

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**VNITRODRUHOVÉ A MEZIDRUHOVÉ ROZDÍLY V DÉLKÁCH
VÝVOJOVÝCH PERIOD U PTÁKŮ**

Bakalářská práce

Natálie Horáková

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Prezenční studium

Vedoucí práce: Mgr. Beata Matysioková Ph.D.

Olomouc 2023

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci na téma vnitrodruhové a mezidruhové rozdíly v délkách vývojových period u ptáků vypracovala samostatně a použila pouze zdroje uvedené v seznamu použité literatury.

V Olomouci, dne 2. 5. 2023

.....

Natálie Horáková

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucí mé bakalářské práce Mgr. Beatě Matysiokové Ph.D. za cenné připomínky v průběhu psaní této práce. Také bych chtěla poděkovat svým přátelům a rodině za podporu při psaní.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Natálie Horáková

Název práce: Vnitrodruhové a mezidruhové rozdíly v délkách vývojových period u ptáků

Typ práce: bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Beata Matysioková Ph.D

Rok obhajoby práce: 2023

Počet stran: 32

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Abstrakt:

Tato bakalářská práce je literární rešerší z knih a odborných článků na téma vnitrodruhové a mezidruhové rozdíly v délkách vývojových period u ptáků. V úvodní části se zabývá obecně rodičovskou péčí u ptáků a rozdíly v kladení vajec a ve velikosti snůšky. Hlavní část je věnována rozdílům v délce jednotlivých vývojových period a faktorům, které tyto rozdíly způsobují. Délka inkubační periody je ovlivněna hlavně inkubačním chováním rodičů, teplotou prostředí a predacním tlakem. U některých druhů dochází k asynchronnímu líhnutí mláďat, které způsobuje věkové a velikostní rozdíly mezi mláďaty během období hnízdní péče. Délka období hnízdní péče je ovlivněna hlavně predací, velikostí mláďat a dostupností potravy. Po vylétnutí z hnízda jsou mláďata altriciálních druhů stále z části nebo zcela závislá na potravě získané od rodičů. Délka období pohnízní péče je ovlivněna hlavně dostupností potravy a zeměpisnou šířkou.

Klíčová slova: Rodičovská péče, kladení vajec, inkubační perioda, líhnutí, období hnízdní péče, vylétnutí z hnízda, pohnízní péče

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Natálie Horáková

Title: Intra and interspecific variation in the length of developmental period in birds

Type of thesis: Bachelor thesis

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Mgr. Beata Matysioková Ph.D

The year of presentation: 2023

Number of pages: 32

Number of appendices: 0

Language: Czech

Abstract:

This Bachelor thesis is a literary research expansion from books and scholarly articles on the topic of intraspecies and interspecies variation in the lengths of developmental periods in birds. In the opening section, it deals generally with parental care in birds, differences in egg laying and in the size of the clutch. The main section is devoted to differences in the length of individual developmental periods and the factors that cause these differences. The length of the incubation period is mainly influenced by the incubation behaviour of the parents, the temperature of the environment and predation pressures. Some species experience asynchronous hatching of offspring, which causes age and size differences between offspring during the nestling period. The length of the nestling period is mainly influenced by predation, offspring size and food availability. After flying out of the nest, the chicks of the altricial species are still partially or completely dependent on food obtained from their parents. The length of the postfledging period is mainly influenced by the availability of food and latitude.

Key words: Parental care, egg laying, incubation period, hatching, nestling period, fledging, postfledging period

Obsah

1	Úvod	7
2	Rodičovská péče	8
3	Období kladení vajec	10
4	Období inkubace	12
	4.1 Délka inkubační periody	12
	4.2 Faktory ovlivňující délku inkubační periody	12
5	Období líhnutí.....	15
6	Doba hnízdní péče.....	17
	6.1 Faktory ovlivňující hnízdní péče.....	17
	6.2 Vylétnutí z hnízda.....	19
7	Období pohnízdni péče	21
	7.1 Faktory ovlivňující délku pohnízdni péče.....	21
8	Závěr	23
9	Seznam použité literatury	25

1 Úvod

Načasování a délka rodičovské péče ovlivňuje zdatnost rodičů i mláďat. Delší hnízdní období často zvyšuje přežití mláďat a následně i hodnotu mláďat pro rodiče. Může však také snížit reprodukční úspěch rodičů v budoucnu (Trivers 1974).

Rodičovská péče se z pravidla objevuje u všech druhů, ale jednotlivé fáze hnízdního cyklu se mohou jak mezidruhově, tak i vnitrodruhově lišit. Například druhy z tropických oblastí a jižní polokoule mají menší velikost snůšky (Yom-Tov et al. 1994), delší dobu inkubace, období hnízdní péče (Lack 1968; Geffen a Yom-Tov 2000) i období pohnízní péče (Russell 2000) než ptáci hnízdící na severní polokouli.

Hnízdní cyklus začíná u většiny druhů stavbou hnízda, do kterého pak samice naklade 1-25 vajec (Gaisler & Zima 2018). Poté začíná doba inkubace, kdy je nutné vejce udržovat v teple a chránit je před predátory. Toto období je druhově variabilní a může trvat 12 nebo až 95 dnů (Gaisler & Zima 2018). Po vylíhnutí mláďat začíná pro ptáky jedno z energeticky nejnáročnějších období. Rodiče musí svá mláďata zahřívát, chránit před predátory a u většiny druhů je i krmit. Délka období hnízdní péče se liší podle toho, jestli se jedná o krmivé druhy, kdy mláďata potřebují více rodičovské péče nebo nekrmivé druhy, kdy jsou mláďata brzy po vylíhnutí soběstačná. Mláďata větších druhů potřebují obecně více času na svůj vývoj než mláďata malých druhů (Gill & Prum 2019). Důležitou roli v tomto období hraje asynchronní líhnutí, které způsobuje hierarchii mezi mláďaty. Poslední fází hnízdního cyklu je pohnízní péče. Během tohoto období jsou mláďata stále částečně závislá na svých rodičích. Nejkratší je toto období u malých pěvců a nejdelší je u velkých dravců (Gill & Prum 2019). Rozdíl v délce tohoto období je také mezi druhy s kooperativním a nekooperativním hnízděním.

Délka jednotlivých vývojových period během hnízdního cyklu je tedy velmi variabilní. Cílem bakalářské práce je shrnout hlavní faktory, které mohou tuto variabilitu vysvětlovat. Rovněž krátce shrnuje i další rozdíly týkající se hnízdního cyklu ptáků, jako jsou rozdíly v rodičovské péči, v kladení vajec a líhnutí mláďat.

2 Rodičovská péče

Většina živočichů, převážně bezobratlých, nevykazuje žádnou rodičovskou péči. Jejich potomci mají pouze malé balení žloutku, které jim slouží jako počáteční zdroj výživy. Péči o mláďata můžeme nalézt u plazů, obojživelníků, ryb, členovců, měkkýšů a některých dalších skupin bezobratlých. Nejpropracovanější formu rodičovské péče mají ptáci a savci, kteří vynakládají velké úsilí, aby zvýšili šance svých potomků na přežití, a to především ochranou před predátory, nedostatkem potravy a řadou dalších enviromentálních rizik (Royle et al. 2012).

Samci a samice mohou tvořit buď krátkodobé páry, nebo trvalé páry po celý život. U ptáků mohou rodičovské úsilí sdílet samec a samice rovnoměrně, kdy se starají oba rodiče, nebo nerovnoměrně, kdy o potomstvo pečuje pouze jeden z rodičovského páru. Ptáci tvoří buď monogamní, nebo polygamní svazky. Polygamní svazky můžeme rozdělit na polygynii, polyandrii a polygynandrii (Gill & Prum 2019). U monogamních druhů často dochází k mimopárovým kopulacím. Průměrně asi 11 procent potomků má jiného biologického otce, než je samec, který tvoří rodičovský pár (Hockey 2007).

Asi u jednoho procenta dnes žijících ptačích druhů se setkáme s kooperativním hnízděním, kdy s péčí o potomstvo a ochranou teritoria pomáhají i příbuzní nebo blízcí příbuzní jedinci rodičovského páru. Ke kooperativnímu hnízdění dochází například, když je nedostatek hnízdnicích území, což brání mladým ptákům, aby se rozmnožovali sami. Mladí ptáci pomáhají s péčí o cizí potomstvo, čímž zvyšují své vlastní šance na rozmnožování v budoucnu. A to například získáním zkušeností s péčí o mláďata nebo mohou v budoucnu zdědit území. Chovné páry s pomocníky odchovávají více mláďat než ty bez pomocníků. Pomocníci přispívají k péči rodičů tím, že se podílejí na obraně území a ochraně a krmení mláďat (Gill & Prum 2019). Využívání pomocníků může zvýšit úspěšnost rodičovského páru o 70-100 %. Pomocníky využívají hlavně tropické u subtropické druhy, ale můžeme je najít také u některých evropských populací chřástalů, dravců, racků, vlh, pěvušek, mlynaříků a strak. Využívání pomocníků při péči o potomstvo závisí hlavně na potravní nabídce a na nedostatku vhodného prostoru pro jejich vlastní teritoria (Veselovský 2005).

Samice některých druhů kladou vejce do cizích hnízd a vzdávají se tak rodičovské péče. Umožňuje jim to zvýšit počet vajec, která kladou bez toho, aby se zvýšily jejich náklady na rodičovskou péči. Také to snižuje riziko ztráty všech potomků v důsledku predace (Gill & Prum 2019). Mnoho druhů praktikuje fakultativní (příležitostný) hnízdnicí parazitismus, kdy samice kladou vejce do vlastních hnízd i do hnízd jiných jedinců. Vnitrodruhový fakultativní parazitismus je znám u nejméně 234 druhů v 16 řádech: Struthioniformes, Titamiformes, Procellariiformes, Podicipediformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes, Anseriformes, Falconiformes, Galliformes, Gruiformes, Charadriiformes, Columbiformes, Cuculiformes, Apodiformes, Coraciiformes a Passeriformes (Yom-Tov 2001).

Obligátní hnízdní parazité si naproti tomu nikdy nestaví vlastní hnízda, ani nevychovávají svá mláďata. Samice vždy kladou vejce do hnízd jiných druhů. Asi 1 % světových ptačích druhů jsou obligátní hnízdní parazité (Gill & Prum 2019). Obligátní hnízdní parazitismus se vyvinul několikrát nezávisle, a to u čeledí Icteridae, kde se s ním setkáváme u pěti ze šesti druhů, Cuculidae (53 ze 135 druhů), Indicatoridae (18 druhů), Viduidae (19 druhů) a u kachnice černohlavé (*Heteronetta atricapilla*; Payne 1998).

U ptačích druhů, kteří jsou hnízdní parazité, se vyvinulo několik adaptací zvyšujících jejich reprodukční úspěch. Zbarvení vajec a mláďat bývá často podobné těm hostitelským. Například mláďata vdovek vypadají stejně jako mláďata astrildů, u kterých parazitují. Mláďata africké medozvěstky rodu *Indicator* zabíjejí mláďata svých hostitelů pomocí hákovitě zahnutých a ostrých čelistí zobáku. Nejznámější je hnízdní parazitismus u kukaček. U kukaček z rodů *Cuculus*, *Cacomantis* a *Chrysococcyx* mláďata vynášejí vejce, popřípadě i mláďata hostitele v prohlubni na zádech pomocí křídelních pahýlků k okraji hnízda a vyhazují je ven. U rodu *Cuculus* mají mláďata jasně zbarvený vnitřek zobáku a jejich hlas, který používají k žebrání o potravu má mnohem vyšší frekvenci, než hlas mláďat hostitele, což pravděpodobně funguje jako nadnormální spouštěč krmicího chování (Veselovský 2005).

Nehledě na to, jestli se o mláďata stará jeden z rodičů, hnízdící pár či skupina, hnízdní perioda obvykle sestává z několika dobře definovaných částí, kterými jsou stavba hnízda, kladení a inkubace vajec, období péče o mláďata na hnízdě a pohnízní péče. Délka jednotlivých částí je nejen druhově specifická, ale najdeme v ní i vnitrodruhové rozdíly.

3 Období kladení vajec

Období kladení vajec začíná nakladením prvního a končí nakladením posledního vejce ve snůšce. Samice ptáků produkují maximálně jedno vejce denně, nicméně u některých druhů je mezi jednotlivými vejci interval delší než 24 hodin (Hanzák & Hudec 1974). Délka období kladení vajec tak závisí nejen na velikosti snůšky, ale také na intervalech mezi jednotlivými nakladenými vejci. Nejkratší období kladení vajec je tak u druhů, které kladou jedno vejce jako je například albatros stěhovavý (*Diomedea exulans*), nejdelší pak u druhů, které mají velké snůšky a/nebo dlouhé intervaly mezi jednotlivými vejci. Příkladem můžou být například běžci (Paleognathae) a dravci (Accipitriformes), u kterých je interval mezi kladením 3-5 dní (Gill & Prum 2019).

Počet vajec ve snůšce se liší mezi taxonomickými skupinami, ale také mezi populacemi a jedinci stejného druhu. Například červenka obecná (*Erithacus rubecula*) a sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*) mají větší snůšky v severních částech svého areálu než v jižních. U některých druhů mají starší samice větší snůšky v porovnání s mladšími samicemi (Gaisler & Zima 2018). Druhy z tropických oblastí a jižní polokoule mívají menší velikost snůšky než druhy ze severní polokoule (Russell et al. 2004). Obecně lze říci, že ptáci kladou takový počet vajec, který jim umožní produkovat maximální počet potomků.

Velikost snůšky se u recentních ptáků pohybuje od 1 do 25 vajec (Gaisler & Zima 2018). Buňňákovití (Procellariidae) a albatrosovití (Diomedidae) obvykle kladou pouze jedno vejce, alkovití (Alcidae) a supi (Accipitridae) kladou jedno až dvě vejce, rackovití (Laridae) a rybákovití (Sternidae) dvě až tři vejce, bahňáci (Charadrii) a kormoránovití (Phalacrocoracidae) nejčastěji kladou tři až čtyři vejce, pěvci (Passeriformes) kladou okolo pěti vajec, kachnovití (Anatidae) kladou sedm až dvanáct vajec a hrabaví (Galliformes) kladou osm až osmnáct vajec (Ehrlich et al. 1988). Nedostatek potravy může snížit nebo zastavit produkci vajec a tím ovlivnit velikost snůšky. Optimální velikosti snůšky jsou také předmětem dlouhodobých kompromisů, které ovlivňují celoživotní reprodukční úspěch. Produkce vajec také vyžaduje zdroje bílkovin a minerálů, jako je draslík a vápník. Nedostatek těchto živin může omezit produkci vajec, zejména u ptáků, kteří se živí ovocem a semeny (Gill & Prum 2019).

Ptáci většinou snášejí vejce v ranních hodinách. Malé druhy mají mezi snesením dalšího vejce přibližně 24hodinové intervaly (Hanzák & Hudec 1974). Hrabaví (Galliformes) a vrubozobí (Anseriformes) mívají intervaly jedno až dvoudenní (Watson et al. 1993), zatímco dravci (Falconiformes), brodiví (Ciconiiformes), krátkokřídlí (Gruiformes) a mnoho dlouhokřídlich (Charadriiformes) snášejí vejce každé dva až tři dny (Allen 1980). Délka intervalů může ovlivnit reprodukční úspěch mnoha způsoby, například při delších intervalech je hnízdo po delší dobu vystaveno predaci (Clark & Wilson 1981), u neinkubovaných vajec klesá jejich životaschopnost (Arnold et al. 1987), sezónním poklesem dostupnosti potravy (Bryant 1975) a zpožděním v načasování líhnutí (Cooke et al. 1984). U nekrmových (prekociálních) druhů

hnízdících na zemi dochází často ke ztrátě vajec v důsledku predace (Myrberget 1984). Krátké období kladení vajec by tak mělo minimalizovat dobu, po kterou jsou vejce vystavena riziku predace a zvýšit možnost opětovného hnízdění v případě zničení první snůšky (Clark a Wilson 1981). Zkrátit období kladení vajec mohou ptáci buďto tím, že nakladou méně vajec nebo tím, že zkrátí intervaly mezi kladením jednotlivých vajec (Milonoff 1989).

Existují tři hlavní hypotézy, které mohou vysvětlovat proč jsou vejce kladena v určitých intervalech. Pokud jsou intervaly snášení pravidelné mezi 24-48 hodinami a pták navštěvuje hnízdo denně mohou být zaznamenané intervaly artefakt četnosti kontroly hnízda (Schubert & Cooke 1993). Podle další hypotézy intervaly vznikají kvůli omezení živin, kdy ptáci nejsou schopni akumulovat dostatek živin pro denní produkci vajec (Lack 1968). U druhů, které mají omezené zdroje potravy nebo u druhů s nutričně chudou potravou se dá očekávat, že tvorba vajec bude trvat déle než u druhů s nutričně bohatší potravou (Wiebe & Martin 1995). Nilsson a Svensson (1993) zjistili menší intervaly v kladení u sýkorky modřinky (*Cyanistes caeruleus*), která experimentálně dostávala více potravy. Podle třetí hypotézy fyziologického/hormonálního mechanismu jsou mezery v kladení výsledkem interakce doby vývoje jednotlivých vajec s „otevřenou periodou“, během které může být stimulována ovulace folikulů (Sharp 1983).

4 Období inkubace

Inkubační perioda je doba, kterou ptačí embrya potřebují k vývoji uvnitř vajec. Začíná většinou snesením posledního vejce a končí jeho vylíhnutím (Gill & Prum 2019). Během inkubační periody jsou vejce udržována v teplotních podmínkách, které jsou potřeba pro správný vývoj embryí. Inkubace také snižuje riziko mikrobiální infekce přes skořápku, která může být zdrojem úmrtnosti neinkubovaných vajec (Cook et al. 2005).

Embrya uvnitř vajec mají úzké teplotní tolerance, a proto je pro maximální úspěšnost líhnutí nutné nepřetržitě kontrolovat prostředí vajec. U 37 % ptačích čeledí inkubují pouze samice, zatímco pouze v 6 % ptačích čeledí inkubuje pouze samec. U většiny druhů se na inkubaci podílí samec i samice, kteří se po určité době pravidelně střídají (Deeming & Reynolds 2015). Střídající jedinec musí vynaložit většinou velké úsilí, aby svého partnera dostal z hnízda. Před výměnou dochází ke zděděným rituálům, které se mezidruhově liší, například předání potravy nebo darů. U pěvců se samec se samicí většinou vymění po necelé hodině, ale u některých druhů to mohou být i několika hodinové intervaly. Racci a rybáci (Laridae), kteří hnízdí na pobřeží se střídají po několika hodinách. U buňňákovitých (Procellariidae), kteří loví na otevřeném moři to může být i několik dní (2-12). U velkých druhů albatrosů (Diomedidae) je interval, po kterém se rodiče střídají 2-3 týdny. U některých tučňáků (Sphenisciformes) je to dokonce déle než jeden měsíc (Veselovský 2005).

4.1 Délka inkubační periody

Délku inkubační periody lze stanovit několika způsoby. První možností je stanovit začátek inkubace v 00:00 hodin v noci poté co samice snese poslední vejce. Jako konec inkubačního období je poté brán moment, kdy je vylíhlých 50 % mláďat (Nilsson & Smith 1988). Dalším způsobem, kterým lze stanovit délku inkubační doby je interval od dokončení snůšky do začátku líhnutí prvního vejce (Sanz 1996). Třetím způsobem je stanovit začátek inkubačního období moment snesení posledního vejce a konec po vylíhnutí posledního vejce (Haftorn 1978). Ricklefs & Smeraski (1983) během svého experimentu odebírali postupně snesená vejce a nahrazovali je sádrovými vejci. Poté co samice dokončily snůšku a začaly inkubovat vyměnily sádrová vejce opět za opravdová. Začátek inkubace byl tak přesně stanoven v moment, kdy samicím vrátili jejich snůšku. U studovaného druhu trvá inkubace přibližně 12 dní. Inkubační perioda tak byla definována jako odchylka od 12 dní (288 hod) v době, kdy bylo objeveno vylíhlé mládě.

4.2 Faktory ovlivňující délku inkubační periody

Délka inkubační periody je variabilní podle druhu. V průměru bývá delší u druhů s nekrmovými mláďaty, protože se líhnou vyvinutější než mláďata altriciálních a potřebují tak strávit ve vejci více času. Částečně je ovlivněna velikostí ptáků a vajec, větší vejce vyžadují delší dobu inkubace (Hanzák & Hudec 1974). U pěvců (Passeriformes) a jiných malých druhů trvá

inkubace 12-18 dnů, u středně velkých druhů, jako jsou například bažantovití (Phasianidae) a kachnovití (Anatidae), 24–30 dnů, u kiviho (Apterygidae) a tučňáků (Spheniscidae) 60-80 dnů a u albatrosů (Diomedidae) 80-95 dnů (Gaisler & Zima 2018). Mezidruhové rozdíly v inkubaci jsou způsobené hlavně rozdíly ve velikosti vajec, struktuře vaječných skořápek, teplotách prostředí, inkubačním chováním rodičů a predačním tlaku (Gill & Prum 2019). Hmotnost inkubujících rodičů a frekvence krmení vysvětluje pouze malé rozdíly v inkubačním chování. Nebyl zjištěn žádný vliv potravy, který by vysvětloval mezidruhové rozdíly v inkubaci (Conway & Martin 2000).

Dostupnost potravy

Délka inkubační periody může být ovlivněna množstvím potravy, kterou dostává inkubující samice. Nilsson & Smith (1988) experimentálně podávali potravu inkubujícím samicím sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). U těchto samic byla poté zaznamenána kratší inkubační perioda oproti kontrolním samicím. Také bylo zjištěno, že při poklesu průměrné denní teploty se zvýšila frekvence, kterou samci krmili inkubující samice. Zvýšení této frekvence o jednu návštěvu za hodinu zkrátilo dobu inkubace o 0,7 dne. Samci sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*) pravidelně krmí inkubující samice, část potravy si však samice shánějí i samy. Po odstranění samců trávily samice více času mimo hnízdo, což způsobilo prodloužení inkubační doby a snížilo reprodukční úspěch. U samic, které byly pravidelně krmeny samcem trvala doba inkubace průměrně 12 dní, zatímco u samic, které byly bez samce průměrně 13,4 dní (Lyon & Montgomerie 1985). Délku inkubace může ovlivnit také vzdálenost, kterou musí ptáci za potravou urazit. Ptáci z čeledi Alcidae a Spheniscidae, kteří sháněli potravu na vzdálenějších místech měli delší embryonální vývoj a tím i dobu inkubace vajec ve srovnání s těmi, kteří potravu sháněli v blízkých pobřežních vodách (Hipfner et al. 2010).

Inkubační teplota

Hlavní úlohou rodičů při inkubaci je udržení vajec v optimální teplotě pro vývoj – od 36 °C do 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 (tj. fyziologická nula), jejich vývoj se zastaví (Marcoll et al. 2005). Vyšší inkubační teploty urychlují embryonální vývoj, čímž se zkracuje délka inkubačního období. U druhu s normální délkou inkubačního období 14-17 dní se toto období zkrátilo až na 3,3 dne, když byla vejce přesunuta do hnízda druhu, který má vyšší inkubační teploty. A naopak u vajec, která byla přesunuta do hnízda s nižší inkubační teplotou se inkubační doba prodloužila (Martin et al. 2007).

Struktura vaječných skořápek

Zimmermann a Hipfner (2007) testovali, jestli existuje spojitost mezi inkubační dobou a pórovitostí skořáčky. Ta ovlivňuje rychlost výměny plynů mezi embryem a vnějším prostředím. Pro ověření použili vejce sedmi druhů z čeledi Alcidae, tato čeleď vykazuje neobvyklý stupeň interspecifických variací v inkubační době. Jejich výsledky byly v souladu

s hypotézou, že evoluční změny v inkubační době mohou být alespoň částečně ovlivněny pórovitostí vaječných skořápek. Kombinace vaječné hmoty a pórovitosti skořápky vysvětlovala 87 % variací v inkubační době mezi sedmi druhy z čeledi Alcidae. Ze studovaných druhů je doba inkubace vajec delší u druhů, které mají méně pórovité skořápky.

Predace

Riziko predace je jedním z hlavních faktorů vysvětlující mezidruhové rozdíly v inkubačním chování ptáků. V místech s vysokou mírou predace se pěvci snaží co nejvíce minimalizovat rodičovskou aktivitu v hnízdě a jeho okolí, která by přilákala predátora. Toho je dosaženo delším časem stráveným mimo hnízdo, který může mít za následek prodloužení inkubační periody (Conway & Martin 2000; Rohwer & Purcell, 2019). Ptáci s otevřeným hnízdem mívají kratší dobu inkubace než ptáci hnízdící v dutinách, kteří jsou více chráněni před predátory (Auer et al. 2007).

Zeměpisná šířka

Ptáci z tropického a jižního mírného pásma se od ptáků ze severního mírného pásma liší, jak menší velikostí snůšky, tak i délkou inkubačního období (Geffen & Yom-Tov 2000). Předpokládalo se, že delší inkubační doba je způsobena tím, že tropické druhy snižují návštěvnost hnízd, aby minimalizovali riziko predace. V době, kdy rodiče nesedí na vejcích se snižuje jejich průměrná teplota což může mít za následek prodloužení času pro vývoj embrya. Výsledky různých studií, které se tímto zabývaly tuto hypotézu nepotvrdily. Delší inkubační doba tropických druhů je tedy pravděpodobně způsobena tím, že embrya tropických druhů při této teplotě rostou pomaleji a vyžadují delší období rodičovské péče. Trvale vyšší teploty zřejmě umožňují tropickým druhům trávit více času mimo hnízdo ve srovnání s druhy z mírného pásma, kteří čelí výkyvům teplot prostředí (Tieleman, et al. 2004; Ricklefs & Brawn 2013; Robinson et al. 2014; Austin et al. 2019).

Klimatické rozdíly prostředí

Délka inkubační periody může být ovlivněna teplotou prostředí a frekvencí srážek. Gillette et al. (2021) porovnávali inkubační dobou u tyrana královského (*Tyrannus tyrannus*) mezi populacemi z New Yorku, Kansasu a Oregonu. Delší doba inkubace byla spojena s nižší teplotou prostředí a také s větší frekvencí srážek. Délka byla ovlivněna také počtem vajec ve snůšce, kdy nejkratší dobu inkubace měli ptáci se střední velikostí snůšky (3-4 vejce). Opačné výsledky byly pozorovány u mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*). Doba inkubace se sice také prodlužovalo s větším podílem deštivých dnů, ale na rozdíl od předchozí studie bylo delší při vyšších teplotách okolí (Higgott et al. 2020)

5 Období líhnutí

Líhnutí je složitý proces, který začíná přechodem mláděte na atmosférický kyslík. Mláďata se dostávají z vajec pomocí vaječného zubu, kterým prosekávají otvor v tupém pólu vejce (Veselovský 2005). Mláďata už ve vejcích začínají komunikovat mezi sebou i s matkou a naučí se ji poznat podle hlasu. Volání vyvíjejícího embrya pomáhá synchronizovat líhnutí u prekociálních druhů (Gill & Prum 2019). Embryonální vývoj může být ovlivněný pohlavím embrya. U poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) samičí embrya rostou rychleji a líhnou se dříve než samci (Blanco et al. 2003).

Pokud ptáci zahájí inkubaci až po snesení posledního vejce, všechna mláďata se líhnou společně. Někteří ptáci začínají s inkubací dříve, než jsou všechna vejce snesena a mláďata se pak se líhnou asynchronně (Johnson et al. 2013a). Nejmladší mláďata v takovýchto snůškách často umírají hladem, ušlapáním nebo jsou zabiti staršími sourozenci (Howe 1978). Ptáci začínají tedy s inkubací buď před snesením posledního vejce nebo po jeho snesení. Rowe a Weatherhead (2009) zkoumali ještě třetí možnost. V Illinoiské populaci drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*) přibližně 20 % samic oddálilo začátek inkubace o ≤ 4 dny po snesení posledního vejce. Zdá se, že tato taktika je adaptace, kterou samice používají, aby pomohly sladit načasování líhnutí s dostupností zdrojů.

Délka období líhnutí se tak liší mezi druhy. Například u medosavky hvízdavé (*Notiomystis cincta*) je doba líhnutí od prvního do posledního vylíhnutého mláděte často kratší než 24 hodin. Poslední vylíhnutí jedinci rostou pomaleji a jsou menší než jejich sourozenci (MacLeod et al. 2016). U sovy hrabavé (*Athene cunicularia*) je rozdíl mezi vylíhnutím prvního a posledního mláděte 1-7 dní (Wellicome 2005). Mláďata v posledních snesených vejcích dokáží urychlit svůj vývoj, aby dohnala své dříve vylíhnuté sourozence. Urychlení vývoje má však za následek nižší hmotnost mláďat (Muck & Nager 2006). Asynchronie líhnutí se mezi ptáky liší jak mezidruhově, tak i vnitrodruhově. Existuje několik hypotéz, které se snaží vysvětlit existenci asynchronie líhnutí (Clark & Wilson 1981).

První je „**hypotéza redukce plodu**“ ("brood-reduction hypothesis"), kterou předložili Lack a Lack (1951) a Lack (1954). Podle této hypotézy, když jsou mláďata různého věku (velikosti), tak se sourozeneckou kompeticí o potravu zredukuje jejich počet na takový, který lze vychovat s ohledem na úroveň dostupné potravy. Tento mechanismus by mohl být výhodný v prostředí kde ptáci nemohou dopředu předpovídat nabídku potravy pro mláďata (Clark & Wilson 1981). Hypotézu o redukci plodu jako vysvětlení asynchronie líhnutí podpořily výsledky pozorování u dudka chocholátého (*Upupa epops*), kdy na nekvalitních územích rostla později vylíhnutá mláďata pomaleji než jejich dříve vylíhnutí sourozenci a měla vyšší úmrtnost, naopak na kvalitních územích s dostatkem potravy měla všechna mláďata podobnou tělesnou hmotnost bez ohledu na pořadí líhnutí (Hildebrandt & Schaub 2017).

Podle „**predační hypotézy**“ ("predation hypothesis") je asynchronní líhnutí adaptací na větší riziko predace (Hussel 1972). Na kamerovém záznamu hnízda sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*), které bylo napadeno polární liškou (*Alopex lagopus*), bylo vidět, že 8-10 dní stará mláďata se dokázala přemístit do výklenku v hnízdní dutině a přežít, zatímco nejmladší a nejméně vyvinuté mládě nepřežilo (Hussel 1972). Asynchronní líhnutí tedy snižuje riziko ztráty všech potomků v důsledku predace.

Další hypotéza je „**pojistná hypotéza**“ („insurance hypothesis“), kdy samice snese jedno nebo dvě vejce navíc jako pojistku, kdyby přišla o to první. To můžeme vidět u některých dravců, kde mládě, které se vylíhlo první často dostává větší množství potravy než mladší sourozenci. Během let, kdy je málo potravy mohou hladovějící mláďata sloužit jako potrava pro dříve vylíhnuté sourozence (Stison 1979).

Poslední hypotézou je „**hypotéza snížení maximální zátěže**“ ("peak load reduction hypothesis"). Podle této hypotézy je asynchronní líhnutí mláďat pro ptáky výhodné z hlediska rozložení nároků na potravu jednotlivých potomků. Celkové množství potravy, které musí rodiče za den přinést mláďatům je tak menší, než kdyby byla mláďata stejně stará (Hussell 1972).

6 Doba hnízdní péče

Doba hnízdní péče je období od vylíhnutí mláďat po jejich vylétnutí z hnízda. Výchova mláďat patří mezi energeticky nejnáročnější období v ptačím životě. Mláďata některých druhů nemají po vylíhnutí plně vyvinutou endotermii a rodiče je tak musí zahřívát. Dalším úkolem rodičů je ochrana mláďat před predátory a vlivy počasí jako je prudké sluneční záření nebo déšť. U některých druhů musí rodiče obstarávat potravu a krmit mláďata, která si potravu nedokáží ještě sehnat sama. Rodiče nejsou vždy schopny dodávat dostatek potravy všem mláďatům, což způsobuje rivalitu mezi mláďaty (Gill & Prum 2019).

Podle fyzického stavu vospělosti mláděte a jeho závislosti na rodičích můžeme ptačí mláďata rozlišovat na krmivá a nekrmivá. Krmivá (altriciální, nidikolní) mláďata vypadají, jako by se vylíhla předčasně. Jsou nahá, slepá, bezmocná a zcela závislá na rodičích (Gill & Prum 2019). Mláďata mají nadměrně vyvinutou trávicí soustavu, a naopak nedostatečně vyvinutou nervovou soustavu, smyslové orgány, orgány pohybu a nedostatečně účinnou termoregulaci. Vyžadují tak krmení a zahřívání od rodičů (Gaisler & Zima 2018). Taková mláďata mají například pěvci (Passeriformes), datlovní (Picidae), kolibříkovití (Trochilidae), holubovití (Apodidae), papouškovití (Psittacoidea) a ledňáčkovití (Alcedinidae). Nekrmivá (prekociální, nidifugní) mláďata opouštějí hnízdo brzy po narození a následují své rodiče. Jsou schopna si sama sehnat potravu a regulovat svou tělesnou teplotu (Gill & Prum 2019). Nekrmiví ptáci oproti krmivým kladou více vajec, která jsou relativně větší velikosti, jejich zárodečný vývoj trvá déle a často hnízdí na zemi. Rodiče mláďata pouze vodí, zahřívají a chrání (Gaisler & Zima 2018). Mezi nekrmivé druhy patří například kachnovití (Anatidae), pštrosovití (Struthionidae) a kiviovití (Apterygidae). Kromě altriciálních a prekociálních mláďat existují ještě další mezi kategorie. Superprekociální mláďata, mezi které patří například kachna černohlavá (*Heteronetta atricapilla*), jsou zcela nezávislá. Suprekociální mláďata okamžitě opouští hnízdo a následují své rodiče, kterými jsou krmena. Suprekociální mláďata mají například potápkovití (Podicipedidae) a jeřábovití (Gruidae). Semiprekociální mláďata jsou schopna pohybu, regulace své tělesné teploty, ale zůstávají na hnízdě, kde jsou krmena rodiči. Tento typ mláďat mají například rackovití (Laridae), buňňákovití (Procellariidae) a tučňáci (Sphenisciformes). Semialtriciální mláďata jsou schopna fyzicky opustit hnízdo několik hodin po vylíhnutí, ale zůstávají v hnízdě. Semialtriciální mláďata mají například volavkovití (Ardeidae), jestřábovití (Accipitridae) a albatrosovití (Diomedidae; Gill & Prum 2019).

6.1 Faktory ovlivňující hnízdní péče

Doba hnízdní péče (délka pobytu mláďat na hnízdě) vykazuje mezi jednotlivými druhy velké rozdíly. Nejdelší dobu hnízdní péče trvající 303 dní, má albatros stěhovavý (*Diomedea exulans*), zatímco u malých pěvců bývá období hnízdní péče dlouhé okolo 10-12 dní (Gill & Prum 2019).

Hlavními faktory, které ovlivňují variabilitu v délce hnízdní péče jsou: predace, dostupnost potravy, velikost mláďat, klimatické podmínky, hnízdní parazitismus a parazité mláďat (Cruz & Cruz 1990; Martin & Li 1992; Durant et al. 2006; Remeš 2006; Killpack & Krasov 2012).

Predace

Jedním z hlavních faktorů určující délku mláděcí periody je predace. Altriciální mláďata, která jsou pod větším predačním tlakem rostou rychleji. Rychlejší růst umožňuje mláďatům dříve opustit hnízdo a vyhnout se tak hrozícímu nebezpečí (Remeš & Martin 2002). Mláďata, která jsou vystavena predačnímu tlaku mohou urychlit proces dosažení úplné endotermie a růst křídel, což mláďatům umožní dříve opustit hnízdo (Cheng & Martin 2012).

Dostupnost potravy a růst mláďat

Rychlost růstu mláďat je ovlivněna kvalitou a množstvím potravy, ročním obdobím, stanovištěm a klimatickými podmínkami. Altriciální mláďata rostou třikrát až čtyřikrát rychleji než prekociální. Mláďata rostou zpočátku pomalu, pak se rychlost růstu zvyšuje a hmotnost rychle přibývá. Mláďata velkých druhů ptáků rostou rychleji než mláďata menších druhů (Gill & Prum 2019). U altriciálních druhů je rychlost růstu a velikost mláďat ovlivněna asynchronností líhnutí, která způsobuje hierarchii mezi mláďaty. U vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) měla dříve vylíhnutá mláďata ve věku 4 dní větší velikost a delší primární letky než jejich později vylíhlí sourozenci (Bitton et al. 2006). Mláďata s delšími křídly opouští hnízdo dříve než jejich sourozenci s kratšími křídly (Michaud & Leonard 2000).

Při nedostatku potravy mohou mláďata zpomalit nebo pozastavit svůj růst. Dalším způsobem, kterým se mláďata mohou vyrovnat s nedostatkem potravy, je upřednostňování růstu těch tělních částí, které jsou potřebné pro přežití a vylétnutí z hnízda (Killpack & Krasov 2012). Například mláďata rybáka velkozobého (*Hydroprogne caspia*) při nedostatku potravy mohou zpomalit strukturální růst o 37–52 %, oproti mláďatům, která mají dostatek potravy (Lyons & Roby 2011). U dudků chocholatých (*Upupa epops*) samci při krmení většinou nevstupují do hnízdní dutiny, to dává výhodu konkurenčně schopnějším mláďatům, která jsou blíže ke vchodu do hnízda získat více potravy. Samice naopak krmí mláďata rovnoměrně, a dokonce vykazují tendenci přednostně poskytovat potravu hladovým a menším mláďatům (Ryser et al. 2016).

Klimatické podmínky

Množství potravy může být ovlivněno klimatickými podmínkami. Teplota a salinita moře ovlivňuje nepřímo množství sledů, kterými se živí například papuchalkové severní (*Fratercula arctica*). S větší dostupností potravy se snižuje období, které mláďata tráví v hnízdě (Durant et al. 2006). U buňňáků tmavohřbetých (*Pterodroma phaeopygia*) hnízdicích na Galapágách rostla mláďata pomaleji a měla delší hnízdní období během El Niño – Jižní oscilace (ENSO). Delší hnízdní období a pomalejší růst byly pravděpodobně způsobeny nižší energií

dostupné pro růst v důsledku nízké produktivity oceánů a nedostatku potravních zdrojů během ENSO (Cruz & Cruz 1990).

Hnízdní parazitismus

Délku období hnízdní péče ovlivňuje také hnízdní parazitismus. S vyšší mírou hnízdního parazitismu se zvyšuje rychlost růstu hostitelských mláďat, která se tak snaží získat konkurenční výhodu nad mláďaty hnízdních parazitů. Rychlejší růst hostitelských mláďat zkracuje období hnízdění a umožňuje mláďatům dříve opustit hnízdo (Remeš 2006). Mláďata některých parazitických druhů kukačkovitých (Cuculidae) a medozvěstkovitých (Indicatoridae) zabíjí hostitelská mláďata brzy po vylíhnutí. Mláďata vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) se vyvíjejí v hnízdě společně s mláďaty hostitele. Líhnou se však dříve a bývají větší, což jim dává konkurenční výhodu při získávání potravy od rodičů. S větší velikostí mláďat parazitujícího druhu roste úmrtnost mláďat hostitele (Kilner 2003; Lichtenstein & Sealy 1998).

Výskyt parazitů

Bize et al. (2003) ve své práci zkoumali vliv parazitů na růst mláďat rorýse velkého (*Tachymarptis melba*). Experimentálně byl v hnízdech buď zvýšen nebo snížen výskyt ptakotrudky rorýsí (*Crataerina pallida*). Mláďata z hnízd, ve kterých byl zvýšen počet parazitů měla zpočátku pomalejší růst křídel. To zapříčinilo delší hnízdní období. Tato mláďata opouštěla hnízdo o 3 dny později než mláďata z hnízd, ve kterých byl snížen počet parazitů. V důsledku delšího hnízdního období však měla podobnou velikost.

Nadmořská výška

Délka období hnízdní péče může být ovlivněna také nadmořskou výškou. To bylo pozorováno například u břehule říční (*Riparia riparia*). populace hnízdící ve vyšší nadmořské výšce na severovýchodní tibetské náhorní plošině měli delší období hnízdní péče než ptáci z populace hnízdící v nížinách v Severní Americe. Kromě delšího období hnízdní péče se ptáci hnízdící ve vyšší nadmořské výšce lišili také pozdějším začátkem hnízdění, větší velikostí vajec a hnízdních tunelů (Li et al. 2016).

6.2 Vylétnutí z hnízda

Doba hnízdní péče je zakončena ve chvíli, kdy mláďata opustí hnízdo. Načasování vylétnutí z hnízda může být ovlivněno vývojem mláďat, chováním rodičů a sourozeneckými interakcemi (Michaud & Leonard 2000). Opuštěním hnízda se mladí ptáci vystavují vysokému riziku úmrtí v důsledku predace a hladovění. Šance na přežití roste s jejich fyzickým stavem. Ten je ovlivněný dostupností potravy, kvalitou rodičovské péče, počtem sourozenců, se kterými o rodičovskou péči soutěží a načasováním odchodu z hnízda (Gill & Prum 2019). U altriciálních druhů opouštějí mláďata hnízdo obvykle jen několik hodin po sobě i přesto, že mladší mláďata nejsou dostatečně vyvinutá (Bowers et al. 2013). Existuje několik hypotéz, které se snaží vysvětlit mechanismus ukončení hnízdní péče. Některé předpokládají že o ukončení rozhodují mláďata a jiné připisují hlavní úlohu rodičům.

Podle **hypotézy o rodičovské manipulaci** („parental manipulation hypothesis“) je vylétávání mláďat iniciováno změnou chování rodičů (Matysiová & Grim 2005). Mezi tyto změny v chování patří snížení intenzity krmení (Arroyo et al. 2002), zvýšení agrese vůči mláďatům (Ficken 2002) nebo lákání mláďat z hnízda pomocí potravy (Michaud & Leonard 2000).

Podle **hypotézy o prahové velikosti** („threshold size hypothesis“) mláďata opouští hnízdo po dosažení určité velikosti, kdy je pro ně výhodnější hnízdo opustit než v něm setrvat. Tato situace může nastat například pokud je riziko predace nižší mimo hnízdo než v něm. U pěvců často dochází k asynchronnímu líhnutí, které je příčinou věkové a velikostní hierarchie mezi mláďaty v hnízdě. Podle této hypotézy mláďata, která se vylíhnou jako první iniciují vylétnutí z hnízda při dosažení určité prahové velikosti (Johnson et al. 2004). Nejstarší a nejvíce konkurenceschopná mláďata opouštěla jako první hnízdo například u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*; Matysiová & Grim 2005) nebo u salašníka horského (*Sialia currucoides*; Johnson et al. 2013b).

Podle hypotézy o **kompetici mezi mláďaty** („nestling competition hypothesis“), kterou navrhl Lemel (1989) je vylétnutí iniciováno nejméně konkurenčně schopným mládětem, pro které je výhodnější, když si potravu opatří samo mimo hnízdo nebo ji získá od rodičů, kteří při krmení upřednostňují již vylétnutá mláďata (Johnson et al. 2004).

Freed (1988) navrhl **hypotézu o příbuzenské selekci** („kin selection hypothesis“), která je založena na předpokladu, že nejstarší a nejlépe vyvinuté mládě může zpomalit začátek vylétávání, čím zvýší svoji inkluzivní fitness a zároveň dá svým sourozencům více času dospět a zvětší tak jejich šanci na přežití (Johnson et al. 2004). Tato hypotéza byla testována například u střízlíků zahradních (*Troglodytes aedon*), kdy mláďata, která byla od sebe věkově více vzdálená měla delší hnízdní období než mláďata, která si byla věkově blíže. Po manipulaci s mláďaty, kdy byla 4denní mláďata přidána do hnízda s jednodenními mláďaty, zpozdila starší mláďata vylétnutí, dokud mladší mláďata nebyla stejně stará jako ta v nemanipulovaných hnízdech. To podporuje hypotézu, že starší mláďata před opuštěním hnízda čekají, až jejich mladší sourozenci dosáhnou určité prahové velikosti. Alternativní vysvětlení toho to chování by však také mohlo být, že starší mláďata oddalují opuštění hnízda, aby mohla déle dostávat potravu od svých rodičů (Bowers et al. 2013).

7 Období pohnízdni péče

Pohnízdni péče je období od prvního vylétnutí mláďat z hnízda do rozpadu rodinných vazeb. Během tohoto období jsou mláďata zcela nebo částečně závislá na potravě získané od svých rodičů. Mláďata si v této fázi vývoje rozvíjí dovednosti potřebné k získání potravy, které jsou nezbytné pro jejich přežití (Weathers & Sullivan 1989). Přežití mláďat po vylétnutí z hnízda je ovlivněno stanovištěm, ročními a sezónními změnami prostředí a fyzickým stavem mláďat. Hlavní příčinou úmrtnosti mláďat po vylétnutí je predace (Naef-Daenzer & Gruebler 2016). Kromě dovedností potřebných k získání potravy se mláďata učí i další dovednosti jako je komunikace prostřednictvím sociálních interakcí, vyhýbání se predátorům nebo zpěv (Gill & Prum 2019). Mláďata migrujících druhů musí během tohoto období získat dostatečné zásoby potřebné ke zvládnutí migrační cesty (Wood et al. 1998).

7.1 Faktory ovlivňující délku pohnízdni péče

Délka této periody je druhově variabilní, například u mláďat orlů bělohlavých trvá 4-11 týdnů (Wood et al. 1990), u luňce šedého (*Elanus caeruleus*) okolo 34 dní (Bustamante 1993a) a u orla skalního (*Aquila chrysaetos*) v průměru 50 dní (McIntyre & Collopy 2006). Obecně lze říci, že u většiny pěvců zůstávají mláďata s rodiči po dobu dvou až tří týdnů. V tropech to může být i 10 až 23 týdnů (Gill & Prum 2019). U malých sokolů a jestřábů trvá postfledging perioda 2-3 týdny, u velkých luňáků a kání je to 5-10 týdnů a u velkých orlů a supů může trvat až několik měsíců (Newton 1979 cit. podle Wood et al. 1998). Jedním z faktorů ovlivňující délku této periody je počet vajec ve snůšce, kdy druhy s větší velikostí snůšky mají delší období pohnízdni péče (Arroyo et al. 2002).

Dostupnost potravních zdrojů

Délka pohnízdni péče může být ovlivněna dostupností potravy. K osamostatnění mláďat může dojít, když je pro ně výhodnější obstarávat si vlastní potravu samostatně, než-li o ni žadonit (Davies 1976). Nedostatek potravních zdrojů může u některých ptáků prodloužit dobu, po kterou jsou mláďata závislá na rodičích (Arroyo et al. 2002). Dodatečné přidání potravy u některých druhů změnilo délku pohnízdni péče (Bustamante 1994; Vergara et al. 2010), naopak u jiných neměl tento fakt žádný vliv (Kenward & Ward 2003). U mláďat poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) byla doba trvání pohnízdni péče ovlivněna tělesnou kondicí mláďat. Delší pohnízdni období bylo zaznamenáno u mláďat, která byla v lepší fyzické kondici. Množství potravy, kterou mláďata dostávala, se snižovala s velikostí mláďat. Mláďata, která vylétla z hnízda první dostávala více potravy než jejich sourozenci (Boileau & Bretagnolle 2014).

Zeměpisná šířka

U pěvců mívají delší období pohnízdni péče druhy hnízdící v tropických oblastech a na jižní polokouli oproti druhům hnízdících na severní polokouli (Russell 2000, Russell et al. 2004). To podporuje názor, že druhy z tropických oblastí a jižní polokoule mají „pomalejší“ životní cyklus, kdy vysoká míra přežití dospělých jedinců je spojena s menšími snůškami a delší pohnízdni péčí (Russell et al. 2004).

Náročnost dovedností, které se mládě musí naučit

Délka pohnízdni péče je ovlivněna dobou potřebnou k tomu, aby se mládě naučila dovednosti, které potřebují k nezávislosti. Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) mají jedno z nejdelších známých pohnízdni období. Mládě jsou krmena rodiči po dobu až deseti měsíců. Tento druh používá složité techniky k výrobě nástrojů a mláděatům trvá více než rok, než se je naučí ovládat stejně dobře jako dospělí ptáci (Hunt et al. 2012).

Kooperativní hnízdění

Langen (2000) porovnával délku inkubačního období a délku pohnízdni péče mezi druhy s kooperativním a nekooperativním chovem. Výsledky ukazují, že délka inkubace je v obou případech stejná, ale období pohnízdni péče je u druhů s kooperativním chovem delší. Kooperativní chov snižuje náklady na rodičovskou péči. Pomocníci můžou převzít starost o mláděata, zatímco rodiče si mohou odpočinout a zahájit další pokus o hnízdění.

Doba líhnutí

U některých druhů bylo zjištěno, že se období pohnízdni péče zkracuje s datem líhnutí. Kratší pohnízdni péči měla mláděata, která se vylíhla později v sezóně například u orla iberského (*Aquila adalberti*; Ferrer 1992), luňáka červeného (*Milvus milvus*; Bustamante 1993b) nebo u poštolky jižní (*Falco naumanni*; Bustamante and Negro 1994). U migrujícího druhu jako je například moták lužní (*Circus pygargus*) může tako zkrácené období pohnízdni péče souviset s nutkáním migrovat (Pomarol 1994; Amar et al. 2000).

8 Závěr

Rodičovská péče u ptáků je velmi variabilní. U většiny druhů se o potomstvo stará jak samice, tak i samec. Jsou však i druhy u kterých péči o potomstvo přebírá pouze jeden z rodičů. Přibližně u jednoho procenta ptačích druhů pomáhají s péčí o potomstvo i mladší příbuzní jedinci. Tito pomocníci pomáhají s ochranou hnízda a kmením mláďat, čímž nabírají potřebné zkušenosti, které využijí v budoucnu při odchovu vlastního potomstva. Kooperativní chov zvyšuje reprodukční úspěšnost a dovoluje ptákům odchovat více mláďat. Jsou i druhy, které praktikují tzv. hnízdní parazitismus, kdy péči o své potomstvo přenechávají jiným jedincům. Hnízdní parazitismus může být fakultativní, kdy samice o část vajec pečuje sama a část naklade do cizích hnízd. Druhým typem je obligátní hnízdní parazitismus, kdy samice klade všechna vejce do cizích hnízd a péče o vlastní potomstvo se tak vzdává úplně.

Počet vajec ve snůšce je ovlivněn počtem mláďat, která jsou ptáci schopné odchovat. Některé druhy jako například albatrosovití kladou jedno vejce, naopak hrabaví jich kladou, až osmnáct. Délka období kladení vajec je ovlivněna intervaly mezi snesením jednotlivých vajec. Délka těchto intervalů je druhově variabilní. Kratší intervaly zkracují hnízdní období, čímž snižují riziko predace a umožňují ptákům opětovné hnízdění v případě, že by o první snůšku přišly.

Délka inkubační periody je ovlivněna především velikostí vajec, predací, inkubační teplotou a inkubačním chováním rodičů. Větší vejce obecně vyžadují delší dobu inkubace. Vyšší inkubační teploty mohou urychlit embryonální vývoj a tím zkrátit dobu inkubace. Ptáci vystaveni většímu riziku predace minimalizují dobu, kterou tráví v hnízdě a jeho okolí, aby zabránila predaci hnízda. Ptáci tak tráví méně času zahříváním vajec, což může mít za následek prodloužení inkubační periody. Větší riziko predace také může zkrátit inkubační dobu u druhů s otevřeným hnízdem, ve kterém jsou vejce více vystavena predaci. Délka inkubace může být také zkrácena vyšší frekvencí, kterou samec krmí inkubující samici.

Doba hnízdní péče se liší podle toho, jestli jsou mláďata altriciální nebo prekociální. Mláďata altriciálních druhů jsou zcela závislá na rodičích. Vyžadují delší období rodičovské péče, jelikož se líhnou holá, slepá a bezmocná. Mláďata prekociálních druhů jsou naopak lépe vyvinutá a brzy po porodu jsou schopna opustit hnízdo a sama si i obstarat potravu. Mezi hlavní faktory ovlivňující délku mláděcí periody patří dostupnost potravy, rychlost růstu, predace a hnízdní parazitismus. Altriciální mláďata, která jsou pod větším predáčním tlakem urychlují svůj růst, což jim umožňuje dříve opustit hnízdo. Při nedostatku potravy mohou mláďata omezit nebo úplně pozastavit svůj růst. Mláďata, která sdílí hnízdo s mláďaty hnízdního parazita, můžou urychlit svůj vývoj, aby získala konkurenční výhodu. Rychlejší růst mláďat zkracuje jejich hnízdní období a umožňuje jim dříve opustit hnízdo.

Délka období pohnízdni péče je ovlivněna dostupností potravy a obtížností dovedností, které se mláďata musí naučit. Prodloužení období pohnízdni péče může být pro mláďata výhodné v období, kdy je nedostatek potravních zdrojů. Obecně je tato perioda kratší u menších druhů. Například u pěvců trvá dva až tři týdny, zatímco u velkých dravců trvá i několik měsíců. Při kooperativním chovu mohou krmení mláďat převzít pomocníci, což umožňuje mláďatům prodloužit dobu pohnízdni péče. Kratší období pohnízdni péče mají mláďata, která se vylíhla později v sezóně.

9 Seznam použité literatury

Allen, J. N. 1980. THE ECOLOGY AND BEHAVIOR OF THE LONG-BILLED CURLEW IN SOUTHEASTERN WASHINGTON. *Wildlife Monographs*, 73, pp 6-68.

Amar, A., Arroyo, B. E. & Bretagnolle, V. 2000. Post-fledging dependence and dispersal in hacked and wild Montagu's Harriers *Circus pygargus*. *Ibis*, 142, pp 21-28.

Arnold, T. W., Rohwer, F. C. & Armstrong, T. 1987. EGG VIABILITY, NEST PREDATION, AND THE ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF CLUTCH SIZE IN PRAIRIE DUCKS. *American Naturalist*, 130(5), pp 643-653.

Arroyo, B. E., De Cornulier, T. & Bretagnolle, V. 2002. Parental investment and parent-offspring conflicts during the postfledging period in Montagu's harriers. *Animal Behaviour*, 63, pp 235-244.

Auer, S. K., Bassar, R. D., Fontaine, J. J. & Martin, T. E. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical Montane forest in northwestern Argentina. *Condor*, 109(2), pp 321-333.

Austin, S. H., Robinson, W. D., Ellis, V. A., Robinson, T. R. & Ricklefs, R. E. 2019. Nest attendance by tropical and temperate passerine birds: Same constancy, different strategy. *Ecology and Evolution*, 9(23), pp 13555-13566.

Bitton, P. P., Dawson, R. D. & O'Brien, E. L. 2006. Influence of intraclutch egg-mass variation and hatching asynchrony on relative offspring performance within broods of an altricial bird. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 84(12), pp 1721-1726.

Bize, P., Roulin, A. & Richner, H. 2004. Parasitism, developmental plasticity and bilateral asymmetry of wing feathers in alpine swift, *Apus melba*, nestlings. *Oikos*, 106(2), pp 317-323.

Blanco, G., Martinez-Padilla, J., Davila, J. A., Serrano, D. & Vinuela, J. 2003. First evidence of sex differences in the duration of avian embryonic period: consequences for sibling competition in sexually dimorphic birds. *Behavioral Ecology*, 14(5), pp 702-706.

Boileau, N. & Bretagnolle, V. 2014. POST-FLEDGING DEPENDENCE PERIOD IN THE EURASIAN KESTREL (*FALCO TINNUNCULUS*) IN WESTERN FRANCE. *Journal of Raptor Research*, 48, pp 248-256.

Bowers, E. K., Sakaluk, S. K. & Thompson, C. F. 2013. Sibling Cooperation Influences the Age of Nest Leaving in an Altricial Bird. *American Naturalist*, 181(6), pp 775-786.

Bryant, D. M. 1975. BREEDING BIOLOGY OF HOUSE MARTINS *DELICHON-URBICA* IN RELATION TO AERIAL INSECT ABUNDANCE. *Ibis*, 117(2), pp 180-214.

Bustamante, J. 1993a. THE POSTFLEDGING DEPENDENCE PERIOD OF THE BLACK-SHOULDERED KITE (*ELANUS CAERULEUS*). *Journal of Raptor Research*, 27(4), pp 185-190.

- Bustamante, J. 1993b. POSTFLEDGING DEPENDENCE PERIOD AND DEVELOPMENT OF FLIGHT AND HUNTING BEHAVIOR IN THE RED KITE MILVUS MILVUS. *Bird Study*, 40, pp 181-188.
- Bustamante, J. 1994. Family break-up in black and red kites *Milvus migrans* and *M. milvus*: is time of independence an offspring decision? *Ibis*, 136, pp 176–184.
- Bustamante, J. & Negro, J. J. 1994. THE POSTFLEDGING DEPENDENCE PERIOD OF THE LESSER KESTREL (*FALCO-NAUMANNI*) IN SOUTHWESTERN SPAIN. *Journal of Raptor Research*, 28, pp 158-163.
- Caldwell, P. J. & Cornwell, G. W. 1975. Incubation Behavior and Temperatures of the Mallard Duck. *The Auk*, 92(4), pp 706-731.
- Cheng, Y. R. & Martin, T. E. 2012. Nest Predation Risk and Growth Strategies of Passerine Species: Grow Fast or Develop Traits to Escape Risk? *American Naturalist*, 180(3), pp 285-295.
- Clark, A. B. & Wilson, D. S. 1981. AVIAN BREEDING ADAPTATIONS – HATCHING ASYNCHRONY, BROOD REDUCTION, AND NEST FAILURE. *Quarterly Review of Biology*, 56(3), pp 253-277.
- Conway, C. J. & Martin, T. E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54(2), pp 670-685.
- Cook, M. I., Beissinger, S. R., Toranzos, G. A. & Arendt, W. J. 2005. Incubation reduces microbial growth on eggshells and the opportunity for trans-shell infection. *Ecology Letters*, 8(5), pp 532-537.
- Cooke, F., Findlay, C. S. & Rockwell, R. F. 1984. RECRUITMENT AND THE TIMING OF REPRODUCTION IN LESSER SNOW GEESE (*CHEN-CAERULESCENS-CAERULESCENS*). *Auk*, 101(3), pp 451-458.
- Cooper, C. B., Hochachka, W. M., Butcher, G. & Dhondt, A. A. Seasonal and Latitudinal Trends in Clutch Size: Thermal Constraints during Laying and Incubation. 86(8), pp 2018-2031.
- Cruz, J. B. & Cruz, F. 1990. EFFECT OF EL-NINO SOUTHERN OSCILLATION CONDITIONS ON NESTLING GROWTH-RATE IN THE DARK-RUMPED PETREL. *Condor*, 92(1), pp 160-165.
- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R., & Meijer, T. 1989. Food supply and the annual timing of avian reproduction. In *19th International Ornithological Congress, Ottawa, Canada*, 1, pp. 392-407.
- David, J. T. H. 1972. Factors Affecting Clutch Size in Arctic Passerines. *Ecological Monographs*, 42(3), pp 317-364.
- Davies, N. B. Parental Care and the Transition to Independent Feeding in the Young Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*). 59(3/4), pp 280-295.
- Deeming DC, & Reynolds SJ. 2015. Nests, Eggs, and Incubation New Ideas about Avian Reproduction. *Avian Biology Research*.

- Durant, J. M., Anker-Nilssen, T. & Stenseth, N. C. 2006. Ocean climate prior to breeding affects the duration of the nestling period in the Atlantic puffin. *Biology Letters*, 2(4), pp 628-631.
- Ehrlich, P. R., Dobkin D. S. and Wheye, D. I. 1998. Variation in Clutch Sizes. In: *Birds of Stanford* [online]. [cit. 3. 4. 2023]. Dostupné z: https://web.stanford.edu/group/stanfordbirds/text/essays/Variation_in_Clutch.html
- Ferrer, M. 1992. REGULATION OF THE PERIOD OF POSTFLEDGING DEPENDENCE IN THE SPANISH IMPERIAL EAGLE AQUILA-ADALBERTI. *Ibis*, 134, pp 128-133.
- Ficken, M. S. 2002. Parent-offspring conflict in blue-throated hummingbirds. *Southwestern Naturalist*, 47(1), pp 118-121.
- Fontaine, J. J. & Martin, T. E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4), pp 428-434.
- Freed, L. A. 1988. FORCED FLEDGING – AN INVESTIGATION OF THE LENGTHY NESTLING PERIOD OF TROPICAL HOUSE WRENS. *National Geographic Research*, 4(3), pp 395-407.
- Gaisler, J. & Zima, J., 2018. *Zoologie obratlovců* Vydání 3., přepracované., Praha: Academia.
- Geffen, E. & Yom-Tov, Y. 2000. Are Incubation and Fledging Periods Longer in the Tropics? *British Ecological Society*, 69(1), pp 59-73.
- Gill, F.B., Prum, R.O. & Robinson, S.K. 2019. *Ornithology* Fourth edition., New York: W.H. Freeman, Macmillan Learning.
- Gillette, S. M., Klehr, A. L. & Murphy, M. T. 2021. Variation in incubation length and hatching asynchrony in Eastern Kingbirds: Weather eclipses female effects. *Ornithology*, 138(3), pp 15.
- Goth, A. & Booth, D. T. 2005. Temperature-dependent sex ratio in a bird. *Biology Letters*, 1(1), pp 31-33.
- Haftorn, S. 1978. EGG-LAYING AND REGULATION OF EGG TEMPERATURE DURING INCUBATION IN GOLDCREST REGULUS-REGULUS. *Ornis Scandinavica*, 9(1), pp 2-21.
- Hanzák, J. & Hudec, K., 1974. Světem zvířat. Díl 2. Část 1, Ptáci 2. přeprac. a dopl. vyd., Praha: Albatros
- Higgott, C. G., Evans, K. L. & Hatchwell, B. J. 2020. Incubation in a Temperate Passerine: Do Environmental Conditions Affect Incubation Period Duration and Hatching Success? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, pp 542179
- Hildebrandt, B. & Schaub, M. 2018. The effects of hatching asynchrony on growth and mortality patterns in Eurasian Hoopoe *Upupa epops* nestlings. *Ibis*, 160(1), pp 145-157.

- Hipfner, J.M., Gorman, K.B., Vos, R.A. et al. 2010. Evolution of embryonic developmental period in the marine bird families Alcidae and Spheniscidae: roles for nutrition and predation? *BMC evolutionary biology*, 10(6), pp 179
- Hockey, P. 2007. Who's your daddy? Mating strategies in birds. *Africa – Birds & Birding*, vol. 12, no. 6 [online]. Africa geographic pp. 32-39. Dostupné z: http://www.fitzpatrick.uct.ac.za/sites/default/files/image_tool/images/275/Publications/PDF_Archive/Africa_Birds_And_Birding/Volume_Index/Volume_12/ABB12%286%2932-39.pdf.
- Howe, H. F. 1978. Initial Investment, Clutch Size, and Brood Reduction in the Common Grackle (*Quiscalus Quiscula* L.). *Ecology*, 59(6), pp 1109-1122.
- Hunt, G. R., Holzhaider, J. C. & Gray, R. D. 2012. Prolonged Parental Feeding in Tool-Using New Caledonian Crows. *Ethology*, 118(5), pp 423-430.
- Hussell, D. J. T. 1972. FACTORS AFFECTING CLUTCH SIZE IN ARCTIC PASSERINES. *Ecological Monographs*, 42(3), pp 317-+.
- Johnson, L. S., Hebert, R. M., Napolillo, F. M. & Allen, A. 2013b. The process of fledging in the Mountain Bluebird. *Journal of Field Ornithology*, 84(4), pp 367-376.
- Johnson, L. S., Napolillo, F. M., Kozlovsky, D. Y., Hebert, R. M. & Allen, A. 2013a. Variation in incubation effort during egg laying in the Mountain Bluebirds and its association with hatching asynchrony. *Journal of Field Ornithology*, 84(3), pp 242-254.
- Johnson, L. S., Rauch, R. L. & Dellone, S. N. 2004. The process and causes of fledging in a cavity-nesting passerine bird, the house wren (*Troglodytes aedon*). *Ethology*, 110(9), pp 693-705.
- Kennedy, P. L. & Ward, J. M. 2003. Effects of experimental food supplementation on movements of juvenile northern goshawks (*Accipiter gentilis atricapillus*). *Oecologia*, 134(2), pp 284-291.
- Killpack, T. L. & Karasov, W. H. 2012. Growth and development of house sparrows (*Passer domesticus*) in response to chronic food restriction throughout the nestling period. *Journal of Experimental Biology*, 215(11), pp 1806-1815.
- Kilner, R. M. 2003. How selfish is a cowbird nestling? *Animal Behaviour*, 66, pp 569-576.
- Lack, D. 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers, *AIBS Bulletin*, 5(1), pp 12.
- Lack, D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds, *The Auk*, 86 (4), pp 774–777.
- Lack, D., and E. Lack. 1951. The breeding biology of the Swift *Apus apus*. *Ibis*, 93(4), pp 501–546

- Langen, T. A. (2000). Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds, *Behavioral Ecology*, 11(4), pp 367–377.
- Lemel, J. 1989. BODY-MASS DEPENDENT FLEDGING ORDER IN THE GREAT TIT. *Auk*, 106(3), pp 490-492.
- Li, S. B., Guo, C. & Zhang, G. Y. 2016. Nesting ecology of Tibetan Sand Martins *Riparia riparia*, with special reference to cooperative breeding. *Ornithological Science*, 15(2), pp 227-233.
- Lichtenstein, G. & Sealy, S. G. 1998. Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic brown-headed cowbird chicks in yellow warbler nests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265(1392), pp 249-254.
- Lislevand, T. & Thomas, G. H. 2006. Limited male incubation ability and the evolution of egg size in shorebirds. *Biology Letters*, 2(2), pp 206-208.
- Lyon, B. E. & Montgomerie, R. D. 1985. INCUBATION FEEDING IN SNOW BUNTINGS – FEMALE MANIPULATION OR INDIRECT MALE PARENTAL CARE. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(3), pp 279-284.
- Lyons, D. E. & Roby, D. D. 2011. Validating growth and development of a seabird as an indicator of food availability: captive-reared Caspian Tern chicks fed ad libitum and restricted diets. *Journal of Field Ornithology*, 82(1), pp 88-100.
- Maccoll, A. D. C. & Hatchwell, B. J. 2004. Determinants of lifetime fitness in a cooperative breeder, the long-tailed tit *Aegithalos caudatus*. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), pp 1137-1148.
- MacLeod, K. J., Brekke, P., Ewen, J. G. & Thorogood, R. 2016. Minutes matter: brief hatching asynchrony adversely affects late-hatched hihi nestlings, but not life beyond the nest. *Animal Behaviour*, 119, pp 111-118.
- Martin, T. E. 1995. AVIAN LIFE-HISTORY EVOLUTION IN RELATION TO NEST SITES, NEST PREDATION, AND FOOD. *Ecological Monographs*, 65(1), pp 101-127.
- Martin, T. E., Auer, S. K., Bassar, R. D., Niklison, A. M. & Lloyd, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61(11), pp 2558-2569.
- Martin, T. E. & Li, P. J. 1992. LIFE-HISTORY TRAITS OF OPEN-NESTING VS CAVITY-NESTING BIRDS. *Ecology*, 73(2), pp 579-592.
- Matysioková, B., Cockburn, A. & Remeš, V. 2011. Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. *Animal Behaviour*, 82(6), pp 1347-1356.

- Matysioková, B. & Grim, T. 2005. Kdo určuje délku hnízdní péče u otevřeně hnízdících pěvců: rodiče nebo potomci? [online]. Dostupné z: <http://www.cso.cz/wpimages/other/sylvia41-3Matysiokova.pdf>
- McIntyre, C. L. & Collopy, M. W. 2006. Postfledging dependence period of migratory golden eagles (*Aquila chrysaetos*) in Denali National Park and preserve, Alaska. *Auk*, 123(3), pp 877-884.
- Meiri, S. & Yom-Tov, Y. 2004. Ontogeny of large birds: Migrants do it faster. *Condor*, 106(3), pp 540-548.
- Michaud, T. & Leonard, M. 2000. The role of development, parental behavior, and nestmate competition in fledging of nestling Tree Swallows. *Auk*, 117(4), pp 996-1002.
- Milonoff, M. 1989. CAN NEST PREDATION LIMIT CLUTCH SIZE IN PRECOICIAL BIRDS. *Oikos*, 55(3), pp 424-427.
- Muck, C. & Nager, R. G. 2006. The effect of laying and hatching order on the timing and asynchrony of hatching. *Animal Behaviour*, 7, pp 885-892.
- Myrberget, S. 1984. Population dynamics of willow grouse *Lagopus lagopus* on an island in north Norway. *FAUNA NORVEGICA, SER. C.*, 7(2), pp 95-105.
- Naef-Daenzer, B. & Gruebler, M. U. 2016. Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *Journal of Field Ornithology*, 87(3), pp 227-250.
- Nilsson, J. A. & Smith, H. G. 1988. INCUBATION FEEDING AS A MALE TACTIC FOR EARLY HATCHING. *Animal Behaviour*, 36, pp 641-647.
- Nilsson, J. A. & Svensson, E. 1993. THE FREQUENCY AND TIMING OF LAYING GAPS. *Ornis Scandinavica*, 24(2), pp 122-126.
- Pomarol, M. 1994. RELEASING MONTAGU HARRIER (*CIRCUS-PYGARGUS*) BY THE METHOD OF HACKING. *Journal of Raptor Research*, 28, pp 19-22.
- Remeš, V. 2006. Growth strategies of passerine birds are related to brood parasitism by the brown-headed cowbird (*Molothrus ater*). *Evolution*, 60(8), pp 1692-1700.
- Remeš, V. & Martin, T. E. 2002. Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution*, 56(12), pp 2505-2518.
- Ricklefs, R. E. & Brawn, J. 2013. Nest attentiveness in several Neotropical suboscine passerine birds with long incubation periods. *Journal of Ornithology*, 154(1), pp 145-154.
- Ricklefs, R. E. & Smeraski, C. A. 1983. VARIATION IN INCUBATION PERIOD WITHIN A POPULATION OF THE EUROPEAN STARLING. *Auk*, 100(4), pp 926-931.

- Robinson, W. D., Austin, S. H., Robinson, T. R. & Ricklefs, R. E. 2014. Incubation temperature does not explain variation in the embryo development periods in a sample of Neotropical passerine birds. *Journal of Ornithology*, 155(1), pp 45-51.
- Rowe, K. M. C. & Weatherhead, P. J. 2009. A THIRD INCUBATION TACTIC: DELAYED INCUBATION BY AMERICAN ROBINS (*TURDUS MIGRATORIUS*). *Auk*, 126(1), pp 141-146.
- Royle, N. J., Kölliker M. and Smiseth P. T. 2012. *The Evolution of Parental Care*. 1st edition Oxford: Oxford University Press, 356 p.
- Russell, E. M. 2000. Avian Life Histories: Is Extended Parental Care the Southern Secret? *Emu – Austral Ornithology*, 100(5), pp 377-399.
- Russell, E. M., Yom-Tov, Y. & Geffen, E. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behavioral Ecology*, 15(5), pp 831-838.
- Ryser, S., Guilloid, N., Bottini, C., Arlettaz, R. & Jacot, A. 2016. Sex-specific food provisioning patterns by parents in the asynchronously hatching European hoopoe. *Animal Behaviour*, 117, pp 15-20.
- Sanz, J. J. 1996. Effect of food availability on incubation period in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Auk*, 113(1), pp 249-253.
- Sharp, P. J. 1983. Hypothalamic control of gonadotrophin secretion in birds. *Progress in nonmammalian brain research*, 3, pp 123-176.
- Schubert, C. A. & Cooke, F. 1993. EGG-LAYING INTERVALS IN THE LESSER SNOW GOOSE. *Wilson Bulletin*, 105(3), pp 414-426.
- Stinson, C. H. 1979. On the Selective Advantage of Fratricide in Raptors. *Evolution*, 33(4), pp 1219-1225.
- Tieleman, B. I., Williams, J. B. & Ricklefs, R. E. 2004. Nest Attentiveness and Egg Temperature Do Not Explain the Variation in Incubation Periods in Tropical Birds. *British Ecological Society*, 18(4), pp 571-577.
- Trivers, R. L. 1974. SOCIAL BEHAVIOUR OF MONKEYS – ROWELL, T. *American Journal of Physical Anthropology*, 41(1), pp 163-164.
- Vergara, P., Fargallo, J. A. & Martinez-Padilla, J. 2010. Reaching independence: food supply, parent quality, and offspring phenotypic characters in kestrels. *Behavioral Ecology*, 21(3), pp 507-512.
- Veselovský, Z., 2005. *Etologie: biologie chování zvířat*, Praha: Academia.
- Veselovský, Z., 2001. *Obecná ornitologie*, Praha: Academia.

- Watson, M. D., Robertson, G. J. & Cooke, F. 1993. EGG-LAYING TIME AND LAYING INTERVAL IN THE COMMON EIDER. *Condor*, 95(4), pp 869-878.
- Weathers, W. W. & Sullivan, K. A. 1989. JUVENILE FORAGING PROFICIENCY, PARENTAL EFFORT, AND AVIAN REPRODUCTIVE SUCCESS. *Ecological Monographs*, 59(3), pp 223-246.
- Wellicome, T. I. 2005. Hatching asynchrony in Burrowing Owls is influenced by clutch size and hatching success but not by food. *Oecologia*, 142(2), pp 326-334.
- Wiebe, K. L. & Martin, K. 1995. ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL-EFFECTS ON EGG-LAYING INTERVALS IN PTARMIGAN. *Condor*, 97(3), pp 708-717.
- Wood, P. B., Collopy, M. W. & Sekerak, C. M. 1998. Postfledging nest dependence period for bald eagles in Florida. *Journal of Wildlife Management*, 62(1), pp 333-339.
- Yom-Tov, Y. 2001. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis*, 143(1), pp 133-143.
- Yomtov, Y., Christie, M. I. & Iglesias, G. J. 1994. CLUTCH SIZE IN PASSERINES OF SOUTHERN SOUTH-AMERICA. *Condor*, 96(1), pp 170-177.
- Zimmermann, K. & Hipfner, J. M. 2007. Egg size, eggshell porosity, and incubation period in the marine bird family. *Auk*, 124(1), pp 307-315.