

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Katedra zoologie



Evoluce délky kladení u ptáků: srovnávací studie

Diplomová práce

Bc. Natálie Horáková

Studijní obor: Zoologie

Vedoucí práce: Mgr. Beata Matysioková, Ph.D.

Olomouc 2025

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci na téma evoluce délky kladení u ptáků vypracovala samostatně a použila pouze zdroje uvedené v seznamu použité literatury.

V Olomouci, dne 3.5. 2025

.....
Bc. Natálie Horáková

Poděkování

Ráda bych poděkovala své vedoucí diplomové práce, Mgr. Beatě Matysiokové, Ph.D., za její trpělivé vedení, cenné rady a odbornou pomoc, zejména při práci s daty, bez níž by tato práce nemohla vzniknout. Za pomoc s geoprostorovými analýzami děkuju Jakubu Miřijovskému. Poděkování patří také mé rodině a přátelům za jejich podporu a povzbuzení během celého studia. Zvláštní poděkování patří mé přítelkyni za její trvalou oporu, pochopení a motivaci, které pro mě měly zásadní význam nejen při psaní této práce, ale i v průběhu celého studia.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Bc. Natálie Horáková

Název práce: Evoluce délky kladení u ptáků: srovnávací studie

Typ práce: diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: Mgr. Beata Matysioková, Ph.D

Rok obhajoby práce: 2025

Počet stran: 23

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Abstrakt:

Tato diplomová práce je srovnávací studií zaměřenou na identifikaci hlavních faktorů ovlivňujících délku intervalu mezi kladením jednotlivých vajec u ptáků. Reprodukční strategie ptáků jsou výsledkem dlouhodobé evoluce a ekologického přizpůsobení. Jedním z důležitých, avšak často opomíjených parametrů, je interval mezi snesením jednotlivých vajec v rámci jedné snůšky. V této práci byly analyzovány intervaly kladení u 326 druhů ptáků náležících do 76 čeledí s využitím lineárního smíšeného modelu. Výsledky ukázaly, že interval kladení významně ovlivňuje velikost snůšky, typ vývoje mláďat a tělesná hmotnost druhu. Delší intervaly byly zaznamenány u větších druhů, druhů s prekociálním typem vývoje mláďat a druhů s menší velikostí snůšky. Predační zátěž a zeměpisná šířka nevykázaly ve výsledném modelu významný efekt, což naznačuje, že jejich vliv může být nepřímý nebo překryt jinými proměnnými.

Klíčová slova:

Altriciální mláďata, délka intervalu kladení, interval kladení, prekociální mláďata, ptáci, rodičovská péče, tělesná hmotnost, typ vývoje mláďat, velikost snůšky

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Bc. Natálie Horáková

Title: Evolution of laying interval in birds: a comparative study

Type of thesis: Master's thesis

Department: Department of Zoology

Supervisor: Mgr. Beata Matysioková, Ph.D

The year of presentation: 2025

Number of pages: 23

Number of appendices: 0

Language: Czech

Abstract:

This thesis is a comparative study aimed at identifying the main factors influencing the length of the interval between the laying of individual eggs in birds. Avian reproductive strategies are the result of long-term evolutionary and ecological adaptation. One important, yet often overlooked parameter is the interval between the laying of successive eggs within a single clutch. This study analyzed laying intervals in 326 bird species belonging to 76 families using a linear mixed-effects model. The results showed that laying interval is significantly influenced by species body mass, clutch size, and the type of offspring development. Longer intervals were found in species with smaller clutch sizes, in those with a precocial developmental strategy, and in larger species. Predation pressure and latitude did not show a significant effect in the final model, suggesting that their influence may be indirect or confounded by other variables.

Key words:

Altricial offspring, Birds, Body mass, Clutch size, Laying interval, Length of laying interval, Parental care, Precocial offspring, Type of offspring development

Obsah

1	Úvod	7
2	Cíl práce.....	7
3	Rodičovská péče	8
3.1	Rodičovská péče u ptáků	8
3.1.1	Období kladení vajec	9
3.1.2	Období inkubace vajec	10
3.1.3	Doba hnízdní péče	11
3.1.4	Období pohnízdni péče	12
4	Interval kladení	13
4.1	Faktory ovlivňující délku intervalu kladení	13
5	Metody práce	15
5.1	Sběr dat	15
5.2	Analýza dat	15
6	Výsledky	16
7	Diskuse	18
8	Závěr	19
9	Zdroje	20

1 Úvod

Načasování a délka reprodukčního období mohou zásadně ovlivnit reprodukční úspěšnost ptáků (Daan et al. 1988). Jedním z faktorů, který ovlivňuje délku reprodukčního období je délka intervalu mezi snesením jednotlivých vajec. Ačkoliv se jedná o evolučně i ekologicky významný parametr, interval kladení byl dosud u volně žijících ptáků studován pouze okrajově. Údaje o intervalu jsou často získávány spíše náhodně a jen výjimečně pochází ze studií, které zahrnují vícenásobné denní kontroly hnízd (Watson et al. 1993). Existuje několik prací, které se zaměřily na mezidruhovou variabilitu v délce intervalu kladení, přičemž testovaly vliv různých ekologických a fyziologických faktorů. Mezi zkoumané faktory patří například míra predace, zeměpisná šířka, tělesná velikost samice, počet a velikost vajec či energetické nároky spojené s produkcí vajec (Shubert & Cooke 1993, Aparicio 1994, Wiebe & Martin 1995, Colwell 2006, Shi 2019).

Délka intervalu mezi snesením jednotlivých vajec se u ptáků pohybuje od 24 hodin až po několik dní, přičemž nejčastější jsou jednodenní (24 h) nebo dvoudenní (48 h) intervaly. Jednodenní intervaly jsou typické například pro mandelíkovité (Coraciidae), většinu pěvců (Passeriformes) nebo datlovité (Picidae). Naproti tomu dvoudenní intervaly mají například pštrosi (Struthioniformes), nanduové (Rheiformes), volavkovití (Ardeidae), čápi (Ciconiiformes), jeřábovití (Gruidae), dropi (Otidiformes), holubovití (Columbidae), sovy (Strigiformes), kolibříkovití (Trochilidae), ledňáčkovití (Alcedinidae), někteří jestřábovití (Accipitridae) a kukačky (Cuculiformes; Winkler 2004).

2 Cíl práce

Ve své bakalářské práci jsem se věnovala faktorům, které ovlivňují délku jednotlivých vývojových období u ptáků. Ve své diplomové práci bych se chtěla více zaměřit na délku období kladení vajec, a to konkrétně na délku intervalu mezi po sobě snesenými vejci. Hlavním cílem této práce je zjistit, které jsou hlavní faktory, které délku tohoto intervalu ovlivňují. Mezi testované faktory v této práci, které by mohly ovlivňovat délku intervalu mezi snesenými vejci, patří velikost snůšky, tělesná hmotnost druhu, míra predáční zátěže, zeměpisná šířka a typ postnatálního vývoje mláďat.

3 Rodičovská péče

Rodičovská péče je jakákoli vlastnost nebo chování rodičů zaměřené na potomky, které zvyšuje jejich šanci na přežití či kvalitu mlád'at a pravděpodobně vzniklo právě za tímto účelem (Royle et al. 2012). Patří sem například stavba hnízda nebo úkrytu, inkubace vajec a zahřívání mlád'at, krmení mlád'at a péče o jejich hygienické potřeby a v neposlední řadě i jejich ochrana před predátory (Veselovský 2005). Evolučně se vyvinula u druhů, kde je zvláštní péče o potomky přínosem, a to například z důvodu nehostinného prostředí, vysoké predace nebo vnitrodruhového soupeření (Špinka et al. 2024).

Zatímco u některých druhů živočichů se rodičovská péče nevyskytuje vůbec nebo je zanedbatelná, u jiných je naopak velmi zásadní. Nejznámější jsou příklady rodičovské péče u savců a ptáků, méně známá je pak rodičovská péče u plazů, obojživelníků, ryb, členovců, měkkýšů, kroužkovců a dalších skupin bezobratlých, kde ale může nabývat složitých forem podobným těm, které najdeme u ptáků a savců (Royle et al. 2012).

U obratlovců se nejčastěji setkáme s rodičovskou péčí u ryb, ptáků a savců. Jednotlivé skupiny se liší nejen v typu poskytované péče či její délce, ale také v tom, jestli se na ni podílí pouze jeden z rodičovského páru nebo je sdílená oběma rodiči. Zatímco u ptáků je nejběžnější biparentální péče (viz dále), u savců se na rodičovské péči podílí zpravidla výhradně jenom samice, péče obou rodičů je spíše vzácná. Na rozdíl od ptáků se u savců se nikdy nesetkáme jenom se samčí péčí, jelikož mlád'ata musí být krmena mateřským mlékem. Čistě samčí péče je naopak běžná u ryb, kde rodičovskou péči nalezneme asi ve 20 % čeledí. V polovině případů se jedná o péči samčí. Ve třetině případů se jedná u péči samičí, biparentální péče je pak nejméně častá (Gross 2005).

3.1 Rodičovská péče u ptáků

Rodičovská péče se objevila již u dinosaurů předků ptáků (Špinka et al. 2024). Od ostatních obratlovců se ptačí rodičovská péče liší tím, že se jí běžně účastní i samci. Účast samců při péči o potomstvo byla zjištěna i u fosilních linií ptáků (Varricchio et al. 2008). Například u skupiny druhohorních ptáků zvané *Enantiornithes* samci zahřívali vejce, která nebyla ještě v pravém hnízdě, ale pravděpodobně zahrabána v substrátu (Varricchio a Jackson 2016). Vypadá to, že samčí rodičovská péče je u ptáků původní strategií a biparentální péče se vyvinula až později (Elzanowski, 1985).

Rodičovská péče u ptáků zahrnuje stavbu hnízda, inkubaci vajec a po vylíhnutí i zahřívání mlád'at, jejich krmení a obranu (Royle et al. 2012). Na rozdíl od jiných skupin obratlovců je zde běžná biparentální péče, která se vyskytuje u 90 % recentních druhů ptáků (Špinka et al. 2024). Pouze samičí péče je známá u 8 % a jen samčí 2 % druhů ptáků (Gross 2005). Malé procento ptáků jsou hnízdní parazité, kteří péči o svá mlád'ata přenechávají jiným druhům (Gill & Prum 2019, viz dále).

Rodičovskému páru mohou s péčí o mlád'ata pomáhat také tzv. pomocníci (helpers). Pomocníky ať už pravidelně nebo příležitostně využívá asi 13 % ptačích druhů (Griesser et al. 2017). Jedná se často o starší mlád'ata rodičovského páru z předchozího hnízdění nebo o jiné příbuzné jedince (Špinka et al. 2024). Vyskytují se hlavně u tropických a subtropických druhů, ale najdeme je také např. u chřástalů (Rallidae), dravců (Accipitriformes), racků (Laridae) a

mlýnaříků dlouhoocasých (*Aegithalos caudatus*) v evropských populacích (Veselovský 2005, Hatchwell et al. 2014). Pomoc s péčí o mládřata může zvýšit rozmnožovací úspěch páru o 70 až 100 %. Výhodou pro pomocníky je, že tímto způsobem mohou nabrat zkušenosti, které později uplatní při svém vlastním hnízdění (Veselovský 2001).

3.1.1 Období kladení vajec

Většina ptáků hnízdí jednou ročně, ale jsou i druhy, které hnízdí dvakrát nebo vícekrát za rok. Na území Evropy je nejčastějším obdobím hnízdění doba od dubna do července, především pak květen a červen (Gaisler & Zima 2007). Prvním úkolem ptačích rodičů je stavba hnízda. Ty si ptáci staví, aby chránili sebe, svá vejce a později i mládřata nejen před predátory, ale také před nepříznivými vlivy počasí (Gill & Prum 2019).

Velikost snůšky je druhově specifická. U recentních druhů se její velikost pohybuje od 1 do 25 vajec. Jedno vejce kladou např. trubkonosí (Procellariiformes) a také někteří z velkých dravců. Holubi mají obvykle dvě vejce, pěvci kladou okolo pěti vajec a nejvíce jich kladou hrabaví (Galliformes) a vrubozobí (Anseriformes; Gaisler & Zima 2007). Produkce vajec může být snížena nebo zcela zastavena při nedostatku potravy. Kromě energie získané z potravy jsou pro tvorbu vajec potřebné také bílkoviny a minerály, a to především draslík a vápník (Gill & Prum 2019).

U asi jednoho procenta ptačích druhů se objevuje hnízdní parazitismus, kdy samice kladou vejce do hnízd jiných ptáků a nechávají tak péči o vejce a mládřata někomu jinému. Fakultativní hnízdní parazité kladou vejce jak do svých hnízd, tak i do hnízd stejného nebo jiného druhu. Fakultativní vnitrodruhový parazitismus je znám u nejméně 234 druhů náležících do 16 řádů (Yom-Tov 2001). Předání vlastních vajec do cizích hnízd je známo například u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), sýkořice vousaté (*Panurus biarmicus*) nebo u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*; Veselovský 2001).

Naproti tomu obligátní hnízdní parazité si nikdy nestaví svá vlastní hnízda a vždy kladou vejce do cizích hnízd (Gill & Prum 2019). Obligátní hnízdní parazitismus se vyvinul sedmkrát nezávisle na sobě. Setkáme se s ním u všech zástupců čeledi vdovkovití (Viduidae) a medozvěstkovití (Indicatoridae), některých zástupců z čeledi vlhovcovití (Icteridae) a u jihoamerické u kachnice černohlavé (*Heteronetta atricapilla*; Payne 1998, Špinka et al. 2024). Nejznámějšími obligátními hnízdními parazity jsou kukačky, kdy z asi 130 známých druhů patří polovina mezi hnízdní parazity (Veselovský 2005).

Vejce obligátních hnízdních parazitů mají zpravidla kratší dobu inkubace a líhnou se dříve než mládřata hostitele. Dřívějším vylíhnutím získávají dominantní postavení a jsou přednostně krmena rodiči (Gill & Prum 2019). U některých parazitických druhů dochází také k zabíjení hostitelských mládřat. K tomu dochází například u mládřat medozvěstkovitých, které svým zahnutým zobákem zabijí mládřata hostitelského druhu (Veselovský 2005) či u mládřat kukačky obecné (*Cuculus canorus*), která vytlačují vejce parazitovaných rákosníků rodu *Acrocephalus* přes okraj hnízda (Špinka et al. 2024). U jiných druhů jako je např. vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*) či kukačka chocholatá (*Clamator glandarius*) sdílí mládřata hnízdo s mládřaty hostitele (Kilner 2003).

3.1.2 Období inkubace vajec

Ptačí embrya ke svému růstu a vývoji potřebují teplo, které je poskytované zpravidla těly rodičů. Délka inkubace může být od 10 dnů do 13 týdnů, záleží především na čase, který potřebuje embryo uvnitř vejce ke svému vývoji (Gill & Prum 2019). U menších ptáků jako jsou např. pěvci je toto období velmi krátké a trvá 12-18 dnů. Nejdelší je pak u tučňáků (*Sphenisciformes*) a albatrosů (*Diomedidae*), kde trvá až tři měsíce. Existují i ptáci, kteří na vejcích nesedí vůbec a k jejich inkubaci využívají jiného zdroje tepla, než je vlastní tělo. Kromě výše zmíněných hnízdních parazitů využívajících k inkubaci těl jiných ptačích druhů to jsou tabonovití (*Megapodiidae*), kteří svá vejce zahrabávají do teplého vulkanického písku nebo do hromad tlejícího rostlinného materiálu. Samec poté přidává nebo ubírá materiál a tím udržuje optimální teplotu pro inkubaci vajec (Gaisler & Zima 2007).

Úkolem rodičů je udržet vejce v optimální teplotě pro jejich správný vývoj. Optimální teplota je 36-40 °C, teploty nad 40,5 °C jsou pro embrya smrtelné naopak vystavení vajec nižší teplotám mezi 26 °C a 35 °C může zpomalit jejich vývoj a prodloužit inkubační dobu. Pokud teplota vajec klesne pod 24-26 °C, jejich vývoj se zastaví (Gill & Prum 2019). Ptáci hnízdící na místech, kde jsou vejce vystavena vysokým teplotám mají opačný problém a potřebují vejce ochladit (Gill & Prum 2019). Například kulík zrzoočasný (*Charadrius vociferus*) ochlazuje svá vejce přenášením vody pomocí peří na břišní straně (Jackson a Jackson 2000). Kulík nilský (*Pluvianus aegyptius*), který hnízdí na horkých písčínách řeky Nilu, ochlazuje svá vejce tím, že je posype tenkou vrstvou písku a tu poté namočí. Teplota hnízda se v důsledku toho drží blízko 37,5 °C (Howell 1979). Rodiče svá vejce také chrání před predátory. Kachny například při opouštění hnízda maskují vejce jemným prachovým peřím, které si vytrhávají z břicha, potápky vejce maskují částmi rostlin (Veselovský 2001).

Druhy se v načasování začátku inkubace liší. Rozhodnutí, kdy zasednout na vejce ovlivňuje, zda se mláďata vylíhnou ve stejnou dobu (líhnutí synchronní) anebo postupně a líhnutí tak bude asynchronní. Už po snesení prvního vejce začínají inkubovat například dravci a brodiví (*Cooniformes*) a jejich mláďata se tak líhnou asynchronně, zatímco mláďata hrabavých a vrubozobých se líhnou v krátkém časovém intervalu od sebe, protože jejich rodiče začínají inkubovat nakladená vejce až po snesení posledního vejce (Gaisler & Zima 2007). Pěvci zasedají na vejce většinou po snesení předposledního vejce a mláďata se tak líhnou také spíše synchronně.

Na inkubaci se podílejí nejčastěji oba rodiče. Délka intervalu, v jakých se střídají je různá. U pěvců jsou intervaly spíše krátké a rodiče se střídají většinou po hodině nebo po několika málo hodinách. Buňáci (*Procellariidae*) se na hnízdě střídají až po několika dnech z důvodu lovu potravy na otevřeném moři a velké druhy albatrosů dokonce až po 2-3 týdnech (Veselovský 2005). U asi 37 % druhů jako jsou vrubozobí, sovy, většina dravců, kolibříci (*Trochilidae*) a z pěvců zejména u rajky (*Paradisaeidae*), lemčící (*Ptilonorhynchidae*) a lyrochvost (*Menuridae*) i inkubuje vejce pouze samice. Pouze u 6 % druhů inkubuje pouze samec. S čistě samčí inkubací se setkáme třeba u ostnáků (*Jacanidae*) a lyskonohů rodu *Phalaropus* (Veselovský 2005).

3.1.3 Doba hnízdní péče

Doba hnízdní péče je období od vylíhnutí mlád'at po jejich vylétnutí z hnízda. Rodiče chrání své potomky před predátory a vlivy počasí (sluneční záření, déšť atd.) a krmí mlád'ata, která si ještě nedokážou sehnat potravu sama. Výchova mlád'at patří mezi energeticky nejnáročnější období v ptačím životě (Gill & Prum 2019). Délka tohoto období je druhově specifická může trvat např. 14-20 dnů u pěvců, kolem 50 dnů u rorýsů (Apodidae), u tučňáků 150-180 dnů a u buňáků až 250 dnů (Gaisler & Zima 2007).

Toto období trvá, dokud mlád'ata dospějí do bodu, kdy jsou schopna hnízdo opustit. Vylétnutí z hnízda je ovlivněno vývojem mlád'at, chováním rodičů a interakcemi mezi sourozenci (Michaud & Leonard 2000, Matysioková & Grim 2005). To, jestli mlád'ata zvládnou přežít sama mimo hnízdo záleží na jejich fyzickém stavu. Na ten má vliv dostupnost potravy, kvalita rodičovské péče a počet sourozenců, se kterými o péči rodičů soutěží (Gill & Prum 2019). Většina ptáků své potomky nutí k osamostatnění tím, že snižuje dávky potravy a mladí ptáci si tak musejí začít shánět vlastní potravu mimo hnízdo. Některé druhy jako například albatrosi a někteří jiní mořští ptáci volí poněkud drastičtější řešení. Mládě nejdříve překrmí a poté opustí (Veselovský 2001).

Podle tělesného stavu mláděte a jeho závislosti na rodičích rozeznáváme několik typů mlád'at:

1. supernekrmivá (superprekociální) - tato mlád'ata jsou po vylíhnutí zcela nezávislá na rodičích (Megapodiidae),
2. nekrmivá (prekociální) - dokážou si sama obstarat potravu, ale nemají úplně vyvinutou termoregulaci, a tak stále potřebují péči rodičů (Paleognathae, Anseriformes),
3. vodivá (subprekociální) - tato mlád'ata opouštějí hnízdo ihned po vylíhnutí, rodiče je vodí a krmí (Podicipedidae, Gruidae),
4. polokrmivá (semiprekociální) - mlád'ata po vylíhnutí mají prachové peří a dobře vyvinuté smysly, ale stále zůstávají v okolí hnízda, kde je rodiče krmí (Laridae, Sphenisciformes),
5. prvokrmivá (semialtriciální) - mlád'ata mají vyvinuté smyslové orgány a jsou porostlá hnízdním prachem, zůstávají v hnízdě, kde jsou rodiči krmena a zahřívána (Ardeidae, Accipitriformes),
6. krmivá (altriciální) - po vylíhnutí jsou holá, slepá a bez schopnosti termoregulace, jsou zcela odkázáni na péči rodičů (Passeriformes, Psittaciformes, Piciformes; Gill & Prum 2019)

Podle fosilních nálezů je původním typem vývoje mlád'at superprecociální (Elzanowski 1985), ostatní typy se vyvinuly později. Vejce prekociálních druhů obsahují více žloutku (asi 35 % hmotnosti vejce) než vejce altriciálních (asi 20 % hmotnosti vejce; Ricklefs 1977). Mlád'ata altriciálních druhů jsou tak po vylíhnutí mnohem lépe vyvinutá než mlád'ata prekociálních druhů (Veselovský 2001). Mlád'ata altriciální druhů rostou třikrát až čtyřikrát

rychleji než mládřata prekociální (Ricklefs 1984). Rychleji také rostou mládřata menších druhů oproti mládřatům větších druhů (Gill & Prum 2019).

3.1.4 Období pohnízdni péče

Období pohnízdni péče začíná prvním vylétnutím mláděte z hnízda a končí úplným osamostatněním mládřat. Během tohoto období mohou být mládřata stále zcela nebo jen částečně závislá na potravě dodávané rodiči. V této fázi vývoje si mládřata rozvíjí dovednosti, které potřebují k získání potravy a k přežití mimo hnízdo a péči rodičů (Weathers & Sullivan 1989). Učí se také komunikovat, zpívat a vyhýbat se predátorům (Gill & Prum 2019). U migrujících druhů musí mládřata také získat během tohoto období dostatečné zásoby tuku k zvládnutí migrační cesty (Wood et al. 1998). Délka tohoto období je tak hlavně ovlivněna délkou potřebnou k naučení všech dovedností, které mládřata k osamostatnění potřebují (Hunt et al. 2012). U pěvců zůstávají mládřata s rodiči 2-3 týdny, u tropických druhů to může být i 10-23 týdnů (Gill & Prum 2019). U některých dravců může pohnízdni péče trvat týdny až měsíce (Newton 1979). Jedno z nejdelších známých pohnízdni období mají vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*). Období pohnízdni péče u tohoto druhu trvá až 10 měsíců. Dospělí jedinci používají složité techniky k výrobě nástrojů a trvá více než rok, než se je mládřata naučí ovládat stejně dobře jako jejich rodiče (Hunt et al. 2012).

4 Interval kladení

Předpokládá se, že interval kladení bude pravděpodobně výsledkem evolučních kompromisů mezi velikostí snůšky, velikostí vajec a časem, který mají ptáci k dispozici (Shubert & Cooke 1993). Samice nikdy nekladou vejce v kratším intervalu, než je 24 hodin (Colwell 2006). 24hodinový interval je znám především u pěvců (Skutch 1952). Intervaly delší, než jeden den bývají pravidlem u Sphenisciformes, Pelecaniformes, Psittaciformes, Falconiformes, Strigiformes a mnoha tropickými čeledi Passeriformes (Astheime 1985). Druhy tak můžeme rozdělit na druhy, které kladou ve 24hodinových intervalech a na druhy kladoucí v intervalech delších (Carey 1996). Intervaly mezi jednotlivými vejci mohou být stejné (interval konstantní) nebo se mohou mezi vejci lišit (interval proměnný; Schubert & Cooke 1993). Proměnný interval mají například harpyje pralesní (*Harpia harpyja*, 4-9 dní) a tabon holubí (*Leipoa ocellata*, 2-17 dní; Astheimer, 1985). Delší interval kladení mají také druhy, které mají na svou velikost velmi velká vejce jako například kiviové (Apterygiformes), jejichž vejce představují 25 % tělesné hmotnosti samice (Winkler 2004).

U některých druhů je interval kladení konzistentní až do předposledního vejce, kdy se mezi předposledním a posledním vejcem interval prodlužuje. To bylo zaznamenáno například u kajky mořské (*Somateria mollissima sedentaria*; Watson et al. 1993), lesňáčka pokřovního (*Dendroica discolor*, Nolan 1978), špačka obecného (*Sturnus vulgaris*; Meijer 1992) a husy snežní (*Anser caerulescens*; Shubert & Cooke 1993).

Delší interval mezi vejci může být výhodou například pro malé hmyzožravé druhy ptáků, jako jsou rorýsy a mnoho tropických tyranovitých (Tyrannidae). Těm může období bez vejce ve vejcovodu umožnit větší obratnost a tím zvýšit úspěšnost při lovu potravy (Astheimer, 1985). Delší interval může ale také ovlivnit přežití snůšky, a to hned několika způsoby. Díky delším intervalům může například klesat životaschopnost neinkubovaných vajec (Arnold et. al. 1987), hnízdo je delší dobu vystaveno predaci (Clark a Wilson 1981) a s postupující sezónou klesá dostupnost potravy (Bryant 1975). Pokud u dvou jedinců trvá stejnou délku stavba hnízda a inkubační doba, mohou právě kratší intervaly mezi vejci vést k tomu, že se mláďata jednoho jedince vylíhnou v příznivějším prostředí než mláďata druhého jedince (Shubert & Cooke 1993).

4.1 Faktory ovlivňující délku intervalu kladení

Rozdíly v intervalech snášky můžou souviset se třemi hlavními faktory: energie potřebná k tvorbě vajec, časové omezení období rozmnožování a riziko ztráty vajec v důsledku predace. Delší interval mívají větší druhy ptáků a také druhy, které mají menší snůšky (Colwell 2006). Z fyziologických důvodů jako je například čas potřebný k tvorbě skořápky lze očekávat, že výroba většího vejce zabere více času než výroba vejce menšího (Wiebe & Martin.1995). Dalším faktorem může být také relativní velikost vejce k velikosti samice. Například jeřábek čínský (*Tetrastes sewerzowi*), který je nejmenším druhem v podčeledi Tetraoninae má ze všech tetřevovitých relativně největší vejce a zároveň má také nejdelší interval mezi vejci v porovnání s ostatními druhy tetřevů (Shi, 2019). Na délku intervalu má vliv také energie získaná z potravy. Aparicio (1994) porovnával velikost snůšky a délku intervalů mezi vejci u poštolek obecných (*Falco tinnunculus*), kterým byla dodávána potrava navíc ve srovnání s kontrolními páry. Přikrmované samice kladly více vajec s kratšími intervaly než kontrolní samice, ale celková

dobu kladení byla díky větší snůšce stejná. Kratší intervaly mezi vejci u větších snůšek byly zjištěny také u kajky mořské (Watson et al. 1993) a husy sněžní (Schubert and Cooke 1993).

Druhy rozmnožující se v severních zeměpisných šířkách nebo vysokých nadmořských výškách mívají kratší intervaly mezi jednotlivými vejci vzhledem k potřebě dokončit rozmnožování v kratší sezóně ve srovnání s taxony v jižních zeměpisných šířkách (Colwell 2006). Například studie zabývající se bahňáky (Charadrii) ukázala, že 86 % z 37 arktických a boreálních druhů klade v denních intervalech, zatímco u druhů v mírných a tropických oblastech to je 68 % druhů ze 34 zkoumaných (Colwell 2006).

Důležitým faktorem je predace, která může selektovat jak pro krátké, tak i pro dlouhé intervaly kladení. U bahňáků například naprostá většina druhů, která kladla v denních intervalech svá vejce skrývala ve vegetaci, zatímco téměř polovina druhů, které měly delší kladoucí intervaly hnízdila v otevřeném, nezarostlém habitatu (Colwell 2006). Zdá se tak, že zde riziko predace selektuje pro delší intervaly kladení, což autor vysvětluje tím, že delší interval mezi kladením vajec se mohl vyvinout jako adaptace na vysoké riziko ztráty snůšky vlivem predace. Navrhuje, že samice mohou „testovat“ bezpečnost hnízda tím, že do něho snesou první vejce a později se vrátí, aby zjistili, zda přežilo. Pokud je vejce stále v hnízdě pokračují s kladením dalších vajec, pokud však vejce ve hnízdě není založí hnízdo nové.

5 Metody práce

5.1 Sběr dat

Data o intervalech kladení pochází z odborné literatury. Abych pokryla jižní i severní polokouli, zaměřila jsem se ve své práci na ptáky z Austrálie a Severní Ameriky. Abych získala data na délku intervalů kladení u ptáků žijících v těchto oblastech, prošla jsem hlavní kompendia (Poole & Gill 1992, Marchant & Higgins 1993, 2004, Higgins & Davies 1996, Higgins & Al-Dabbagh 1999, Higgins et al. 2001, 2006, Haggins & Peter 2002). Tímto způsobem jsem lokalizovala původní články, ze kterých jsem později vypsala údaj o délce intervalu kladení (v hodinách) a lokalitu, kde byl výzkum proveden, ze které jsem později pomocí Google Earth získala údaje o zeměpisné šířce a zeměpisné délce.

Pro druhy, které jsem takto získala údaj na délku periody kladení, jsem z publikace Petera Dunninga (2007) vypsala údaje o hmotnosti těla (g) a z publikace Guye Beauchampa (2022) informace o velikosti snůšky. Školitelka mi dále dodala údaje týkající se intervalu líhnutí pro druhy, které nebyly zahrnuty v kompendiích ($N = 7$).

Podobně byly školitelkou dodány údaje o predáční zátěži. Metoda jejího odhadu spočívá v kvantifikování počtu potenciálních predátorů hnízd. Tento postup zahrnuje identifikaci čeledí ptáků a savců, které zahrnují potenciální predátory hnízd. Pomocí údajů o rozšíření těchto druhů bylo následně zjištěno, kolik z nich se vyskytovalo v okolí studované populace na základě geografických souřadnic těchto populací. Předpoklad je, že vyšší počet druhů známých jako predátoři ptačích hnízd znamená vyšší riziko predace hnízd v dané lokalitě. Bližší informace o použité metodě lze najít v článku publikovaném školitelkou (Matysioková and Remeš 2022).

5.2 Analýza dat

K analýze dat jsem použila program RStudio. Nejprve jsem sestavila lineární model, v němž byla taxonomická čeleď použita jako fixní prediktor, za účelem zjištění, jakou část variability v délce intervalu mezi snášením vajec lze vysvětlit příbuzností. Následně jsem čeleď zařadila jako náhodný efekt v lineárním smíšeném modelu, čímž jsem statisticky ošetřila vliv fylogenetické příbuznosti mezi druhy. Pomocí smíšeného modelu jsem dále testovala ekologické a fyziologické faktory ovlivňující délku intervalu kladení vajec. Zkoumané prediktory zahrnovaly zeměpisnou šířku, odmocninu z velikosti snůšky, logaritmicky transformovanou tělesnou hmotnost daného druhu, typ vývoje mláďat a míru predáční zátěže. Interval kladení byl také zlogaritmován pro lepší rozložení dat.

6 Výsledky

Analýza byla provedena na souboru dat zahrnujícím 355 populací náležejících k 326 druhům z celkem 76 různých čeledí. Z toho 224 s altriciálním, 35 semialtriciálním, 15 semiprekociálním a 52 s prekociálním typem vývoje. Interval kladení se pohyboval od 24 do 192 hodin (mean $\pm$ SD = 32.65 ± 18.8 , median = 24, N = 355). Počet vajec ve snůšce se pohyboval od 2 do 16 vajec (mean $\pm$ SD = 3.83 ± 1.91 , median = 3.51, N = 355). Velikost těla zahrnutých ptačích druhů se pohybovala od 3,1g do 34,2 kg (mean $\pm$ SD = 525.03 ± 2096.73 , median = 37.4, N = 355). Nejmenším druhem v datasetu je kolibřík Costaův (*Calypte costae*) a naopak největším druhem je emu (*Dromaius novaehollandiae*).

Pro zhodnocení míry, s jakou fylogenetická příbuznost ovlivňuje délku intervalu mezi snesením jednotlivých vajec, byl nejprve sestaven lineární model s taxonomickou čeledí jako fixním faktorem. Tento model vysvětlil 84 % variability v datech ($R^2 = 0.8417$; $F = 19.45$; $p < 0.001$), což potvrzuje, že interval kladení je výrazně ovlivněn fylogenetickou příbuzností druhů.

Následně byla čeleď použita jako náhodný efekt ve smíšeném modelu, čímž se statisticky kontroloval vliv fylogenetické příbuznosti. Do smíšeného modelu byly zahrnuty ekologické a fyziologické proměnné: zeměpisná šířka hnízdění, velikost snůšky, tělesná hmotnost druhu, typ vývoje mláďat a míra predační zátěže.

Délka intervalu kladení významně koreluje s velikostí snůšky, typem vývoje mláďat a s tělesnou hmotností druhu (Tabulka 1, Obrázek 1). Velikost snůšky měla negativní vliv na délku intervalu kladení vajec – druhy s větší snůškou kladly vejce v kratších časových intervalech (Tabulka 1, Obrázek 1a). Každé zvýšení odmocniny velikosti snůšky o jednu jednotku vedlo ke snížení logaritmu délky intervalu kladení o 0,069, což odpovídá reálnému zkrácení intervalu přibližně o 6,7 %, jak vyplývá z převodu odhadu koeficientu ($-0,069$) z logaritmické škály zpět na běžnou pomocí exponenciální funkce ($e^{-0,069} \approx 0,933$). Podle tohoto výsledku by například při zvýšení snůšky ze čtyř na pět vajec došlo ke zkrácení intervalu o přibližně 1,7 %.

Podobně druhy s altriciálním typem vývoje mají významně kratší intervaly kladení ve srovnání s druhy s jiným typem vývoje (Tabulka 1, Obrázek 1b). Ve srovnání s altriciálními druhy měly druhy s prekociálním a semiprekociálním vývojem delší intervaly mezi jednotlivými vejci. Model odhadl že interval kladení je u prekociálních druhů o 12,3 % a u semiprekociálních druhů o 16,2 % delší než u altriciálních.

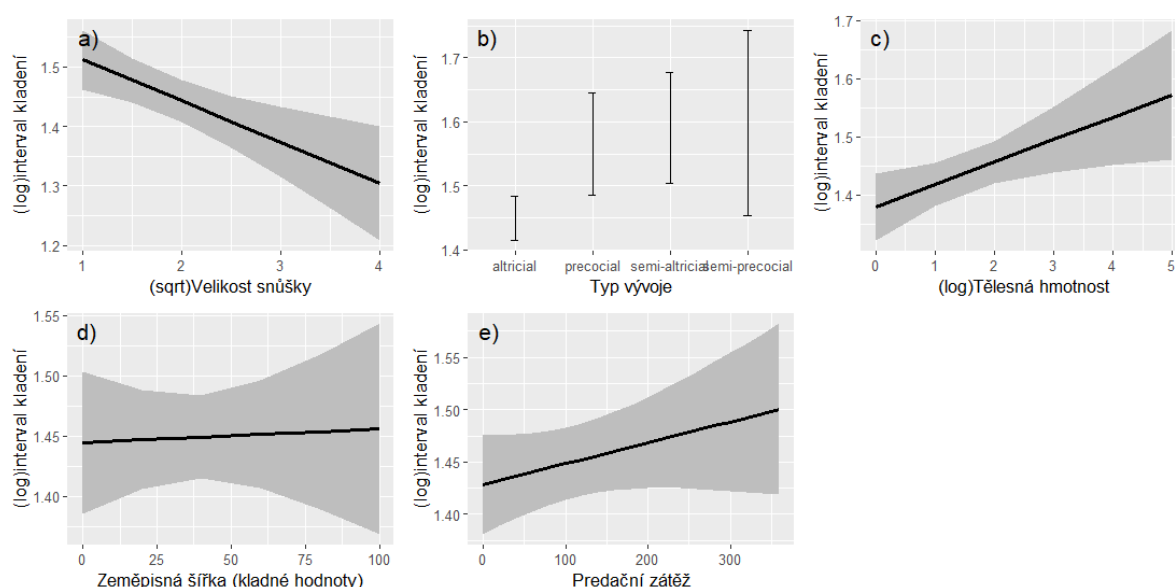
Stejně tak se délka intervalu mezi vejci prodlužuje s rostoucí tělesnou hmotností druhu (Tabulka 1, Obrázek 1c). Model ukázal, že tělesná hmotnost samice významně ovlivňuje délku intervalu kladení (estimate = 0.0387; $t = 2.49$). Konkrétně, zdvojnásobení tělesné hmotnosti je spojeno s přibližně 3,9 % prodloužením intervalu kladení.

Naproti tomu potenciální predační zátěž a zeměpisná šířka nevykázaly statisticky významný vliv (Tabulka 1, Obrázek 1d a 1e). Hodnota intra-class correlation (ICC) ve smíšeném modelu byla přibližně 57 %, což znamená, že více než polovina celkové variability v intervalu kladení je stále vysvětlena fylogenetickou strukturou dat.

TABULKA 1. Shrnutí výsledků smíšeného modelu.

Proměnná	Estimate	t-hodnota	p-hodnota
Velikost snůšky (sqrt)	-0.0694	-3.262	0.0011 **
Typ vývoje - Prekociální	0.1159	2.515	0.012 *
Typ vývoje – Semi-altriciální	0.1410	2.891	0.0039 **
Typ vývoje - Semi-prekociální	0.1497	1.957	0.0504 °
Tělesná hmotnost (log)	0.0387	2.488	0.013 *
Predační zátěž	0.000201	1.333	0.182
Zeměpisná šířka	0.000113	0.173	0.862

OBRÁZEK 1. Predikované vztahy mezi logaritmicky transformovaným intervalem kladení a vybranými proměnnými podle výstupu lineárního smíšeného modelu. a) Vztah mezi intervalem kladení a odmocninou velikosti snůšky, b) Vztah mezi intervalem kladení a typem vývoje (altriciální, semi-altriciální, semi-prekociální, prekociální), c) Vztah mezi intervalem kladení a logaritmicky transformovanou tělesnou hmotností druhu, d) Vztah mezi intervalem kladení a zeměpisnou šířkou, e) Vztah mezi intervalem kladení a predací zátěží. Všechny grafy zobrazují predikované hodnoty intervalu kladení při fixaci ostatních proměnných na průměrné hodnoty. Šedé pásy představují 95% intervaly spolehlivosti.



7 Diskuse

Výsledky ukázaly, že druhy s většími snůškami mívají kratší intervaly mezi jednotlivými vejci. Tento vztah může být způsoben tím, že druhy s početnějšími snůškami zpravidla produkují menší vejce vzhledem ke své tělesné velikosti (Winkler 2004). Tento výsledek je v souladu s dřívějšími studiemi (Watson et al. 1993; Schubert & Cooke 1993), které rovněž zaznamenaly zkrácení intervalu mezi vejci při zvětšení snůšky.

Významným prediktorem se ukázal také typ vývoje mláďat. Nejdelší intervaly mezi vejci byly zaznamenány u druhů s prekociálním typem vývoje. Vejce těchto druhů mají zpravidla vyšší energetický obsah a zároveň bývají snůšky početnější než u altriciálních druhů (Ricklefs 1977). Energie je ve vejci uložena v lipidové frakci ve žloutku, jehož množství je větší u prekociálních druhů (Scanes & Dridi 2022). Vejce druhů s prekociálním vývojem bývají větší než vejce altriciálních druhů. Neexistuje žádný prekociální druh, který by měl vejce vážící méně než 4 g, zatímco vejce altriciálních druhů váží často i méně (Ar & Yom-Tov 1978). Prekociální druhy mají větší vejce než altriciální druhy nejen absolutně, ale i relativně. Například u jeřábů, kteří mají prekociální typ vývoje, tvoří vejce přibližně 4 % tělesné hmotnosti samice, zatímco u orlů s altriciálním typem vývoje představují vejce pouze asi 2,8 % hmotnosti, přestože dospělí jedinci obou druhů váží podobně (Winkler 2004). Zajímavým výsledkem je, že model ukázal také prodloužený interval mezi snesenými vejci u druhů se semialtriciálním typem vývoje. Tento efekt může souviset s tím, že tyto druhy zpravidla patří k větším ptákům. Většina semialtriciálních druhů zahrnutých v analýze náleží do čeledí Ardeidae, Accipitridae, Spheniscidae a Strigidae, které zahrnují převážně středně velké až velké druhy.

Pozitivně s intervalem kladení korelovala také tělesná velikost druhu. Větší ptačí druhy mají tendenci snášet vejce s delšími intervaly mezi jednotlivými snesenými vejci. Tento jev může souviset s tím, že větší druhy zároveň produkují větší vejce, jejichž tvorba je náročná na čas i energii. Delší intervaly mezi vejci pravděpodobně odrážejí delší dobu potřebnou pro sekreční procesy ve vejcovodu, které jsou u větších vajec časově náročnější (Winkler 2004). Například u vrubozobých mnoho druhů kachen snáší vejce s 24h intervaly, zatímco husy a labutě, které snášejí větší vejce mají 48h intervaly (Winkler 2004).

Ačkoliv predační zátěž a zeměpisná šířka byly původně uvažovány jako potenciálně významné prediktory, ve výsledném modelu jejich vliv neukázal jako statisticky významný. Je možné, že jejich efekt je nepřímý a je částečně zprostředkován jinými proměnnými, jako je například velikost snůšky nebo typ vývoje.

8 Závěr

Cílem této diplomové práce bylo zjistit hlavní faktory ovlivňující délku intervalu mezi po sobě snesenými vejci u ptáků. Tento aspekt reprodukční biologie je často opomíjen, přestože může mít zásadní význam pro pochopení životních strategií různých druhů. Analýza zahrnovala 355 populací reprezentujících 326 druhů ptáků ze 76 čeledí. Pro statistické vyhodnocení byl použit lineární smíšený model, který zohledňoval jak fixní efekty ekologických a životních parametrů, tak náhodný efekt fylogenetické příbuznosti na úrovni čeledí.

Výsledky ukázaly, že délka intervalu kladení je nejvíce ovlivňována třemi faktory: velikostí snůšky, typem vývoje mláďat a tělesnou hmotností jedinců. Velikost snůšky negativně ovlivňuje interval kladení – druhy s početnějšími snůškami kladou vejce v kratších intervalech. Tento trend podporuje hypotézu, že druhy s početnějšími snůškami produkují menší vejce s nižšími energetickými náklady, a mohou tak klást vejce rychleji.

Interval kladení se prodlužoval u druhů s prekociálním a semiprekociálním vývojem, což odpovídá vyšším nárokům na vývoj zárodku ve vejci a s tím spojenému vyššímu obsahu žloutku a větší velikosti vajec. Stejně tak se ukázalo, že větší druhy kladou vejce s delšími časovými rozestupy, pravděpodobně kvůli energetické náročnosti tvorby větších vajec a delším sekrečním procesům ve vejcovodu. Model odhalil, že při každém zdvojnásobení tělesné hmotnosti dojde k přibližně 3,9% prodloužení intervalu kladení.

Jako statisticky nevýznamné se v modelu ukázaly proměnné predační zátěž a zeměpisná šířka. Přestože byly původně považovány za potenciálně důležité prediktory, jejich vliv může být zprostředkován jinými faktory, jako je například typ vývoje či velikost snůšky. Vzhledem k tomu, že tropické druhy jsou často altriciální a snášejí menší snůšky, zatímco druhy v mírném pásmu bývají spíše prekociální, se může vliv zeměpisné šířky překrývat s ostatními biologickými proměnnými.

Důležitým zjištěním této práce je rovněž silný vliv fylogenetické příbuznosti, kterou model zohledňoval pomocí náhodného efektu čeledi. Významná část variability mezi druhy tak může být vysvětlena jejich evoluční historií.

9 Zdroje

- APARICIO, J. The effect of variation in the laying interval on proximate determination of clutch size in the european kestrel. *Journal of avian biology*, 1994, 25(4), 275-280.
- AR, A. & Y. YOMTOV, Evolution of parental care in birds. *Evolution*, 1978, 32(3), 655-669.
- ARNOLD, T., F. ROHWER & T. ARMSTRONG, Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *The American Naturalist*, 1987, 130(5), 643-653.
- ASTHEIMER, L. Long laying intervals - a possible mechanism and its implications. *The Auk*, 1985, 102(2), 401-409.
- BEAUCHAMP, G. Flocking in birds is associated with diet, foraging substrate, timing of activity, and life history. *Behavioral ecology and sociobiology*, 2022, 76(6).
- BRYANT, D. Breeding biology of house martins *delichon-urbica* in relation to aerial insect abundance. *Ibis*, 1975, 117(2), 180-214.
- CLARK, A. & D. WILSON, Avian breeding adaptations – hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Quarterly Review of Biology*, 1981, 56(3), 253-277.
- CLUTTON-BROCK, T. H. *The evolution of parental care*. Princeton: University Press, 1991. ISBN 0691025169.
- COLWELL, M. A. Egg-laying intervals in shorebirds. *Bulletin-Wader Study Group*, 2006, 111: 50.
- DAAN, S., DIJKSTRA, C., DRENT, R., & T. MEIJER, Food supply and the annual timing of avian reproduction. In H. OUELLET, *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Volume I: Proceedings XIX International Ornithological Congress, Ottawa, Canada*. University of Ottawa Press, 1989, 392-407.
- DILLON, K. & C. CONWAY, Nest predation risk explains variation in avian clutch size. *Behavioral Ecology*, 2018, 29(2), 301-311.
- DUNNING JR, J. B. *CRC handbook of avian body masses*. CRC Press, 2008. ISBN 978-1-4200-6444-5.
- ELZANOWSKI, A. The evolution of parental care in birds with reference to fossil embryos. *Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici*, 1985, 1: 178-183.
- GAISLER, J. a ZIMA, J. *Zoologie obratlovců*. Vyd. 2., přepřac. Praha: Academia, 2007. ISBN 978-80-200-1484-9.
- GILL, F. B., PRUM, R.O. & ROBINSON, S. K. *Ornithology*. Fourth edition. New York: W.H. Freeman, Macmillan Learning, 2019. ISBN 978-1-4641-8436-9.
- GRIESSER, M., S. DROBNIÁK, S. NAKAGAWA & C. BOTERO, Family living sets the stage for cooperative breeding and ecological resilience in birds. *Plos biology*, 2017, 15(6).
- GROSS, M. R. The evolution of parental care. *The Quarterly review of biology*, 2005, 80.1: 37-45.

- HATCHWELL, B., P. GULLETT & M. ADAMS, Helping in cooperatively breeding long-tailed tits: a test of Hamilton's rule. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 369(1642).
- HIGGINS, P.J. & DAVIES, S. J. J. F. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Volume 3, Snipe to pigeons. Melbourne: Oxford University Press, 1996. ISBN 0195532449.
- HIGGINS, P.J. & AL-DABBAGH, K. Y. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Volume 4, Parrots to dollarbird. Melbourne: Oxford University Press, 1999. ISBN 0195532449.
- HIGGINS, P.J., PETER, J.M. & STEELE, W.K. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Volume 5, Tyrant-flycatchers to chats. Melbourne: Oxford University Press, 2001. ISBN 0195532449.
- HIGGINS, P.J. & PETER, J.M. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Volume 6, Pardalotes to shrike-thrushes. Melbourne: Oxford University Press, 2002. ISBN 0195532449.
- HIGGINS, P.J., PETER, J.M. & COWLING, S.J. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Volume 7, Boatbill to starlings. Melbourne: Oxford University Press, 2006. ISBN 9780195532449.
- HOWELL, T. R. *Breeding biology of the Egyptian Plover, Pluvianus aegyptius*. Univ of California Press, 1979. In GILL, F. B., PRUM, R. O. & ROBINSON, S. K. *Ornithology*. Fourth edition. New York: W.H. Freeman, Macmillan Learning, 2019. ISBN 978-1-4641-8436-9
- HUNT, G., J. HOLZHAIDER & R. GRAY, Prolonged Parental Feeding in Tool-Using New Caledonian Crows. *Ethology*, 2012, 118(5), 423-430.
- JACKSON, B. JS & JACKSON, J. A. Killdeer (*Charadrius vociferus*). *The Birds of North America*, 2000, 517: 28. In GILL, F. B., PRUM, R. O. & ROBINSON, S. K. *Ornithology*. Fourth edition. New York: W.H. Freeman, Macmillan Learning, 2019. ISBN 978-1-4641-8436-9
- KILNER, R. How selfish is a cowbird nestling? *Animal Behaviour*, 2003, 66, 569-576.
- MARCHANT, S. & HIGGINS, P.J. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Volume 2, Raptors to Lapwings. Melbourne: Oxford University Press, 1993. ISBN 0195532449.
- MARCHANT, S. & HIGGINS, P.J. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*. Volume 1, Ratites to ducks. Melbourne: Oxford University Press, 2004. ISBN 0195532449.
- MATYSIOKOVÁ B. & GRIM T. Kdo určuje délku hnízdní péče u otevřeně hnízdicích pěvců: rodiče nebo potomci? *Sylvia*, 2005, 41: 35–49.
- MATYSIOKOVÁ, B. & V. REMEŠ, Stronger negative species interactions in the tropics supported by a global analysis of nest predation in songbirds. *Journal of Biogeography*, 2022, 49(3), 511-522.

- MCNAMARA, J., Z. BARTA, M. WIKELSKI & A. HOUSTON, A theoretical investigation of the effect of latitude on avian life histories. *The American Naturalist*, 2008, 172(3), 331-345.
- MEIJER, T. Egg-laying patterns in captive starlings. *Ardea*, 1992, 80(2), 301-310.
- MICHAUD, T. & M. LEONARD, The role of development, parental behavior, and nestmate competition in fledging of nestling Tree Swallows. *The Auk*, 2000, 117(4), 996-1002.
- NOLAN JR, V. *The ecology and behavior of the prairie warbler, Dendroica discolor. Ornithological monographs; no. 26.* The American Ornithologists' Union, 1978.
- PAYNE, R. Brood parasitism in birds: Strangers in the nest. *BioScience*, 1998, 48(5), 377-386.
- POOLE, A. & GILL, F. *The Birds of North America. Life Histories for the 21st Century.* 18 Volume Set, Philadelphia, 1992.
- RICKLEFS, R. Composition of eggs of several bird species. *The Auk*, 1977, 94(2), 350-356.
- RICKLEFS, R. The optimization of growth-rate in altricial birds. *Ecology*, 1984, 65(5), 1602-1616.
- ROYLE, N. J., SMISETH, P. T. & KÖLLIKER, M. *The evolution of parental care.* Oxford University Press, 2012. ISBN 978-0-19-969258-3.
- SHI, M., FANG, Y., ZHAO, J. M., KLAUS, S., JIANG, Y., SWENSON, J. E., & Y.H. SUN, Egg laying and incubation rhythm of the Chinese Grouse (*Tetrastes sewerzowi*) at Lianhuashan, Gansu, China. *Avian Research*, 2019, 10.
- SCHUBERT, C. & F. COOKE, egg-laying intervals in the lesser snow goose. *The Wilson Bulletin*, 1993, 105(3), 414-426.
- SCANES, C. G. & DRIDI, S. *Sturkie's avian physiology.* Seventh edition. London: Academic Press, an imprint of Elsevier, 2022. ISBN 978-0-12-819770-7.
- SKUTCH, A. F. On the hour of laying and hatching of birds 'eggs. *Ibis*, 1952, 94.1: 49-61.
- ŠPINKA, M., HAVLÍČEK, J., ŠTOLHOFFEROVÁ, I. & FRYNTA, D. *Etologie: mechanismy, ontogeneze, funkce a evoluce chování živočichů.* Praha: Academia, 2024. ISBN 978-80-200-3556-1.
- VARRICCHIO, D., J. MOORE, G. ERICKSON, M. NORELL, et al. Avian Paternal Care Had Dinosaur Origin. *Science*, 2008, 322(5909), 1826-1828.
- VARRICCHIO, D. & F. JACKSON, Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproductive mode. *The Auk*, 2016, 133(4), 654-684.
- VESELOVSKÝ, Z. *Obecná ornitologie.* Praha: Academia, 2001. ISBN 80-200-0857-8.
- VESELOVSKÝ, Z. *Etologie: biologie chování zvířat.* Praha: Academia, 2005. ISBN 80-200-1331-8.
- WATSON, M., G. ROBERTSON & F. COOKE, Egg-laying time and laying interval in the common eider. *The Condor*, 1993, 95(4), 869-878.

- WEATHERS, W. & K. SULLIVAN, Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. *Ecological monographs*, 1989, 59(3), 223-246.
- WIEBE, K. & K. MARTIN, Ecological and physiological-effects on egg-laying intervals in ptarmigan. *The Condor*, 1995, 97(3), 708-717.
- WINKLER, D.W. Nests, eggs and young: Breeding biology of birds, 2004, 8.1–8.152. In LOVETTE, I. J. & FITZPATRICK, J. W. *The Cornell lab of ornithology handbook of bird biology*. Third edition. Chichester: Wiley, 2016. ISBN 978-1-118-29105-4.
- WOOD, P., M. COLLOPY & C. SEKERAK, Postfledging nest dependence period for bald eagles in Florida. *Journal Of Wildlife Management*, 1998, 62(1), 333-339.
- YOM-TOV, Y. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis*, 2001, 143(1), 133-143.