

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Zuzana Toppelová

Synchronizace líhnutí vajec u ptáků

Hatching synchrony in birds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. David Hořák, PhD.

Praha, 2011

PROHLÁŠENÍ:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16.08.2011

.....

Zuzana Toppelová

Ráda bych tímto způsobem poděkovala svému školiteli, Davidu Hořákovi, za užitečné rady, konzultace a připomínky, které významně pomohly k sepsání této bakalářské práce.

ABSTRAKT

Tato bakalářská práce se zabývá tématem Synchronizace líhnutí vajec u ptáků. Obecně se mezi ptáky můžeme setkat se dvěma typy líhnutí - asynchronním a synchronním - a tento typ líhnutí je primárně určen okamžikem, ve kterém samice začíná inkubovat vejce.

U mnoha ptačích druhů, včetně většiny prekociálních, není inkubace vajec zahájena dříve, než je dokončena snůška, a v důsledku toho se vajíčka vylíhnou v rámci několika hodin. V synchronním potomstvu jsou mláďata velikostně uniformní, z toho důvodu žádné z nich nemá výrazné výhody nad ostatními sourozenci v hnízdě. Šance na přežití je tedy pro všechna mláďata přibližně stejná, což zvyšuje šanci na přežití co nejvyššího počtu mláďat v optimálních podmínkách.

Na druhou stranu některé druhy zasedají k inkubaci vajec již během kladení, a jejich vejce se proto líhnou asynchronně v průběhu několika dní. Z toho vyplývá, že poslední narozené mládě je velikostně znevýhodněně oproti svým starším sourozencům. V minulosti bylo navrženo několik hypotéz, které se snaží vysvětlit, proč některé samice začínají inkubovat vejce dříve, a předpokládá se, že asynchronní líhnutí je rodičovská strategie zajišťující větší šanci na přežití takovému množství mláďat, jaké dovolí potravní zdroje.

Selektivní tlaky vedoucí evoluci aynchronního nebo synchronního líhnutí jsou produktem působení velkého množství faktorů, např. kondice samice, množství dostupné potravy, pohlaví potomstva, riziko predace hnízda, okolní teplota, vnitrohnízdní variabilita ve velikosti vajec a další.

KLÍČOVÁ SLOVA

synchronní líhnutí, asynchronní líhnutí, redukce množství potomků, ptáci

ABSTRACT

This bachelor thesis is about hatching synchrony in birds. Generally, among birds there are two types of hatching - asynchronous and synchronous- and the type of hatching is primarily determined by the time of the onset of incubation.

In many bird species, including most precocial ones, incubation does not begin until the last egg has been laid, which results in hatching of all the eggs within a few hours. In synchronously-hatched broods, all the chicks are about the same age. Thus no single individual has an advantage in size or strength over any of its siblings in the nest. The survival probability is then similar for all chicks which maximizes number of fledglings under favourable condition.

In contrast many species of birds begin to incubate as soon as the first eggs is laid and hatch their eggs asynchronously over a period of days or weeks, handicapping last-hatched chicks with an age and size disadvantage. Many hypotheses have been proposed to explain why female birds start to incubate before clutch completion and some of those suggest that asynchronous hatching is a parental strategy for raising the largest number of offspring that food resources will allow when the abundance of food for the chicks cannot be predicted at the time that eggs are laid.

The selective pressures leading to the evolution of synchronous or asynchronous strategies would appear from the literature to be the product of a great number of factors, for example female condition, food supply, embryo sex, risk of predation the nest, ambient temperature, intraclutch egg-size variation and so on.

KEYWORDS

synchronous hatching, asynchronous hatching, brood reduction, birds

OBSAH

1. ÚVOD	6
2. VÝZNAM VELIKOSTI VEJCE	8
3. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ TYP LÍHNUTÍ	11
3.1 Počátek inkubace	11
<i>3.1.1 Vliv okolní teploty</i>	<i>13</i>
3.2. Kondice samice	14
3.3 Množství dostupné potravy pro mlád'ata	16
3.4 Pohlaví potomstva	17
4. MECHANISMY UMOŽŇUJÍCÍ SYNCHRONNÍ LÍHNUTÍ	19
4.1 Fyzikální vlastnosti skořápky	19
4.2 Prenatální komunikace mezi embryi	21
<i>4.2.1 První volání</i>	<i>22</i>
<i>4.2.2 Komunikace prostřednictvím cvakavých zvuků</i>	<i>22</i>
<i>4.2.3 Vokalizace</i>	<i>23</i>
<i>4.2.4 Embryonální akustické signály a jejich význam</i>	<i>24</i>
5. ZÁVĚR	26
6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	27

1. ÚVOD

Mezi ptáky se obecně vyskytují dva typy líhnutí, a každý z nich má určité charakteristické znaky. Prvním typem je asynchronní líhnutí, při kterém se mláďata v rámci snůšky nelíhnou najednou, ale během delšího časového intervalu, a celý proces líhnutí proto přesáhne délku jednoho dne, ale může se zároveň protáhnout až do délky několika dnů, v závislosti na počtu vajec ve snůšce (Ehrlich et al., 1988). V důsledku toho, že se jednotlivá mláďata nelíhnou najednou, poskytuje tento typ líhnutí potomstvo o odlišných velikostech a rozdílném stáří (Szöllösi et al., 2007).

Velikostní hierarchie vzniklá mezi mláďaty má následně vliv na fitness potomstva, jelikož ustanovuje stupeň sourozenecké kompetice (Wellicome, 2005). Při asynchronním líhnutí má poslední narozené mládě nižší hmotnost v porovnání se staršími sourozenci, a z toho důvodu může být v mnoha případech zastrášováno svými sourozenci, nebo utlačováno, není-li v okolí dostatečné množství potravy, tak hladoví, a v důsledku toho často umírá brzy po narození. Asynchronní líhnutí tedy poskytuje dříve vylíhnutým mláďatům velikostní i silové výhody nad mladšími sourozenci, proto může mít adaptivní význam v prostředí s nestabilním klimatem, kde je i množství dostupné potravy značně variabilní, a v případě potřeby může usnadnit redukci množství potomků (Hilström & Olsson, 1994). Tento typ líhnutí byl pozorován u racka stříbřitého (*Larus argentatus*), ale i dalších zástupců rodu *Larus*, u nichž se poslední nakladené vejce líhne zhruba o 4 dny později než předchozí vejce (Hilström et al., 2000).

Naprostým opakem je synchronní líhnutí, které je charakteristické především tím, že se jednotlivá mláďata líhnou pohromadě, resp. v kratších časových intervalech, a proto celý proces nepřesáhne délku jednoho dne (Slagsvold, 1986). Tento typ líhnutí poskytuje velikostně uniformní potomstvo, a jelikož jsou jednotlivá mláďata přibližně stejně velká, a tudíž zkonsumují denně přibližně stejné množství potravních zdrojů, tak rostou zhruba stejnou rychlostí, a dříve vylíhnutá mláďata nejsou nijak výrazně zvýhodněna nad mladšími sourozenci (Cannon et al., 1986). Tato strategie maximalizuje šanci na přežití co nejvyššího množství potomků, takže se dá předpokládat, že je preferována v prostředí, které poskytuje optimální podmínky a dostatečné množství zdrojů k uživení všech mláďat dle jejich potřeby (Slagsvold, 1986). Synchronní líhnutí je obecně rozšířenější mezi druhy s prekociálními mláďaty, a lze ho pozorovat např. u kura domácího (*Gallus gallus f. domestica*), nebo husy velké (*Anser anser*). Vejce některých zástupců z rodu běžců, jako je nandu pampový (*Rhea*

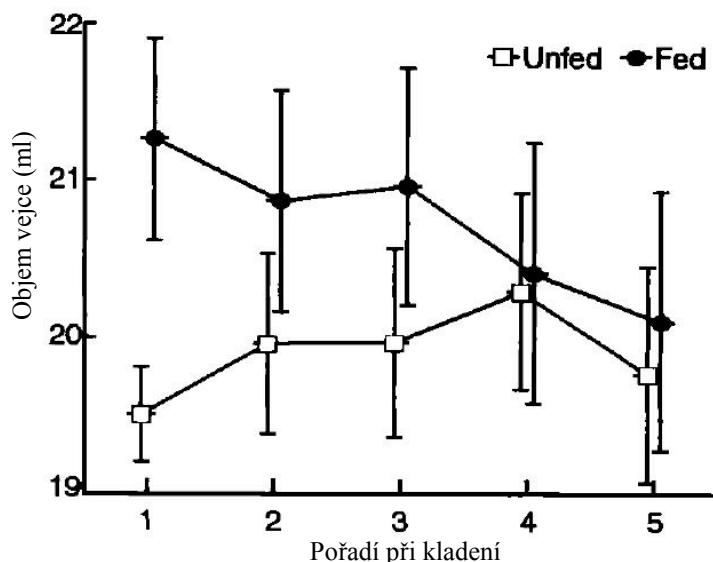
americana) nebo nandu menší (*Pterocnemis pennata*) se také líhnou synchronně (Cannon et al., 1986).

Obecně se tedy předpokládá, že synchronní líhnutí je strategie, která omezuje sourozeneckou kompetici, a proto zvyšuje šanci na přežití všech mlád'at, zatímco asynchronní líhnutí díky ustavené velikostní hierarchii mezi mlád'aty pomáhá v době potřeby efektivně poupravit velikost potomstva (Heeb, 1994). Nicméně i při synchronním líhnutí může mezi mlád'aty docházet k rozsáhlým bojům v prostředí s nedostatkem potravy. Jak již bylo zmíněno, mlád'ata pocházející ze synchronního líhnutí jsou velikostně uniformní a chybějící velikostní hierarchie může v prostředí s nedostatkem potravních zdrojů představovat problém (Vinuela, 2000). Faktory, které působí v okolním prostředí, a které alespoň částečně rozhodují o tom, jakou životní strategii si ptáci zvolí, budou probrány dále.

2. VÝZNAM VELIKOSTI VEJCE

Je zřejmé, že velikost vajec se mezi jednotlivými druhy liší, mnohem zajímavější je ovšem fakt, že velikostní rozmanitost lze u některých druhů pozorovat i v rámci jedné snůšky, což ovlivňuje typ líhnutí a tím pádem i fitness mláďat (Smith et al., 1993).

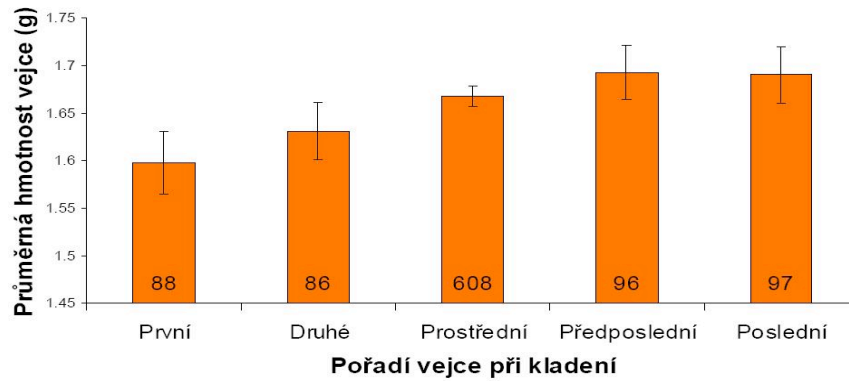
Obecně se velikost vajec mění s pořadím, v němž jsou nakladena (obr. č. 1).



Obr. č. 1: Vztah mezi velikostí vejce a pořadím, v němž je nakladeno (Aparicio, 1999)

Některé druhy kladou vejce o klesající velikosti (Parsons, 1972), což bylo pozorováno např. u kavky obecné (*Corvus monedula*; Heeb, 1994). V případě, že se velikost vajec s pořadím snižuje, a potomstvo se líhne asynchronně, je velikostní hierarchie mezi mláďaty mnohem výraznější, a poslední narozené mládě je tudíž výrazně slabší než jeho sourozenci, z toho důvodu často umírá hladem, nebo kvůli vytlačení z hnízda (Howe, 1976). Poslední vejce kavky obecné bývá obvykle nejmenší, v průměru dosahuje 93 - 95 % objemu průměrné velikosti vajec ve snůšce, a protože se její mláďata líhnou asynchronně, poslední mládě má výrazně sníženou šanci na přežití. Zmenšení velikosti posledního vejce může v období nedostatku potravy usnadnit redukci potomstva a tuto strategii si nejspíš osvojila i sledovaná populace kavky obecné (Heeb, 1994).

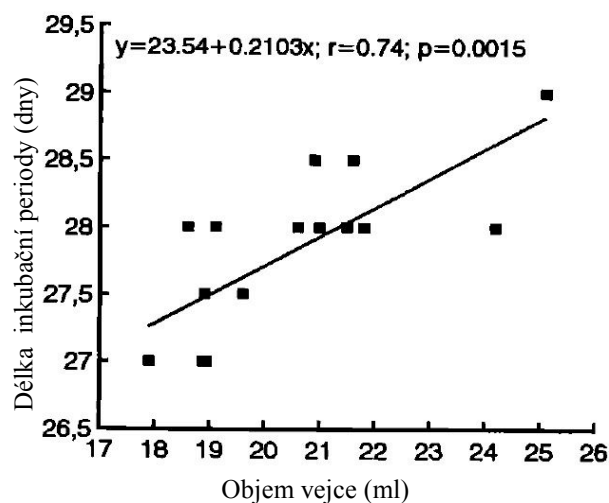
Další skupinou jsou druhy, které kladou vejce o zvyšující se velikosti, a v tom případě jsou vedlejší efekty asynchronního líhnutí alespoň částečně skryty, a proto roste i šance na přežití posledního mláděte (Howe, 1976). To bylo pozorováno u sýkory koňadry (*Parus major*; obr.č.2; Matrková & Remeš, 2010).



obr. č. 2: Rostoucí velikost vajec u sýkory koňadry (Matrková & Remeš, 2010)

Poslední kategorií jsou druhy, které kladou první vejce menší, druhé v pořadí největší ze všech, a po druhém vejci se velikost dalších opět postupně snižuje (Arnold, 1991). Tento charakteristický znak byl pozorován u bernešky bělolící (*Branta leucopsis*; Hübner et al., 2002). Je logické, že klesající velikost vajec je výraznější u velkých snůšek, jelikož obsahují větší množství vajec, a proto je rozdíl mezi největším a nejmenším vejcem markantnější, než u menších snůšek (Slagsvold et al., 1984).

V minulosti bylo předloženo několik návrhů, které se snaží vnitrohnízdni velikostní variabilitu vysvětlit. Může být vyvinuta jako mechanismus ovlivňující sourozeneckou kompetici, jelikož rostoucí velikost vajec, jak již bylo řečeno, zmírňuje efekty asynchronního líhnutí, tedy dává vyšší šanci pro přežití všech mláďat, zatímco klesající velikost vajec tyto efekty zvyrazňuje a může tak usnadnit redukci množství potomků (Slagsvold et al., 1984). Na druhou stranu u některých druhů je délka inkubační periody pro menší vejce kratší (obr. č. 3).



obr. č. 3: Vztah mezi velikostí vejce a délkou inkubační periody (Aparicio, 1999)

V tomto případě snížená velikost posledního vejce zmírní stupeň asynchronie při líhnutí, jelikož vejce nemusí být inkubováno tak dlouho, jako předchozí větší vejce, a tím pádem má nejmenší mládě vyšší šanci na přežití právě proto, že pochází z menšího vejce, což je naprostý opak předchozího případu (Parsons, 1972). Doposud existuje jen několik málo studií, které by prokázaly přímou souvislost mezi velikostí vejce a délkou inkubační periody, ale bylo to studováno např. u poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) a bylo zjištěno, že u tohoto druhu délka inkubační periody pozitivně koreluje s rostoucí velikostí vejce (Bollinger, 1994).

V mnoha případech mohou být odchylky ve velikosti vajec výsledkem toho, že samice nerovnoměrně rozděluje výživové složky do jednotlivých vajec na základě toho, jakou má dané vejce vzhledem k pořadí, v němž je nakladeno, pravděpodobnost na přežití (Vinuela, 1997). Je tedy zřejmé, že velikostní variabilita může alespoň částečně vyplývat i z vlastností samice, vliv může mít její věk nebo předchozí zkušenosti (Maddox & Weatherhead, 2008), ale zároveň může být ustanovena ekologickými faktory, které působí v prostředí. Chladné počasí způsobí úbytek na váze samice, a tento úbytek se tím pádem musí nutně projevit i na snížené velikosti vajec. V tomto případě žádná další strategická vysvětlení nejsou potřeba (Järvinen et al., 1986).

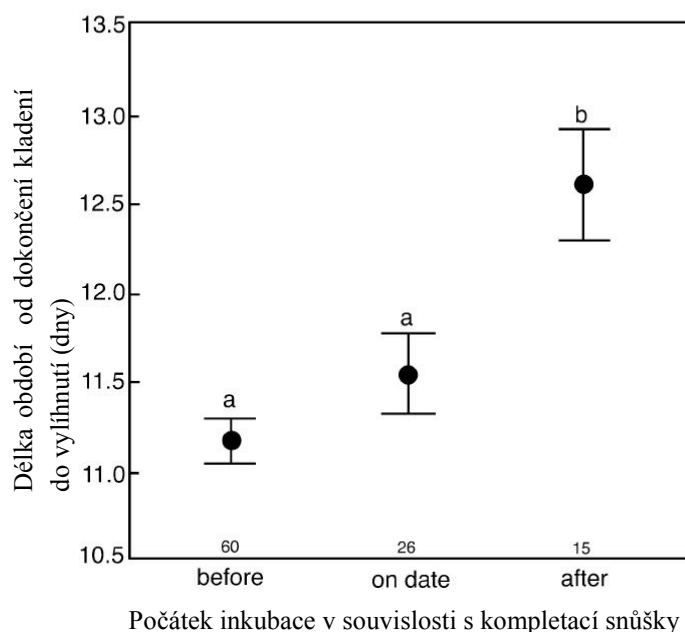
Z uvedených poznatků vyplývá, že velikostní rozmanitost v rámci snůšky může být v mnoha případech adaptivním řešením (Vinuela, 1997). To znamená, že druhy hnízdící v prostředí, které jim neposkytuje dostatečné množství potravy, a z toho důvodu si osvojili strategii redukce potomstva, kladou obvykle poslední vejce menší než všechna předchozí, a v důsledku toho poslední vylíhnuté mládě často umírá brzy po narození, zatímco jiné druhy, které mají dostatek energetických zásob a mohou vychovat celé potomstvo, mají často poslední vejce větší než ostatní, čímž zmírňují velikostní hierarchii a z ní plynoucí sourozeneckou kompetici mezi mláďaty (Boersma et al., 2009).

Je tedy důležité si uvědomit, že i druhy, u kterých je pro většinu případů charakteristické klást poslední vejce větší, nebo menší, mohou tyto znaky měnit, např. jsou-li výživově limitováni, nebo pokud žijí v prostředí s nestabilním klimatem (Aparicio, 1999).

3. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ TYP LÍHNUTÍ

3.1 Počátek inkubace

Velice zásadně ovlivňuje typ líhnutí počátek inkubace, tedy okamžik, ve kterém samice nasedají na vejce (Kim et al., 2010). V rámci jediného druhu se ptačí zástupci odlišují způsobem inkubace svých vajec (Harper et al., 1994). Někteří začínají inkubovat vejce již v průběhu kladení, tudíž vývoj prvních nakladených vajec začíná dříve, a potomstvo se v důsledku toho líhne asynchronně, jiné druhy nasedají na vejce v okamžiku, kdy je nakladeno poslední vejce, a v tom případě dávají vznik potomstvu, které se líhne více méně synchronně, jelikož embryonální vývoj mláďat je zahájen ve stejný okamžik, a nedávno byla objevena třetí inkubační taktika, která spočívá v odložení inkubace na den, nebo i několik dní poté, co jsou nakladena všechna vejce a v tomto případě se mláďata líhnou synchronně, jako v předchozím případě (obr. č. 4; Rowe et al., 2009).



Obr. č. 4: Typy inkubačních taktik ve vztahu k průměrné délce doby od dokončení snůšky do vylihnutí vajec (Rowe et al., 2009)

Toto dělení slouží však pouze pro orientaci, a u spousty druhů se můžeme setkat se všemi typy inkubačních taktik (Ricklefs, 1993). Protože vývoj ptačích vajec není zahájen, dokud nejsou inkubována, mohou samice významně ovlivnit typ líhnutí právě tím, v jakou chvíli nasednou na vejce (Drent, 1975).

Časný počátek inkubace, tedy nasednutí na vejce již v průběhu kladení, je běžnější u druhů s altriciálními mláďaty a mimo jiné také v temperátním prostředí (Clark & Wilson, 1981), na druhé straně u druhů s prekociálními mláďaty se častěji

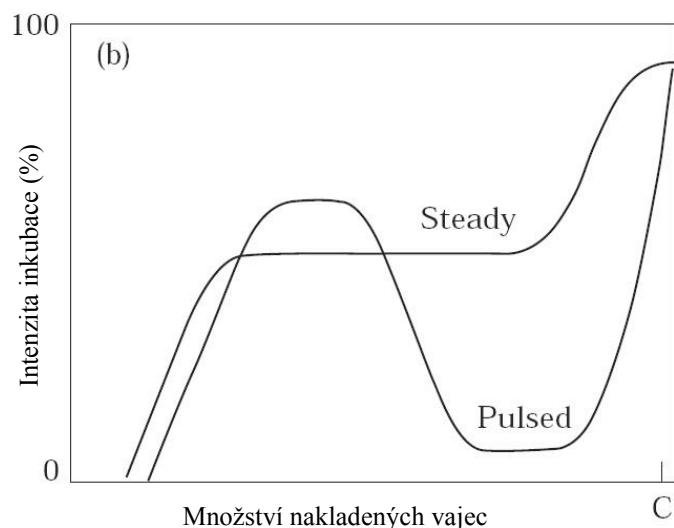
setkáme s tím, že začínají inkubovat až ve chvíli, kdy je nakladeno poslední vejce (Rowe et al., 2009). Nedávno objevené odložení inkubace se může vyplatit v prostředí, kde je velmi nízké riziko predace, a kde si tudíž mohou ptáci dovolit nechat první vejce neinkubované delší dobu, čili se tato inkubační taktika uplatňuje spíše u druhů hnízdících v norách, nežli u těch, kteří mají hnízda v otevřeném terénu, kde je riziko predace hnízda mnohem vyšší (Slagsvold, 1982).

Způsob inkubace, který si samice zvolí, má významný vliv na fitness vajec. Časný počátek inkubace sice zvyšuje časové intervaly mezi líhnutím jednotlivých vajec, takže v době potřeby může usnadnit redukci množství potomků, jelikož poskytuje velikostně odlišná mláďata, ale zároveň snižuje riziko predace prvního nakladeného vejce, a je často preferován také v temperátních oblastech, kde může vysoká okolní teplota ohrozit životaschopnost vajíčka (Clark & Wilson, 1981).

Odložení inkubace má také své výhody, jelikož samice má více času na shromáždění dostatečného množství energetických zásob, což se vyplatí především na začátku hnízdní sezóny, kdy je okolní teplota nižší, a tím pádem je i inkubace energeticky náročnější (Rowe et al., 2009), a navíc odložením iniciace inkubace se logicky odkládá i líhnutí vajec, takže samice může do určité míry ovlivnit, kdy se vylíhnou její mláďata, v závislosti na okolních podmínkách v prostředí, tedy např. na množství dostupné potravy (Nagy & Holmes, 2005). Odložená inkubace byla pozorována např. u populace drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*), u něhož samice nasedali na vejce až 4 dny po dokončení kladení vajec (Rowe et al., 2009).

Samice mohou pozměnit stupeň synchronizace při líhnutí nejen počátkem inkubace, ale mohou zároveň i poupravit rychlost, se kterou se intenzita inkubace zvyšuje (Wiebe et al., 1998). V mnoha případech jsou u druhů, které začínají inkubovat vejce až při naklazení posledního, první nakladená vejce alespoň částečně inkubována již v průběhu kladení. Rostoucí intenzita inkubace v průběhu kladení je mezi ptačími zástupci celkem běžný trend. V případě, že intenzita inkubace narůstá rychle, několik prvních nakladených vajec se může vylíhnout pohromadě v průběhu jednoho dne, ale několik dalších až v průběhu dne dalšího, čili mezi líhnutím jednotlivých vajec jsou různě dlouhé časové prodlevy, zatímco když se intenzita inkubace zvyšuje pozvolna, intervaly mezi líhnutím jednotlivých vajec jsou více méně konstantní (Grenier & Beissinger, 1999).

Částečná inkubace může mít dvě podoby (obr. č. 5).



Obr. č. 5: Podoby částečné inkubace – steady (trvalá) a pulsující (pulsed; Wiebe et al., 1998)

Pokud je trvalá po většinu období kladení, jsou intervaly mezi líhnutím vajec konstantní a zároveň kratší, než intervaly mezi kladením jednotlivých vajec. Opačným typem je pulzující inkubace, která často souvisí se špatnou kondicí samice, a v tomto případě se intenzita inkubace v průběhu kladení mění, což má za následek to, že časový interval mezi líhnutím dvou prostředních vajec je delší než časový interval mezi dvěma posledními vejci (Wiebe et al., 1998). Všechny zmíněné typy inkubačních taktik byly pozorovány u papoušičků vrabčích (*Forpus passerinus*; Grenier & Beissinger, 2009).

Počátek inkubace si tedy může zvolit samice, vyskytuje-li se v prostředí, kde není stresována, nebo výživově limitována, ale zároveň ho v mnoha situacích mohou ovlivnit ekologické faktory působící v prostředí, např. okolní teplota, nebo riziko hnízdni predace, nebo mohou být tyto taktiky ovlivněny hormonálně. Předpokládá se, že nárůst hladiny hormonů, ke kterému dochází v době kladení vajec, inhibuje další ovulaci, a stimuluje samici k tomu, aby naplno zahájila inkubaci (Sealy et al., 2002).

3.1.2 Vliv okolní teploty

Již bylo okrajově zmíněno, že počátek inkubace může být výsledkem působení některých ekologických faktorů. Příkladem takového faktoru může být riziko hnízdni predace, nebo nedostatečné množství potravy. Celkem zásadní vliv na počátek inkubace může mít také okolní teplota (Veiga, 1992).

V minulosti bylo zjištěno, že při vyšších teplotách začínají některé druhy ptáků

inkubovat svá vejce dříve (Ardia et al., 2006). Může to být způsobeno tím, že s rostoucí okolní teplotou roste riziko predace hnízda, a první nakladené vejce může ležet v hnízdě neinkubované i několik dní, což může výrazně ovlivnit jeho další osud, a proto samice zasedají k inkubaci vajec již v průběhu kladení, aby možné riziko co nejvíce snížily (Bollinger et al., 1990). To bylo pozorováno u kachničky karolínské (*Aix sponsa*), která při vyšších okolních teplotách začíná inkubovat vejce dříve, což vede ke zkrácení délky inkubace, a hlavně k delším časovým prodlevám mezi jednotlivými líhnutími (Hepp, 2004). V prostředí s vyššími teplotami je riziko predace hnízda obecně vyšší z toho důvodu, že vyšší okolní teploty poskytují optimálnější podmínky, proto je takové prostředí preferováno i dalšími druhy ptáků, včetně některých predátorů (Suhonen, 1993).

Ačkoli bylo pro některé druhy prokázáno, že u nich vyšší okolní teploty zkracují délku inkubační periody, existuje i několik studií, které prokázaly, že tomu tak není (Hipfner et al., 2001). V některých případech může vysoká teplota vést naopak k prodloužení doby nutné k inkubaci vajec, což bylo prokázáno u luňáka hnědého (*Milvus migrans*; Hepp, 2004).

Dalším možným vysvětlením je, že samice nasedají na vejce předčasně z toho důvodu, aby zůstala zachována životaschopnost vajíčka, na kterou mají neblahý vliv vysoké teploty okolního prostředí (Stoleson & Beissinger, 1995). Vyšší teploty totiž znamenají zvýšenou aktivitu mikroorganismů a může dojít k nárůstu mikrobiálních společenstev jak vně, tak i uvnitř vejce (Cook et al., 2003). V tomto případě to již není volba samice, ale výsledek ekologických faktorů působících v daném prostředí.

Vliv okolní teploty na počátek inkubace byl studován u dvou populací vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*), z nichž jedna sídlila v Tennessee a druhá na Aljašce, a bylo zjištěno, že samice hnízdící v Tennessee, což je prostředí s vyššími teplotami a celkově stabilnějším klimatem, začínaly častěji inkubovat svá vejce již v době kladení, v porovnání se samicemi, které obývaly Aljašku (Ardia et al., 2006).

3.2 Kondice samice

Samice mnoha druhů ptáků jsou charakteristické tím, že dokážou pozměnit stupeň synchronizace při líhnutí vajec a předpokládá se, že stupeň synchronizace vyplývá z ekologických faktorů, které působí v okolním prostředí, a ovlivňují tak inkubační chování samic (Ellis et al., 2001).

Typ líhnutí závisí mimo jiné i na fyzickém stavu samice v době kladení vajec (Bengston, 1971). Samice žijící v prostředí, které neposkytuje ideální podmínky, nebo je charakteristické nestabilním klimatem, v němž lze těžko predikovat množství dostupných potravních zdrojů, se mohou nacházet ve špatné kondici, a v důsledku toho odkládají počátek inkubace až do doby, než nakladou poslední vejce. Je to způsobeno tím, že tyto samice vyžadují delší časové období na shromáždění dostatečného množství energetických zásob, než se zavážou k inkubaci vajec, a proto začínají inkubovat až po dokončení procesu kladení, z čehož vyplývá, že se jejich potomstvo líhne synchronně (Slagsvold, 1986).

Synchronní líhnutí je tedy v tomto případě běžnější v chladnějším prostředí, nebo tam, kde jsou okolní podmínky nestabilní (Slagsvold & Lifjeld, 1989).

Samice, které nejsou žádným způsobem limitovány, a tudíž je jejich fyzický stav optimální, mohou zasednout k energeticky náročné inkubaci vajec podstatně dříve, a proto začínají inkubovat již v průběhu kladení vajec, což ve výsledku znamená to, že se jejich potomstvo líhne asynchronně (Nilsson, 1993). Z toho vyplývá, že asynchronní líhnutí lze považovat za vedlejší efekt předčasného zahájení inkubace, a předpokládá se, že samice, jejichž potomstvo se líhne asynchronně, náleží k takovým druhům, které jsou schopné vyvarovat se zvyšující se mortalitě nejmenšího mláděte, ke které dochází v důsledku velikostních rozdílů (Ellis et al., 2001).

Asynchronní líhnutí je tedy v souvislosti s kondicí samice preferováno v optimálních podmínkách, a stupeň asynchronie se zvyšuje v teplejším a oblíbeném prostředí. To bylo také pozorováno u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*), u něhož samice v dobré fyzické kondici nasedají ve většině případů k inkubaci vajec již při kladení, a proto se jednotlivá mláďata líhnou s delšími časovými prodlevami (Slagsvold & Lifjeld, 1989). Podobný trend byl sledován u sýkory babky (*Palus palustris*), u níž samice v optimálních hnízdních podmínkách měly časové rozestupy mezi líhnutím jednotlivých vajec delší než samice ve špatné fyzické kondici (Nilsson, 1993).

Kondici samice výrazně ovlivňuje množství dostupné potravy, což je patrné zejména u dravců. Jelikož hlavním zdrojem potravy pro dravce jsou hraboši a další hlodavci, mění se jejich kondice v souladu s velikostí populace hrabošů. Příkladem takového druhu může být puštík bělavý (*Strix uralensis*; Pietiäinen & Kolunen, 1993).

S dostupností potravy souvisí i fakt, že kondice samice se mění v průběhu roku.

Na začátku sezóny jsou okolní podmínky všeobecně příznivější, k dispozici je větší množství živin, a samice hnízdící dříve mají tudíž veškeré předpoklady k tomu, aby nebyly žádným způsobem stresovány, a mohly zasednout k inkubaci vajec již během procesu kladení (Blums et al., 2002). To lze pozorovat u většiny vodních ptáků, kteří kladou snůšky obsahující hodně vajec, zahajují proces kladení ze začátku hnízdni sezóny, a iniciují inkubaci již během kladení vajec (Gladbach et al., 2010).

3.3 Množství dostupné potravy pro mláďata

Ačkoli bylo v minulosti navrženo mnoho hypotéz, které se snaží vysvětlit význam asynchronního líhnutí, ve většině případů se tyto studie týkaly spíše výhod, které vyplynou na povrch až po vylíhnutí mláděte (např. vyšší reprodukční úspěch) a jen malá část výzkumu se soustředila na bezprostřední příčiny odehrávající se již v době před kladením vajec (Wiebe et al., 1994).

V období s nedostatkem potravních zdrojů asynchronní líhnutí může napomáhat rozdílnému růstu mláďat a v důsledku toho může tedy usnadnit mortalitu menšího mláděte. U některých druhů, jsou-li výživově limitováni, dochází k tomu, že poslední vylíhnuté mládě ve snůšce, která se líhne asynchronně, má menší šanci na přežití nežli nejmenší mládě ve snůšce, v níž se mláďata líhnou synchronně. Velikostní hierarchie mezi jednotlivými mláďaty vysvětluje smrt nejmladšího a nejmenšího mláděte zhruba v 60 % případů u jiřičky obecné (*Delichon urbica*; Bryant, 1978). Jak již bylo zmíněno, je to způsobeno tím, že v asynchronním potomstvu jsou velikostní i silové rozdíly větší, a poskytují tak výhody větším a silnějším mláďatům (Amundsen & Stokland, 1988). Zároveň může dojít k tomu, že největší mládě v asynchronním potomstvu roste rychleji než nejstarší mládě v synchronním potomstvu. To bylo pozorováno u zebřičky pestré (*Poephila guttata*), u níž poslední vylíhnuté mládě v období nedostatku potravních zdrojů dostává od rodičů méně potravy než jeho starší sourozenci, a proto roste pomaleji než ostatní, ovšem pouze v asynchronním potomstvu (Skagen, 1988).

Některé ptačí druhy upravují znaky líhnutí v závislosti na množství dostupných zdrojů. U poštolky pestré (*Falco sparverius*) bylo pozorováno, že v období hojnosti potravy se intervaly mezi jednotlivými líhnutími zkracovaly, a líhnutí tudíž bylo více synchronní než v období nedostatku potravy (Wiebe et al., 1994), u některých druhů naopak nemá dostupnost potravy na typ líhnutí žádný vliv, což bylo zjištěno u sýčka králičího (*Athene cunicularia*; Wellicome, 2005).

Množství potravy dostupné pro mláďata je velmi důležité, nicméně dostatek zdrojů má bezprostřední vliv i na samici v průběhu kladení. Samice, která je výživově limitována, potřebuje delší dobu pro shromáždění dostatečného množství energetických zásob a z toho důvodu odkládá inkubaci vajec. V důsledku toho se potomstvo zpravidla líhne synchronně, zatímco samice v prostředí s dostatkem potravních zdrojů si může dovolit zasednout k energeticky náročné inkubaci mnohem dříve (Slagsvold & Amundsen, 1991).

3.4 Pohlaví potomstva

U některých ptačích druhů se můžeme setkat s tím, že se liší délka inkubační periody pro samčí a samičí embrya, což má význam zejména v případě asynchronního líhnutí, které poskytuje velikostně odlišné potomstvo (Cook & Monaghan, 2003). Samice tedy mají možnost alespoň částečně pozměnit úroveň sourozenecké kompetice tím, že umístí jednotlivá pohlaví při kladení vajec v takovém pořadí, aby byly velikostní rozdíly mezi mláďaty alespoň částečně skryty. To v podstatě znamená, že větší pohlaví je umístěno do vajec nakladených později (Rutkowska & Cichón, 2005). Při porovnání délky inkubační doby u mláďat alkouna obecného (*Cepphus grylle*) bylo zjištěno, že samčí embrya se líhnou v průběhu o den dříve než samičí. To znamená, že samčí embrya se vyvíjejí rychleji a z toho důvodu ve snůškách, které obsahují obě pohlaví, přičemž první nakladené vejce je samčí embryo, dochází k tomu, že rychlejší vývoj samčích embryí vyústí v asynchronní líhnutí bez ohledu na to, kdy samice začíná inkubovat vejce (Cook & Monaghan, 2003).

U výra velkého (*Bubo bubo*) bylo pozorováno, že ve snůškách, obsahujících čtyři vejce, samice v mnoha případech umístila méně energeticky náročné pohlaví, tedy samce, na třetí pozici, a samice, což je u tohoto druhu větší pohlaví, na místo poslední. Tato strategie zmírnila sourozeneckou kompetici, jelikož intervaly mezi líhnutím jednotlivých vajec nebyly příliš dlouhé a tudíž ani velikostní rozdíly nebyly tolik výrazné (Panteriani et al., 2010).

Za předpokladu, že asynchronní líhnutí má za vedlejší efekt zvyšující se sourozeneckou rivalitu, může být vhodným řešením začít inkubovat vejce před dokončením snůšky, aby se udržela životaschopnost vajec nakladených dříve, a zároveň přizpůsobit rozložení pohlaví ve snůšce tak, aby se větší pohlaví vylíhlo jako poslední (Veiga, 1992).

V případě zebřičky pestré jsou citlivějším pohlavím samice, a tudíž vykazují vyšší mortalitu a pomalejší růst v období nedostatku potravy (Martins, 2004). Jejich umístění do předních pozic při kladení může také sloužit jako strategie zvyšující potomstvu šanci na přežití (Kilner, 1998).

Ačkoli si tato problematika žádá ještě další výzkum, je zřejmé, že rozložení pohlaví v rámci snůšky může redukovat negativní efekty asynchronního líhnutí (Rutkowska & Cichón, 2005).

4. MECHANISMY UMOŽŇUJÍCÍ SYNCHRONNÍ LÍHNUTÍ

4.1 Fyzikální vlastnosti skořápky

Někdy dochází k tomu, že ačkoli je inkubace zahájena již v průběhu kladení vajec, a tudíž embryonální vývoj některých vajec je zahájen dříve, než je dokončena snůška, potomstvo se i přesto líhne synchronně, nicméně mechanismus, který reguluje synchronizaci líhnutí a zrychlený vývoj u později nakladených vajec je známý jen velmi málo (Clark et al., 2010).

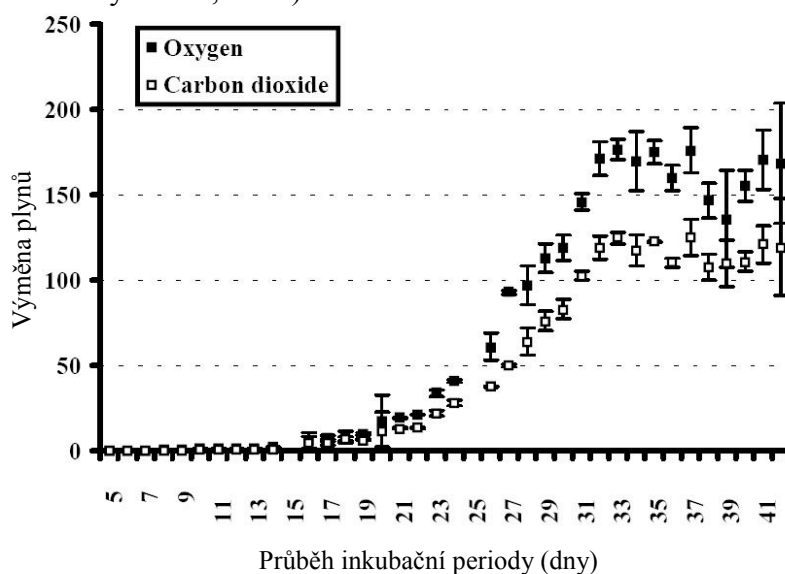
Samice hus kanadských (*Branta canadensis*) kladou obvykle snůšky obsahující 3-9 vajec, kladení probíhá v průběhu 36 hodin, a proces inkubace zahajují již po naklazení třetího vejce. Intenzita inkubace se v průběhu kladení dalších vajec postupně zvyšuje, až do okamžiku, kdy je snůška kompletní, a i přesto, že je vývoj jednotlivých vajec zahájen v odlišných časech, tak se mláďata líhnou synchronně, v rámci jediného dne, což jasně vypovídá o tom, že musí existovat mechanismus regulující synchronizaci líhnutí. Podobný trend lze sledovat i u vodních ptáků, kteří mají velké snůšky, takže jim proces kladení také zabere několik dní, a potomstvo se v závěru líhne pohromadě (Boonstra et al, 2010).

Předpokládá se, že na rychlost embryonálního vývoje a tím pádem i na typ líhnutí mají vliv některé fyzikální charakteristiky skořápky, mezi které patří variabilita v tloušťce skořápky, rozdílná tepelná vodivost a její poréznost, nebo rychlost akumulace žloutku při tvorbě vajíčka (Thompson & Goldie, 1990).

Některé studie uvádějí, že tloušťka skořápky a rozmístění pórů je rovnoměrné po celém povrchu vajíčka a více méně konstantní v průběhu celé inkubační periody (Rahn & Ar, 1974), nicméně jiné studie dokázaly, že se v různých místech liší jak tloušťka skořápky, tak i množství pórů (Booth & Seymour, 1987). Tyto rozdíly lze pozorovat např. u vajec kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), kde tloušťka skořápky roste od tupého konce vajíčka směrem k ostrému konci (Balkan et al., 2006).

Tepelná vodivost skořápky je primárně určena množstvím pórů a v kombinaci s chorioallantoidní membránou je hlavním ukazatelem toho, jakou rychlostí bude embryo dodáván kyslík (Ar et al., 1974). Protože veškerá výměna plynů mezi embryem a okolním prostředím probíhá prostřednictvím difúze přes tyto mikroskopické póry, tak vyšší hustota pórů a tím pádem vyšší tepelná vodivost znamenají vyšší přísun kyslíku, což vede k vyšší rychlosti embryonálního vývoje. Synchronizaci líhnutí tedy zajišťuje samice tím, že klade vejce s postupně se zvyšujícím množstvím pórů (Clark et al.,

2010). Rychlost metabolismu, a tím pádem i rychlost spotřeby kyslíku se zvyšuje jednak se stářím embrya, ale hlavně s pořadím, v němž jsou jednotlivá vejce nakladena, což je nezbytný předpoklad pro synchronní líhnutí (Boonstra et al., 2010). U vajec kachny divoké a kura domácího bylo pozorováno, že se rychlost spotřeby kyslíku zvyšuje téměř exponenciálně v průběhu prvních 80 % inkubační periody, a nadále zůstává více méně konstantní (Rahn et al., 1974). Za stejným účelem byla zkoumána i rychlost embryonálního vývoje embryí pštrosa dvourstého (*Struthio camelus*), u kterých bylo také dokázáno, že se rychlost spotřeby kyslíku zvyšuje exponenciálně (obr. č. 6; Schalkwyk et al., 2002).



Obr. č. 6: Rychlost spotřeby kyslíku a exkrece oxidu uhličitého u embryí pštrosa dvourstého v průběhu inkubace (Schalkwyk et al., 2002)

Za zrychlený metabolismus jsou odpovědné změny ve skořápkové žláze, které postupně vedou k produkci vajíček s větším množstvím pórů, což podporuje krevní zásobení chorioallantoidní membrány, a tento mechanismus udržuje vyšší rychlost embryonálního vývoje (Clark et al., 2010).

Množství pórů na povrchu skořápky a míra tepelné vodivosti závisí také na prostředí, které daný druh obývá. Ptačí druhy, které žijí ve vyšších nadmořských výškách, kde je difúzní koeficient pro plyny vyšší, mají zpravidla menší množství pórů, čímž se zároveň efektivně brání nadměrným ztrátám vody (Léon-eldarde et al., 1997).

V neposlední řadě má vliv na rychlost embryonálního vývoje i samice prostřednictvím inkubačního chování, které ovlivňuje teplotu vajíčka, ale i rychlost, kterou je embryu dodáván kyslík (Christensen et al., 2006). Pohlavně specifická rychlost akumulace žloutku při tvorbě vajíčka má zásadní vliv na uložení hormonů,

karotenoidů a vitaminů, což také ovlivňuje rychlost embryonálního vývoje, a bylo to pozorováno u hýla amerického (*Carpodacus mexicanus*; Badyaev et al., 2006).

V průběhu embryonálního vývoje dochází k postupnému ztenčování skořápky, čímž se zároveň zvyšuje její tepelná vodivost. V průběhu vývoje embryo potřebuje vápník pro osifikaci vyvíjející se kostry. Určité množství vápníku je uloženo ve žloutku, nicméně ke konci inkubace je vyčerpán a proto je třeba mobilizovat vápník ze skořápky a tato mobilizace vede k tomu, že se skořápka začíná postupně ztenčovat (Finnlund et al., 1985). U tabona holubího (*Leipoa ocellata*) bylo zjištěno, že tloušťka skořápky v průběhu inkubace klesá o 21 % (Booth & Seymour, 1987).

Protože rychlost embryonálního vývoje významně ovlivňuje množství pórů, resp. jejich hustota, je zřejmé, že samotná velikost vejce má vliv na rychlost metabolismu. Menší vajíčka mají větší povrch vzhledem k celkovému objemu, a tudíž mají i vyšší tepelnou vodivost než větší vejce. Z toho důvodu je embryonální vývoj menších vajec rychlejší (Rahn & Ar, 1974).

4.2 Prenatální komunikace mezi embryi

Jak již bylo řečeno, počátek inkubace rozhoduje o tom, zda se jednotlivá vejce budou líhnout současně, tedy v rámci jednoho dne, a nebo asynchronně, tedy s delšími časovými prodlevami. U několika druhů ptáků je ovšem možné setkat se se synchronním líhnutím i přesto, že samice začíná inkubovat vejce již při procesu kladení (Boonstra et al., 2010). To je charakteristické např. pro nandua menšího, nebo dalšího zástupce z řádu běžců nandua pampového, kteří běžně zasedají k inkubaci vajec dříve, než je snůška kompletní, a jejich mláďata se líhnou synchronně (Cannon et al., 1986). Je jasné, že tyto ptačí druhy musí mít vyvinutý mechanismus, který umožní synchronizaci líhnutí, ačkoli je každé z vajec v rámci snůšky inkubováno odlišně dlouhou dobu, a tímto mechanismem, zajišťujícím synchronizaci, je prenatální komunikace mezi mláďaty, která hraje rozhodující roli ve zrychleném vývoji u vajec nakladených později (Vince, 1968).

Pro akustickou prenatální komunikaci je nezbytný citlivý sluch, schopnost produkovat zvuky a přenos těchto zvuků z jednoho vejce na druhé (Rumpf & Tzschentke, 2010).

V případě prekociálních druhů se citlivost sluchu začíná vyvíjet zhruba ve druhé polovině inkubace, zatímco u altriciálních druhů se vyvíjí až v období líhnutí (Konishi,

1973). U kachny divoké se citlivost ke zvuku o střední frekvenci vyvíjí zhruba o 1 až 2 dny později ve srovnání se zvuky o nízké frekvenci (Rumpf & Tzschentke, 2010).

4.2.1 První volání

První akustické projevy se u ptačího embrya objevují těsně před tím, než zobáčkem prorazí vzduchovou komůrku, čímž dojde k výměně plynů přes chorioallantoidní membránu a tím jsou zahájeny první dýchací pohyby (Prinzinger, 2000). Toto volání se vyznačuje jednotlivými, hlubokými zvuky, které se ozývají nepravidelně, a není ještě ovládáno svaly v oblasti syringu (Rumpf & Tzschentke, 2010).

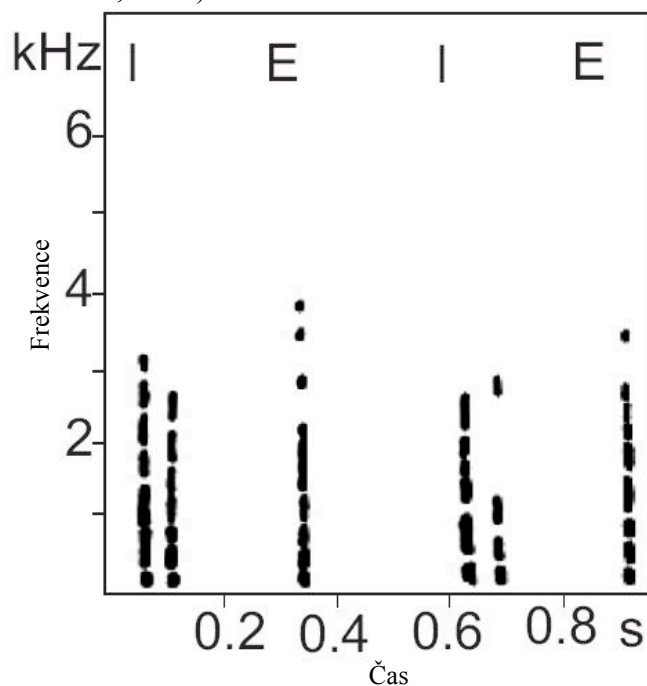
U druhů s prekociálními mláďaty, která jsou po svém narození v podstatě nezávislá na svých rodičích, se toto první volání objevuje zhruba 30 hodin před vylíhnutím, respektive 48 hodin před proražením vzduchové komůrky. U altriciálních druhů se volání ozývá později, jen pár hodin před vylíhnutím. Příkladem takového zástupce je linduška rudokrká (*Anthus cervinus*), která tyto zvuky začíná produkovat cca 2 hodiny před prolomením skořápky (Gräns, 2006).

4.2.2 Komunikace prostřednictvím cvakavých zvuků

Spolu s vývojem dýchacího systému se u ptačích embryí začínají ozývat tzv. cvakavé zvuky, slyšitelné i pro lidské ucho. Někteří autoři se ještě donedávna domnívali, že je tento typ zvuku vytvářen klapáním mléčného zubu o skořápku, nebo klapáním zobáčku (Weaver, 1943), ale dnes už je tato domněnka vyvrácena. Produkce cvakavých zvuků je úzce spojena s dýchacími pohyby, což znamená, že se embrya v rámci snůšky prostřednictvím těchto akustických signálů snaží sesynchronizovat dýchací pohyby, což je v podstatě prvním krokem k synchronizaci líhnutí (Vince, 1967). Tento typ volání ještě není skutečnou vokalizací, která je kontrolována syrinxem (Rumpf & Tzschentke, 2010). Cvakavé zvuky se ozývají buď při nádechu, nebo při výdechu, nebo současně při výdechu i nádechu (obr. č. 7; Rumpf, 2010).

Cvaknutí během nádechu a v průběhu výdechu se považují za jedno cvaknutí a rychlost cvakání se tím pádem shoduje s dechovou frekvencí embrya. Rychlost těchto zvuků se v průběhu prenatalní periody zvyšuje, dokud nedosáhne stabilní úrovně, která se u jednotlivých druhů ptáků liší. Ve chvíli, kdy je intenzita cvakání nejvyšší, embryo prorazí vnější část skořápky a tím je zahájeno líhnutí. Význam těchto zvuků byl studován u kachny divoké, a bylo zjištěno, že zrychlují vývoj vajec nakladených

později, jelikož i krátkodobé přerušení komunikace mezi embryi (např. několikaminutové odstranění vejce z hnízda) má rozhodující vliv na další vývoj embrya (Dmitrieva & Gottlieb, 1994).



Obr. č. 7: Cvakavé zvuky u pižmovky velké (I- inspirace, E- expirace; Rumpf, 2010)

Samotný proces líhnutí začíná přesně v okamžiku, kdy embryo vaječným zubem otevře skořápku. V této fázi jsou již cvakavé zvuky nepravidelné, jelikož respirace je otevřená (Chappell, 1987). Po dokončení líhnutí se rychlost cvakání opět zvýší, nicméně už nedosahuje takové intenzity jako před vylíhnutím a postupně ustává. U pižmovky velké (*Cairina moschata L. f. domestica*) bylo prokázáno, že zhruba čtyři hodiny po vylíhnutí nelze detekovat již žádné cvakavé zvuky (Tzschentke, 2007).

4.2.3 Vokalizace

Současně s protržením vnitřní vaječné membrány se začíná pozvolna vyvíjet volání, které je druhově specifické. Je složité definovat, jakou funkci má rozmanitost v tomto typu volání, a předpokládá se, že tyto zvuky jsou založeny na sonogramech (Brua, 2002). V průběhu prenatalního období se vokalizační aktivita embrya postupně zvyšuje, což je dobře pozorovatelné především u druhů, které mají dlouhou prenatalní periodu, během níž dochází k produkci zvuku a právě z toho důvodu je vhodným modelovým organismem pižmovka velká. Delší inkubační perioda je vhodná především z toho důvodu, že akustické signály se vyvíjejí delší dobu, a tudíž mladší embrya mají více

času dohnat rychlost volání starších embryí, což vede k efektivnější synchronizaci při líhnutí (Rumpf & Tzschentke, 2010).

Při porovnání hlasové aktivity embryí kura domácího na vyšším stupni vývoje (tedy těch, která již mléčným zubem prorazila vnější vaječnou membránu) s méně vyvinutými embryi (u nichž je proražena pouze vnitřní membrána), vyšší hlasová frekvence, vyšší délka volání a vyšší počet prvků tvořících jednotlivá volání mají embrya na vyšším stupni vývoje, což koresponduje s vývojem plíc (Gräns, 2007).

4.2.4 Embryonální akustické signály a jejich význam

Dnes již víme, že komunikace prostřednictvím cvakavých zvuků je nezbytná pro synchronizaci líhnutí, což bylo pozorováno u křepelky obecné (*Coturnix coturnix*; Vince, 1964). U ptačích druhů s prekociálními mláďaty může být zkrácení délky inkubační periody dosaženo stimulací embryí cvakavými zvuky o určité rychlosti (Vince, 1972). Mnoho autorů se domnívá, že zrychlení a zpomalení vývoje embrya jsou založeny na odlišných mechanismech, ovšem v případě pižmovky velké bylo demonstrováno, že mechanismus odpovídající za zrychlení nebo zpomalení vývoje je jeden a ten samý, založený na synchronizaci prenatálního cvakavého hlasu a synchronizaci rychlosti dýchacích pohybů (Rumpf & Tzschentke, 2010).

Synchronizace je zahájena ve chvíli, kdy druhé embryo uvnitř hnízda začne vydávat cvakavé zvuky. V rámci určitého rozsahu, který je druhově specifický, ostatní embrya přizpůsobí rychlost cvakání a výsledkem je společný rytmus (Tembrock, 1978). Pokud jsou plíce některého z embryí nedostatečně vyvinuté, napodobuje zvuky zpočátku nepravidelně, s pauzami, ale postupem času se začíná synchronizovat. Embrya pižmovky velké obvykle synchronizují rychlost cvakání, pokud okolní úroveň hlasitosti nepřesáhne hranici 80 dB. Pokud je tato hranice překročena, pak dochází k narušení komunikace mezi embryi a mláďata se líhnou asynchronně (Lauch, 1988, podle Rumpf & Tzschentke, 2010).

Diskutuje se o tom, že kromě cvakavého hlasu napomáhají synchronnímu líhnutí i další akustické projevy, mezi které patří například rozmrzelé signály, kontaktní volání embryí, nebo volání krmících rodičů (Gottlieb & Vandenberg, 2005).

Z uvedených poznatků vyplývá, že prenatální cvakavé zvuky na rozdíl od ostatních akustických signálů hrají rozhodující roli při synchronizaci líhnutí u některých druhů ptáků (Brua, 2002). Cvakavé zvuky působí jako mechanismus umožňující

synchronní líhnutí, jelikož zrychlují vývoj vajec nakladených později, ale ne vždy k synchronnímu líhnutí vede. O tom, jestli bude komunikace prostřednictvím cvakavého volání účinná, rozhoduje hlavně délka prenatalní periody, sluchová schopnost – konkrétně vyspělost odvodných systémů, druhově specifická schopnost synchronizovat líhnutí a další neakustické mechanismy (např. jak ptáci začínají hnízdit; Rumpf & Tzschentke, 2010). Skřivan polní (*Alauda arvensis*) a skřivan lesní (*Lullula arborea*) jsou schopní synchronizovat líhnutí velmi efektivně, křepelka polní zase díky cvakavému hlasu synchronizuje líhnutí lépe než pižmovka velká, navzdory kratší prenatalní periodě. Nandu pampový je považován za jednoho z nejlépe sesynchronizovaných druhů, jeho potomstvo jak již bylo dříve uvedeno, se líhne synchronně i přesto, že začíná inkubovat vejce již po naklazení prvního, což obecně vede k asynchronnímu líhnutí (Cannon et al., 1986).

Tato problematika si žádá další výzkum na několika dalších ptačích druzích, jelikož studie, které se tímto tématem doposud zabývaly, soustředily svou pozornost převážně na druhy s prekociálními mláďaty, u nichž je synchronizace líhnutí velmi důležitá především proto, že po vylíhnutí jsou již víceméně odpovědná sama za sebe a nedostává se jim rodičovská péče (Dmitrieva & Gottlieb, 1994).

5. ZÁVĚR

Typ líhnutí u ptáků je determinován prostředím, které daný druh obývá, proto se v rámci jediného druhu, jehož zástupci hnízdí v různých lokalitách, setkáváme s rozdílným typem líhnutí.

Asynchronní líhnutí může mít podle dosavadních poznatků v některých případech adaptivní význam, což znamená, že v období nedostatku potravních zdrojů napomáhá efektivně upravit množství potomstva, a díky tomu dává vyšší šanci na přežití ostatním mláďatům. Jindy vyplývá z fyzického stavu samice, který je také výsledkem působení ekologických faktorů, a v tom případě lze asynchronní líhnutí považovat za vedlejší efekt časného počátku inkubace, ke kterému dochází, je-li samice v dobré kondici v průběhu kladení vajec. Velikostní hierarchie ustanovená mezi jednotlivými mláďaty má i své výhody, jelikož omezuje stupeň sourozenecké kompetice.

Synchronní líhnutí je naopak preferováno ve stabilnějším prostředí, kde je množství dostupných potravních zdrojů alespoň částečně predikovatelné a podmínky více méně stabilní. Potomstvo je velikostně uniformní, proto zpravidla nedochází k rozsáhlým sourozeneckým soubojům, nicméně vzhledem k tomu, že zde nejsou přítomné výrazné velikostní rozdíly, může v mnoha případech v období nedostatku potravy docházet k tomu, že umírá více mláďat než jedno. V případě, že je typ líhnutí výrazně ovlivněn kondicí samice, dochází k tomu, že samice v prostředí chudém na potravní zdroje odkládají počátek inkubace, jejich potomstvo se tudíž líhne pohromadě, a vzhledem k nedostatku potravních zdrojů může být chybějící velikostní hierarchie problémem.

Některé ptačí druhy, a zejména druhy prekociální, mají vyvinuty různé mechanismy umožňující synchronní líhnutí vajec. Do jaké míry bude líhnutí sesynchronizováno, to však opět záleží na řadě faktorů, které jsou druhově specifické.

6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- AMUNDSEN, T. and J. N. STOKLAND. 1988. Adaptive significance of asynchronous hatching in the shag: a test of the brood reduction hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 57:329-344
- APARICIO, J. M. 1999. Intraclutch egg-size variation in the Eurasian kestrel: Advantages and disadvantages of hatching from large eggs. *The Auk* 116:825- 830
- AR, A., C. V. PAGANELLI, R. B. REEVES, D. G. GREENE and H. RAHN. 1974. The avian egg: water vapour conductance, shell thickness and functional pore area. *The Condor* 76:153-158
- ARDIA, D. R., C. B. COOPER and A. A. DHONDT. 2006. Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter incubation periods and greater hatching asynchrony in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) at the extremes of their range. *Journal of Avian Biology* 37:137-142
- ARNOLD, T. W. 1991. Intraclutch variation in egg size of American coots. *The Condor* 93:19-27
- BADYAEV, A. V., D. A. SEAMAN, K. J. NAVARA, G. E. HILL and M. T. MENDONCA. 2006. Evolution of sex-biased maternal effects in birds: III. adjustment of ovulation order can enable sex-specific allocation of hormones, carotenoids, and vitamins. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1044-1057
- BALKAN, M., R. KARAKAS and M. BIRICIK. 2006. Changes in eggshell thickness, shell conductance and pore density during incubation in the Peking duck (*Anas platyrhynchos f. dom.*). *Ornis Fennica* 83:117-123
- BENGSTON, S. A. 1971. Variations in clutch-size in ducks in relation to the food supply. *Ibis* 113:523-526
- BLUMS, P., R. G. CLARK and A. MENDIS. 2002. Patterns of reproductive effort and success in birds: path analyses of long-term data from European ducks. *Journal of Animal Ecology* 71:280-295
- BOERSMA, P. D. and G. A. REBSTOCK. 2009. Intraclutch egg-size dimorphism in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): adaptation, constraint, or noise? *The Auk* 126:335-340
- BOLLINGER, P. B. 1994. Relative effects of hatching order, egg-size variation, and parental quality on chick survival in Common terns. *The Auk* 111:263-273

- BOLLINGER, P., E. BOLLINGER and R. MALECKI. 1990. Tests of three hypotheses of the hatching asynchrony in the common tern. *The Auk* 107:696-706
- BOONSTRA, T. A., M. E. CLARK and W. L. REED. 2010. Position in the sequence of laying, embryonic metabolic rate, and consequences for hatching synchrony and offspring survival in Canada geese. *The Condor* 112:304-313
- BOOTH, D. T. and R. S. SEYMOUR. 1987. Effect of eggshell thinning on water vapour conductance of Malleefowl (*Laipoa ocellata*) eggs. *The Condor* 89:453-459
- BRUA, R. B. 2002. Parent-offspring interactions. *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*.
- BRYANT, D. M. 1978. Environmental influences on growth and survival of nestling House martins *Delichon urbica*. *Ibis* 120:15-26
- CANNON, M. E., R. E. CARPENTER and R. A. ACKERMAN. 1986. Synchronous hatching and oxygen consumption of Darwin's rhea eggs (*Pterocnemia pennata*). *Physiological Zoology* 59(1):95-108
- CLARK, A. B. and D. S. WILSON. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology* 56:253-277
- CLARK, M. E., T. A. BOONSTRA, W. L. REED and M. L. GASTECKI. 2010. Intraclutch variation in egg conductance facilitates hatching synchrony of Canada geese. *The Condor* 112:447-454
- COOK, M. I. and P. MONAGHAN. 2003. Sex differences in embryo development periods and effects on avian hatching patterns. *Behavioral Ecology* 15:205-209
- COOK, M., S. BEISSINGER, G. TORANZOS, R. RODRIGUEZ and W. ARENDT. 2003. Trans-shell infection by pathogenic microorganisms reduces the shelf life of non-incubated bird's eggs: A constraint of the onset of incubation? *Proc. Roy. Soc. B.* 270:233-224
- DMITRIEVA, L. P. and G. GOTTLIEB. 1994. Influence of auditory experience on the development of brain stem auditory-evoked potentials in mallard duck embryos and hatchlings. *Behavioral and Neural Biology* 61:19-28
- EHLRICH, P. R., D. S. DOBKIN and D. WHEYE. 1988. Hatching asynchrony and brood reduction.
- ELLIS, L. A., J. D. STYRSKY, R. C. DOBBS and C. F. THOMPSON. 2001. Female condition: a predictor of hatching synchrony in the house wren? *The Condor*

103:587-591

- FINNLUND, M., R. HISSA, J. KOIVUSSARI, E. MERLIA and I. MUUJA. 1985. Eggshells of arctic terns from Finland: effects of incubation and geography. *The Condor* 87:79-86
- GLADBACH, A. D. J. GLADBACH and P. QUILLFELDT. 2010. Seasonal clutch size decline and individual variation in the timing of breeding are related to female body condition in a non-migratory species, the Upland goose *Chloephaga picta leucoptera*. *Journal of Ornithology* 151:817-825
- GOLLTIEB, G. and J. G. VANDENBERGH. 2005. Ontogeny of vocalization in duck and chick embryos. *Journal of Experimental Zoology* 168:307-325
- GRÄNS, A. 2006. Feto-maternal communication in Broiler chickens (*Gallus gallus domesticus*)
- GRENIER, J. L. and S. R. BEISSINGER. 1999. Variation in the onset of incubation in a neotropical parrot. *The Condor* 101:752-761
- HARPER, R. G., S. A. JULIANO and CH. F. THOMPSON. 1994. Intrapopulation variation in hatching synchrony in house wrens: test of the individual-optimization hypothesis. *The Auk* 111(3):516-524
- HÉBERT, P. N. and S. G. SEALY. 1992. Onset of incubation in yellow warblers: a test of hormonal hypothesis. *The Auk* 109:249-255
- HEEB, P. 1994. Intraclutch egg-mass variation and hatching asynchrony in the Jackdaw (*Corvus monedula*). *Ardea* 82:287-297
- HEPP, G. 2004. Early onset of incubation by wood ducks. *The Condor* 106:182-186
- HILSTRÖM, L. and K. OLSSON. 1994. Advantages of hatching synchrony in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 25:205-214
- HILSTRÖM, L., M. KILPI and K. LINDSTRÖM. 2000. Is asynchronous hatching adaptive in herring gulls (*Larus argentatus*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:304-311
- HIPFNER, J., A. GASTON, D. MARTIN and I. JONES. 2001. Seasonal declines in incubation periods of Brunnich's guillemots *Uria lomvia*: testing proximate causes. *Ibis* 143:92-98
- HOCHÉL, J., E. MOHR, M. NICHELMANN and R. PIROW. 1999. Development of heart rate rhythmicity in Muscovy duck embryos. *Comparative Biochemistry and Physiology* 124:501-509

- HOWE, H. F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common grackle. *Ecology* 57:1195-1207
- HÜBNER, C. E., I. M. TOMBRE and K. E. ERIKSTAD. 2002. Adaptive aspects of intraclutch egg-size variation in the High Arctic barnacle goose (*Branta leucopsis*). *Canadian Journal of Zoology* 80:1180-1188
- CHAPPELL, M. A. and T. L. BUCHER. 1987. Effects of temperature and altitude on ventilation and gas exchange in chukars (*Alectoris chukar*). *Journal of Comparative Physiology* 157:129-136
- CHRISTENSEN, V. L., L. G. BAGLEY, T. OLSON, J. L. GRIMES and D. T. ORT. 2006. Eggshell conductance of turkey eggs affects cardiac physiology and subsequent embryo survival. *Journal of Poultry Science* 5:1096-1101
- JÄRVINEN, A. and J. YLIMAUNU. 1986. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions. *The Auk* 103:235-237
- KILNER, R. 1998. Primary and secondary sex ratio manipulation by zebra finches. *Animal Behaviour* 56:155-164
- KIM, M., R. W. FURNESS and R. G. NAGER. 2010. Hatching asynchrony is constrained by parental nest attendance during laying. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64(7):1087-1097
- KONISHI, M. 1973. Development of auditory neuronal responses in avian embryos. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 70:1795-1798
- LÉON-VELARDE, F., C. MONGE and C. CAREY. 1997. Physiological strategies of oxygen transport in high altitude bird embryos. *Comparative Biochemistry and Physiology* 118:31-37
- MADDOX, J.D. and P. J. WEATHERHEAD. 2008. Egg size variation in birds with asynchronous hatching: Is bigger really better? *American Nature* 171:358-365
- MARTINS, T. L. F. 2004. Sex-specific growth rates in zebra finch nestlings: a possible mechanism for sex ratio adjustment. *Behavioral Ecology* 15:174-180
- MATRKOVÁ, J and V. REMEŠ. 2010. Co ovlivňuje asynchronii líhnutí a líhnivost vajec u sýkory koňadry?
- NAGY, L. R. and R. T. HOLMES. 2005. Food limits annual fecundity of a migratory songbird: an experimental study. *Ecology* 86:675-681
- NILSSON, J. A. 1993. Energetic-constraints on hatching asynchrony. *American*

Naturalist 141:158-166

- PARSONS, J. 1972. Egg size, laying date and incubation period in the Herring gull. *Ibis* 114:536-541
- PENTERIANI, V. et al. 2010. Sex allocation from an owl perspective: clutch order could determine brood sex to reduce sibling aggression in the eagle owl *Bubo bubo*. *Ornis Fennica* 87:135-143
- PIETIÄINEN, H. and H. KOLUNEN. 1993. Female body condition and breeding of the Ural owl *Strix uralensis*. *Functional Ecology* 7:726-735
- PRINZINGER, R., V. DIETZ and D. BRINGER. 2000. Internal pipping: obligat oder fakultativ für einen erfolgreichen Schlupf? *Journal of Ornithology* 141:191-202
- RAHN, H. and A. AR. 1974. The avian egg: incubation time and water loss. *The Condor* 76:147-152
- RICKLEFS, R. E. 1965. Brood reduction in the Curvebilled trasher. *The Condor* 67:505-510
- RICKLEFS, R. E. 1993. Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and lifespan of altricial birds. *Current Ornithology* 11:199-276
- ROWE, K. M. C. and P. J. WEATHERHEAD. 2009. A third incubation tactic: delayed incubation by american robins (*Turdus migratorius*). *The Auk* 126(1):141-146
- RUMPF, M. and B. TZSCHENTKE. 2010. Perinatal acoustic communication in birds: why do birds vocalize in the egg? *The Open Ornithology Journal* 3:141-149
- RUTKOWSKA, J. and M. CICHÓN. 2005. Egg size, sex and hatching asynchrony in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology* 36:12-17
- SCHALKWYK, S. J., C. R. BROWN and S. W. P. CLOETE. 2002. Gas exchange of the ostrich embryo during peak metabolism in relation to incubator design. *South African Journal of Animal Science* 32:122-129
- SKAGEN, S. K. 1988. Asynchronous hatching and food limitation: a test of Lack's hypothesis. *The Auk* 105:78-88
- SLAGSVOLD, T. 1982. Clutch size, nest size, and hatching asynchrony in birds: experiments with the fieldfare (*Turdus pilaris*). *Ecology* 63(5):1389-1399
- SLAGSVOLD, T. 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the Pied flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 55:1115-1134
- SLAGSVOLD, T. and J. T. LIFJELD. 1989. Constraints on hatching asynchrony and egg size in pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 58:837-849

- SLAGSVOLD, T., J. SANDVIK, G. ROFSTAD, O. LORENSTEN and M. HUSBY. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *The Auk* 101:685-697
- SMITH, H. G., U. OTTOSSON and T. OHLSSON. 1993. Interclutch variation in egg mass among Starlings *Sturnus vulgaris* reflects female condition. *Ornis Scandinavica* 24:311-316
- STOLESON, S. and S. BEISSINGER. 1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. When is the critical period? *Current Ornithology* 12:191-270
- SUHONEN, J. 1993. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology* 74(4):1197-1203
- SZÖLÖSI, E., B. ROSIVALL and J. TÖRÖK. 2007. Is hatching asynchrony beneficial for the brood? *Behavioral Ecology* 18:420-426
- THOMPSON, M. B. and K. N. GOLDIE. 1990. Conductance and structure of eggs of Adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, and its implications for incubation. *The Condor* 92:304-312
- TZSCHENTKE, B. 2007. Attainment of thermoregulation is affected by environmental factors. *Poultry Science* 86:1025-1036
- VEIGA, J. P. 1992. Hatching asynchrony in the house sparrow: a test of the egg-viability hypothesis. *American Naturalist* 139:669-675
- VINCE, M. A. 1964. Synchronization of hatching in american bobwhite quail (*Colinus virginianus*). *Nature* 203:1192-1193
- VINCE, M. A. 1968. Retardation as a factor in the synchronization of hatching. *Animal Behaviour* 16:332-335
- VINCE, M. A. 1972. Communication between quail embryos and the synchronization of hatching. *Proc. Ornithology Congress* 15:324-333
- VINUELA, J. 1997. Adaptation vs constraint: intraclutch egg-mass variation in birds. *Journal of Animal Ecology* 66:781-792
- VINUELA, J. 2000. Opposing selective pressures on hatching asynchrony: egg viability, brood reduction, and nestling growth. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:333-343
- WEAVER, R. L. 1943. Reproduction in English sparrows. *The Auk* 60:62-74
- WELLICOME, T. I. 2005. Hatching asynchrony in Burrowing owls is influenced by

- clutch size and hatching succes but not by food. *Behavioral Ecology* 142:326-334
- WIEBE, K. L. 1995. Intraspecific variation in hatching asynchrony: should birds manipulate hatching spans according to food supply? *Oikos* 74:453-462
- WIEBE, K. L. and G. R. BORTOLOTTI. 1994. Food supply and hatching spans of birds: energy constraints or facultative manipulation? *Ecology* 75:813-823
- WIEBE, K. L., J. WIEHN and E. KORPIMÄKI. 1998. The onset of incubation in birds: can females control hatching patterns? *Animal Behaviour* 55:1043-1052