306**(583-584).
- Newton, I. (1977). "Breeding strategies in birds in prey." Living bird **16**(51-82).
- Newton, I., Moss, D. (1986). "Post-fledging survival of sparrowhawks." Ibis **128**: 73 -80.
- Nuechterlein, G. L., Johnson, A. (1981). "The downy Young of the hooded grabe." Living bird **19**: 69 - 71.
- O'Connor, R. J. (1978). "Brood reduction in birds." Animal Behaviour **26**: 79 -96.
- Orians, G. H. (1969). "Age and hunting success in the brown pelican." Animal Behaviour **17**(316 - 319).
- Ploger, B. J. (1992). "proximate and ultimate causes of brood reduction in brown pelicans." Unpublished Ph.D. thesis, University of Florida.

- Rettig, N. L. (1978). "Breeding behavior of the harpy eagle." Auk **95**: 629-43.
- Roskaft, E., Slagsvold, T. (1985). "Differential mortality of male and female offspring in experimentally manipulated broods of the rock." Journal of Animal Ecology **54**: 261-266.
- Simons, R. E. (1988). "Offspring quality and the evolution of cannibalism." Ibis **130**: 339 - 357.
- Simons, L. S., Martin, T. E. (1990). "Food limitation of avian reproduction: an experiment of a cactus wren." Ecology **71**(869-876).
- Smith, H. G., Mongomerie, R. (1991). "Nestling American robins compete with siblings by begging." Behavioral Ecology and Sociobiology **29**: 307 - 312.
- St Clair, C. C., Waas, J. R., St Clair, R. C., Boeg, P.T. (1995). "Unfit mother? Maternal infanticide in royal penguin." Journal of Animal Ecology **65**.
- Stamps, J., Clark, A. B., Arrowood, P. and Kus, B. (1985). "Parent-offspring conflict in budgerigars." Behaviour **94**: 1-40.
- Stanback, M. T., Koenig, W.D. (1992). "Cannibalism in birds. In Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa (ed. Elgar and Crespi) pp. 277-298." Oxford University Press, Oxford 1992
- Tortosa, T. S., Redondo, T. (1992). "Motives for parental infanticide in white storks." Ornis Scandinavica **23**: 1859.
- Vesey-Fitzgerald, D. (1957). "The breeding of the white pelican in the Rukwe Valley, Tanganyika." Bulletin of the British Ornithological Club **77**: 1279.
- Warham, J. (1975). "The crested penguins in The biology of penguins." University Park Press, Baltimore 1975

## Přílohy

**Tabulka 1** seznam druhů náležící do čeledi Ardeidae (dle databázedruhů na [www.biolib.cz](http://www.biolib.cz)), s vyznačením siblicidních druhů.

Rod – latinsky	druh – latinsky	rod - česky	druh – česky	siblicida
Agamia	agami	volavka	agami	nestudováno
Agamia	Reichenbach	volavka		nestudováno
Ardea	cinerea	volavka	popelavá	siblicidní
Ardea	cocoi	volavka	jihoamerická	nestudováno
Ardea	goliath	volavka	obrovská	nestudováno
Ardea	herodias	volavka	velká	podmíněnná siblicida
Ardea	humbloti	volavka	madagaskarská	nestudováno
Ardea	insignis	volavka	císařská	nestudováno
Ardea	Linnaeus	volavka		nestudováno
Ardea	melanocephala	volavka	černohlavá	nestudováno
Ardea	pacifica	volavka	bělokrká	nestudováno
Ardea	picata	volavka	černobílá	nestudováno
Ardea	purpurea	volavka	červená	nestudováno
Ardea	sumatrana	volavka	šedohnědá	nestudováno
Ardeola	bacchus	volavka	čínská	nestudováno
Ardeola	Boie	volavka		nestudováno
Ardeola	grayii	volavka	hnědohřbetá	nestudováno
Ardeola	idae	volavka	modrozobá	nestudováno
Ardeola	ralloides	volavka	vlasatá	nestudováno
Ardeola	rufiventris	volavka	hnědobřichá	nestudováno
Ardeola	speciosa	volavka	nádherná	nestudováno
Botaurus	lentiginosus	bukač	severoamerický	nestudováno
Botaurus	pinnatus	bukač	jihoamerický	nestudováno
Botaurus	poiciloptilus	bukač	australský	nestudováno
Botaurus	stellaris	bukač	velký	nestudováno
Botaurus	Stephens	bukač		nestudováno
Bubulcus	Bonaparte	volavka		nestudováno
Bubulcus	ibis	volavka	rusohlavá	vrozená siblicida
Butorides	Blyth	volavka		nestudováno
Butorides	striatus	volavka	proměnlivá	nestudováno
Butorides	sundevalli	volavka	galapážská	nestudováno
Butorides	virescens	volavka	zelenavá	nestudováno
Cochlearius	Brisson	volavčík		nestudováno
Cochlearius	cochlearius	volavčík	člunozobý	siblicidní
Egretta	alba	volavka	bílá	vrozená siblicida
Egretta	ardesiaca	volavka	černá	nepozorována
Egretta	caerulea	volavka	modrošedá	nestudováno
Egretta	eulophotes	volavka	žlutozobá	nestudováno
Egretta	Forster	volavka		nestudováno
Egretta	garzetta	volavka	stříbřitá	nestudováno
Egretta	gularis	volavka	západní	nestudováno
Egretta	intermedia	volavka	prostřední	nestudováno
Egretta	novaehollandiae	volavka	bělolící	nestudováno
Egretta	rufescens	volavka	červenavá	nestudováno
Egretta	sacra	volavka	pobřežní	siblicidní
Egretta	thula	volavka	bělostná	nepozorováno

<b>Rod – latinsky</b>	<b>druh – latinsky</b>	<b>rod - česky</b>	<b>druh – česky</b>	<b>siblicida</b>
Egretta	tricolor	volavka	tříbarvá	nepozorováno
Egretta	vinaceigula	volavka	rudohrdlá	nestudováno
Gorsachius	Bonaparte	kvakoš		nestudováno
Gorsachius	goisagi	kvakoš	japonský	nestudováno
Gorsachius	magnificus	kvakoš	pestrý	nestudováno
Gorsachius	melanolophus	kvakoš	indomalajský	nestudováno
Ixobrychus	Billberg	bukáček		nestudováno
Ixobrychus	cinnamomeus	bukáček	skořicový	nestudováno
Ixobrychus	eurhythmus	bukáček	východní	nestudováno
Ixobrychus	exilis	bukáček	bažinný	nestudováno
Ixobrychus	flavicollis	bukáček	černý	nestudováno
Ixobrychus	involucris	bukáček	pruhohřbetý	nestudováno
Ixobrychus	minutus	bukáček	malý	nestudováno
Ixobrychus	sinensis	bukáček	žlutohý	nestudováno
Ixobrychus	sturmii	bukáček	zakřslý	nestudováno
Nyctanassa	Stejneger	kvakoš		nestudováno
Nyctanassa	violacea	kvakoš	žlutočelý	nestudováno
Nycticorax	caledonicus	kvakoš	rezavý	nestudováno
Nycticorax	Forster	kvakoš		nestudováno
Nycticorax	leuconotus	kvakoš	africký	nestudováno
Nycticorax	nycticorax	kvakoš	noční	siblicidní
Pilherodius	Bonaparte	volavka		nestudováno
Pilherodius	pileatus	volavka	kápoovitá	nestudováno
Syrigma	Ridgway	volavka		nestudováno
Syrigma	sibilatrix	volavka	hvízdavá	nestudováno
Tigriornis	leucolophus	bukač	západoafrický	nestudováno
Tigriornis	Sharpe	bukač		nestudováno
Tigrisoma	fasciatum	bukač	červenavý	nestudováno
Tigrisoma	lineatum	bukač	proužkovaný	nestudováno
Tigrisoma	mexicanum	bukač	středoamerický	nestudováno
Tigrisoma	Swainson	bukač		nestudováno
Zebrilus	Bonaparte	bukáček		nestudováno
Zebrilus	undulatus	bukáček	vlnkovaný	nestudováno
Zonerodius	heliosylus	bukač	novoguinejský	nestudováno