

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Milan Míka

Rodičovská péče u krokodýlů s důrazem na akustickou komunikaci mezi rodičem a mláďaty

Parental care in crocodylians with an emphasis on acoustic communication between parent
and young

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení

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

V Praze dne 30.4. 2024

Milan Míka

Abstrakt

Péče rodičů o potomstvo, zvaná také parentální péče, zahrnuje spoustu typů chování, který má za cíl zvýšit míru přežití potomků. Investice do tohoto chování je však v konfliktu mezi partnery, jelikož pro každého z rodičů by bylo výhodnější přenechat větší část parentální péče na tom druhém. Tím by snižoval náklady spojené s péčí a zároveň by zvyšoval svou úspěšnost přenosu genů díky potomkům.

Tato bakalářská práce se v první části zabývá parentální péčí několika vybranými skupinami živočichů. Popisuje v těchto skupinách nejčastější formy rodičovské péče a prostřednictvím jednotlivých příkladů poukazuje na složitější či neobvyklé formy a typy tohoto reprodukčního chování. Příklady jsou vybrány s přihlédnutím na menší či větší podobnost s rodičovskou péčí u krokodýlů.

V druhé části této práce se zaměřuji na řád Crocodylia, kde je rodičovská péče a akustická komunikace klíčovým prvkem reprodukčního chování a často na ní závisí životy krokodýlích mláďat. Poukazuji na podobnosti spojující krokodýly a jim nejpříbuznější ptáky (Aves). Důraz je kladen na analogii mezi krokodýly a ptáky a vlastním pozorováním navrhnout na možnosti ancestrálního chování jak pro samotný řád Crocodylia, tak pro celou skupinu Archosauria. Výsledkem práce je tabulka se všemi popsánymi druhy krokodýlů, jejich rodičovské chování a pohlaví vykonávající péči o potomstvo.

Klíčová slova: Rodičovská péče, parentální péče, krokodýli, Crocodylia, akustická komunikace, rodiče, mláďata

Abstract

Parental care for offspring encompasses a variety of behaviors aimed at increasing the offspring's survival rate. However, as the care of the offspring requires a lot of energy it raises a conflict between the parents. It would be more advantageous for each parent to leave a larger portion of parental care to the other.

This would reduce the costs associated with care while increasing the success of gene transmission through offspring. This bachelor thesis describes parental care in several selected groups of animals. It reports the most common forms of parental care in these groups and, through individual examples, points out more complex or unusual forms and types of reproductive behavior. Examples are selected with consideration of similarities or differences with parental care in crocodiles.

In the second part of this work, I focus on the order of Crocodylia, where parental care and acoustic communication are key elements of reproductive behavior and often determine the lives of crocodile offspring. I highlight similarities between crocodiles and their closest relatives, birds (Aves). Emphasis is placed on the analogy between crocodiles and birds and my observations suggest possibilities of ancestral behavior for the order Crocodylia and the entire group Archosauria. The result of the work is a table with all described species of crocodiles, their parental behavior, and the gender performing care for offspring.

Keywords: Parental care, crocodiles, Crocodylia, acoustic communication, parents, offspring

Obsah

| | |
|---|-----------|
| 1. ÚVOD | 1 |
| 2. RODIČOVSKÁ PÉČE | 2 |
| 2.1. RODIČOVSKÁ PÉČE U RYB (OSTEICHTHYES) | 3 |
| 2.2. RODIČOVSKÁ PÉČE U OBOJŽIVELNÍKŮ (AMPHIBIA)..... | 5 |
| 2.3. RODIČOVSKÁ PÉČE U PLAZŮ (REPTILIA)..... | 6 |
| 2.3.1. Rodičovská péče u želv (Testudines)..... | 6 |
| 2.3.2. Rodičovská péče u šupinatých plazů (Squamata) | 7 |
| 2.4. RODIČOVSKÁ PÉČE U PTÁKŮ (AVES)..... | 8 |
| 2.4.1. Otcovská péče..... | 9 |
| 2.4.2. Biparentální péče..... | 9 |
| 2.4.3. Maternální péče..... | 10 |
| 2.4.4. Kooperativní hnízdění | 10 |
| 2.5. RODIČOVSKÁ PÉČE U SAVCŮ (MAMMALIA) | 10 |
| 3. CHARAKTERISTIKA ŘÁDU CROCODYLIA | 12 |
| 3.1. ROZMNOŽOVÁNÍ..... | 14 |
| 3.2. INKUBACE VAJEC | 15 |
| 3.3. SOCIÁLNÍ USPOŘÁDÁNÍ | 16 |
| 3.4. PROMISKUITA | 17 |
| 3.5. INTERAKCE MEZI SAMCEM A SAMICÍ V DOBĚ ROZMNOŽOVÁNÍ, NÁMLUVY A PÁŘENÍ | 18 |
| 3.6. RODIČOVSKÁ PÉČE U KROKODÝLŮ..... | 19 |
| 3.6.1. Snůšky a jejich ukládání do hnízda..... | 19 |
| 3.6.2. Výběr místa k hnízdění..... | 21 |
| 3.6.3. Obrana a péče o hnízdo | 22 |
| 3.6.4. Líhnutí mláďat..... | 23 |
| 3.6.5. Akustická komunikace mláďat před vylíhnutím | 23 |
| 3.6.6. Samotná parentální péče..... | 24 |
| 3.6.7. Péče po vylíhnutí..... | 25 |

| | | |
|------|---|----|
| 3.7. | PŘEHLED VYBRANÝCH ASPEKTŮ PARENTÁLNÍ PÉČE POMOCÍ VYHLEDANÉ LITERATURY | 27 |
| 4. | DISKUSE A ZÁVĚR | 29 |
| 5. | SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY | 31 |
| 5.1. | SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY V TABULCE 1. | 38 |
| | PŘÍLOHA | 41 |

1. Úvod

Parentální péče je definována jako jakékoli chování rodičů, které zvyšuje zdatnost potomků. Zároveň však toto chování vyžaduje velké energetické úsilí a náklady rodičů, které snižují pravděpodobnost jejich vlastního přežívání nebo omezují další příležitosti k rozmnožování. Rodičovská péče se u většiny zvířat, včetně většiny bezobratlých, vyskytuje pouze v minimálním zastoupení (Royle et al., 2012). Obvykle je spojena jen s předáním žloutku jako zdroj počáteční výživy či výživu embrya přes placentu. U některých živočichů mohou jedinci investovat do rodičovského chování značné úsilí, aby zvýšili šanci na přežití svým potomkům (Royle et al., 2012). Rodičovská péče může zahrnovat spoustu vzorců chování, počínaje výběrem vhodného partnera (Møller & Thornhill, 1998) přes výživu embrya, kojení, ochranou před predátorem a parazity až po předávání zkušeností. Jsou méně známé příklady rodičovské péče u bezobratlých, ryb, obojživelníků a plazů (Royle et al., 2012). Nejznámější a nejlépe popsanou rodičovskou péčí však můžeme nalézt u savců (Gubernick, 1981) a ptáků (Mock, 2022). Poslední zmiňovaní jsou pro zkoumání a pochopení, nejen rodičovské péče, velice důležitým vzhledem k jejich blízké příbuznosti s krokodýly (obrázek 1). Přičemž sesterskou skupinu k ptákům s krokodýly tvoří nejspíše želvy (Chiari et al., 2012). Pro tuto práci jsem nicméně vyhledával literaturu, která mimo jiného našla či hledá podobnosti spíše mezi krokodýly a ptáky s vzhledem k jejich bližší příbuznost.

V bakalářské práci se pokusím nejdříve popsat parentální péči obecně. Následně nejčastěji se vyskytující péči o potomstvo u vybraných skupin živočichů. Ale také najít atypické příklady parentální péče v rámci těchto skupin. Ve všech skupinách najít podobnosti s reprodukčním chováním krokodýlů, jako je například akustická komunikace mezi potomkem a rodičem, akustické projevy při námluvách, tvorba a ochrana hnízd nebo přítomnost vícenásobné paternity.

V druhé části této práce se zaměřuji, pomocí dostupné literatury, na stručný popis řádu Crocodylia a především v popisu parentální péče a chováním s ní spojeném. Se zaměřením na akustickou komunikaci, která je velice důležitá v celém reprodukčním chování krokodýlů. Proto by akustika měla více, či méně provázet celou tuto část bakalářské práce. Jako jeden z hlavních cílů, je pak vytvořit ucelený pohled na reprodukční chování krokodýlů. Vyhledat přítomné chování jednotlivých druhů krokodýlů ve vybraných typech rodičovského chování.

2. Rodičovská péče

Rodičovská péče je neoddelitelným aspektem reprodukčního chování u mnoha skupin živočichů, kdy jeden nebo oba rodiče aktivně usilují o zvýšení šancí na růst a přežití svých potomků (Klug & Bonsall, 2010). Často za cenu vlastního růstu nebo i přežití (Alonso-Alvarez & Velando, 2012). Způsob rodičovské péče o potomstvo je určován rovnováhou mezi výhodami ke zlepšení přežívání potomků a energetickými náklady rodičů, které snižují pravděpodobnost jejich vlastního přežívání nebo omezují další příležitost k rozmnožování (Gaisler & Zima, 2007). Diverzita parentální péče se odráží v konfliktu mezi přínosem a náklady nutnými na tento typ chování. To určuje, zda a v jaké míře se rodičovská péče vyskytuje a zda ji poskytuje jedno nebo obě pohlaví (Alonso-Alvarez & Velando, 2012). Dříve rozšířený názor, že rodičovská investice je nutně závislá na míře (intenzitě) sexuálního výběru (Kirkpatrick, 1985), je dnes spíše vyvrácena (Klug et al., 2010). Porozumění rodičovské péči recentních skupin je také velice důležité pro pochopení evoluční strategie jejich předků.

Elementární formou rodičovské péče je předávání energie a živin do vajíček (embrya), čímž samice zvyšuje fitness potomka (Shapira, 2008). Nicméně už výběr vhodného partnera ke spáření je určitou formou rodičovské péče, která obvykle zvyšuje biologickou zdatnost potomstva (Kokko & Jennions, 2008). Také obhajoba teritoria s nejlepšími zdroji nezvyšuje fitness pouze samotným rodičům, ale může ho zvyšovat i jejich potomkům (Bales et al., 2000). Obhajování teritoria často souvisí i s další formou rodičovského chování, a to výběrem vhodného místa k porodu, naklazení vajec či stavby hnízda. Výběr vhodného místa snižuje šanci na predaci, oslabení či uhynutí důsledkem ekologických podmínek či napadením parazity. Po porodu či vylíhnutí může také zajistit přístup k vhodnému prostředí s úkryty před predátory a přístupem ke zdroji potravy a vody. Dá se sem zařadit i hloubení či stavba hnízda, které je taktéž formou rodičovské péče a stejně jako výběr vhodného místa pro porod, zvyšuje fitness potomků (Soler et al., 1998; Murray et al., 2020).

Péče o vejíčka a jejich ochrana je nejběžněji rozšířená péče o potomstvo u bezobratlých (Trumbo, 2012), ryb (Gross & Sargent, 1985) a obojživelníků (Furness & Capellini, 2019). Poskytuje ochranu před ekologickými vlivy, predátory, parazity či patogeny. Může zahrnovat zvyšování fitness prostřednictvím zahřívání, jako je tomu u ptáků či u některých plazů, nebo například okysličování jiker, které nalezneme u některých ryb. Svá vejíčka či potomky

mohou také dospělci nosit na sobě, k čemuž mívají často vyvinuté speciální útvary nebo je mohou ukrývat například ve své tlamě (Berra et al., 2007; Longrie et al., 2013).

Viviparie, též živorodost je forma rodičovské péče v podobě zadržení vajíček v reprodukčním ústrojí samic. Najdeme ji u bezobratlých, ryb, obojživelníků, šupinatých plazů, savců, ale zcela chybí u krokodýlů, ptáků a želv (Tinkle, 1977; Recknagel et al., 2021). Viviparie je nejlepší způsob ochrany potomků, před nepříznivými ekologickými podmínkami a predátory (Whittington et al., 2022). Výživa embrya má různé formy. Při lecitotrofii je embryo vyživováno pouze žloutkem, což znamená že matky musí investovat veškeré zdroje ještě před oplodněním. Oproti tomu matrotrofní druhy vyživují embryo žloutkem minimálně a samice mohou své zdroje investovat postupně (Blackburn, 1992).

Péče po vylíhnutí či narození taktéž zvyšuje fitness potomstva. Postnatální péče je obvykle spojena s konkrétní hrozbou jako jsou predátoři nebo neschopností potomstva si obstarat potravu či tekutiny (Royle et al., 2012). Nejextrémnější péči o mláďata nalezneme u bezobratlých, kde se může objevovat matrofágie. U pavoukovce cedivky domovní (*Amaurobius ferox*), se mláďata nejprve živí nevylíhlými vejci svých sourozenců. Zdokumentované je i následné pozření vlastní matky (Kim et al., 2000). Potomci mohou být ukrýváni v hnízdech, či se přesouvat s dospělci. Pro tento typ péče jsou mláďata nebo i dospělci často fyziologicky a někdy i anatomicky adaptováni (Negreiros et al., 2011).

Péče i po úplném výživovém osamostatnění nalezneme především u savců (Evans & Harris, 2008; Robbins et al., 2016). Může se jednat o pomoc při zvyšování sociálního postavení či šance na spáření. Rodičovská péče zvyšuje poměr přeživších a vylepšuje životaschopnost následující generace.

2.1. Rodičovská péče u ryb (Osteichthyes)

U většiny druhů ryb je rodičovská péče velice omezená, zvláště u druhů produkujících velký počet jiker (Gross & Sargent, 1985), jako například treska obecná (*Gadus morhua*), která vyprodukuje najednou až 9 milionu jiker. Její parentální péče je často omezena pouze na vyhledání vhodného místa pro tření (Rowe et al., 2008). Odhaduje se, že až 77 % ryb nevykazuje téměř žádnou rodičovskou péči (Benun Sutton & Wilson, 2019). Vzhledem k množství druhů a jejich rozmanitosti však i tak nalezneme u ryb celou řadu typů.

V některých případech i značně složitou, kdy se na tomto chování může podílet jedno nebo i obě pohlaví.

Nejčastější rodičovská péče u ryb zahrnuje výběr vhodného místa pro tření, stavba a někdy i udržování hnízda či ochranu jiker nebo i mladého potěru. U druhů, které produkují větší počty jiker bývá rodičovská péče méně složitá a ojedinělá, vzhledem k větší šanci na přežití alespoň části potěru a výdeje energie nutného na ochranu či jinou formu rodičovské péče u velkého počtu jiker (Gross & Sargent, 1985; Rowe et al., 2008). Jikry jsou často přichycovány různými způsoby na kameny, rostliny, dřevo či jiné předměty ve vodě (Ciannelli et al., 2015). Hnízda u ryb mohou mít spoustu podob. Samci asijských sladkovodních ryb bojovnic pestrých (*Betta splendens*) vytváří pěnová hnízda u hladiny vody pomocí ústního sekretu a vzduchu. Vzduchové bublinky, které takto vytváří vymezují teritorium, okysličují jikry, a regulují jejich teplotu (Panijpan et al., 2017). Některé cichlidy vytvářejí na dně vodních ploch hnízdo posunutím kamínků a dalších předmětů do stran a kladou jikry do vzniklé jámy, čímž vytvoří mělké, lépe chránitelné hnízdo, které brání obvykle samečkům (Meijide & Guerrero, 2000). Samec koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) staví hnízdo z vodní vegetace, kterou slepuje pomocí sekretu produkovaného v ledvinách (Mori, 1987). Tilápie nilská (*Oreochromis niloticus*), jako i některé další cichlidy, projevuje akustickou aktivitu při námluvách. Po vytření chrání svoje jikry a následně i čerstvě vylíhlý plůdek v tlamě, kam je po oplodnění samcem sbírá samička a kde do spotřebování žloutkového vajíčka obvykle plůdek vyhledává úkryt (Longrie et al., 2013). U samce paprskoploutvé ryby *Kurtus gulliveri* se zas vyvinul kostěný háček spojený s kostí lebky, na něž jsou připojena pomocí vaječné membrány vajíčka (Berra et al., 2007). U samiček širohlavce bičocasého (*Platystacus cotylephorus*) v době rozmnožování měkne a houbovatí kůže na spodní straně těla, kam po oplodnění jikry samice zamačkává. Ty se tak jednotlivě usazují do kožních jamek ve kterých jsou připojena kotylefory (dočasnými výrůstky tkáně) do vylíhnutí (Wetzel et al., 1997). U mořských ryb rodu *Hippocampus*, známých též jako mořský koník se vajíčka vyvíjí uvnitř samčího vaku. Samec vajíčkům poskytuje po několik týdnů živinu a kyslík. Samice, která vajíčka do vajíček samce klade jich obvykle dokáže vyprodukovat více než se jich k jednomu samci vejde. Poměr pohlaví rodičů bývá vyrovnaný, dochází tedy k nedostatku samčích vajíček, a tak samečci jeví aktivní výběr partnera (Teixeira & Musick, 2001; Negreiros et al., 2011).

Obvykle nejsložitější rodičovskou péčí nalezneme u živorodých ryb. K oplodnění i vývoji mláďat dochází uvnitř samice. Jsou živena placentou žlutkového váčku. Mláďata se pak rodí jako malé kopie dospělců (Wourms, 1981). Vajíčka příbojovce hejnové (*Cymatogaster aggregata*) se oplodňují ve ovarialních folikulech, pak však putují do dutiny vaječnicků a následně jsou vyživována sekretem z vaječnicku. Také byla u této ryby prokázána vícenásobná paternita (LaBrecque et al., 2014). Nicméně vícenásobná paternita se u ryb vyskytuje běžně (Coleman & Jones, 2011). Viviparie se zdá být jako nejlepší ochrana pro mláďata, avšak naráží na zranitelnost v podobě malého počtu mláďat na jednu samici. Dá se tedy říci, že se jedná o nejvyšší úroveň rodičovské péče u ryb (Wourms, 1981).

2.2. Rodičovská péče u obojživelníků (Amphibia)

Rodičovská péče u obojživelníku je sice méně rozvinutá nežli u ptáků či savců, ale i zde nalézáme spoustu zajímavých vzorců parentálního chování. Mezi nejčastější a základní typy péče u obojživelníků se řadí péče o vajíčka a jejich přesouvání, péče a transport pulce, krmení pulců či vnitřní březost ve vejcovodu. Přičemž tuto péči mohou zajišťovat jak jedno, tak i obě pohlaví. Péče o vajíčka a vnitřní březost ve vejcovodu jsou jediné způsoby rodičovské péče známé pro cecíliovité (Caeciliidae) a mlokovité (Salamandridae). U žab (Anura) najdeme všechny vyjmenované typy rodičovského chování, a zpravidla také akustickou komunikaci při námluvách (Furness & Capellini, 2019).

Péče o vajíčka zahrnuje i výběr bezpečného místa pro jejich naklazení, např. tropická žába *Rhacophorus malabaricus* umísťuje vajíčka na větve či listy vegetace, které vyčnívají nad vodní hladinou. Pulci po vylíhnutí z vajíček spadnou do vody, kde projdou metamorfózou (Kadadevaru & Kanamadi, 2000). Jinou parentální péči mají v Japonsku endemické žáby *Rhacophorus schlegelii*, kde samec se samicí vyhrabou hnízdo v zemi nad vodní hladinou, samice začne z kloaky vypouštět s vajíčky bílou hmotu, kterou pomocí svých zadních nohou promíchává, do hmoty dostane vzduch a vytvoří zde vzduchové bubliny. To poskytuje vajíčkům dostatečné okysličení i vlhkost spolu s antibakteriální ochranou. Oba rodiče následně vytvoří únikovou chodbu spádově k vodní ploše. Pěnové hnízdo se postupně stává tekuté a při vytékání z hnízda dopravuje pulce do vody (Fukutani et al., 2020).

U pralesniček (*Dendobates*) například *Dendrobates auratus* je známo, že své pulce přenáší mezi vodními plochami v případě jejich vysychání, matky rodu *Dendrobates* mohou někdy i dokrmovat pulce neoplozenými vajíčky, po metamorfóze jsou pak opět matkou často přenášeny, tentokrát na větší vodní plochu, kde se samice obvykle zdržuje. Mláďata mohou někdy až do pohlavní dospělosti zůstat v přítomnosti matky a ostatních mláďat (Wells, 2024).

Živorodost u obojživelníků najdeme například u rodu *Salamandra*. Celý vývoj vajíčka probíhá v děložní dutině, ta funguje jako primitivní placenta. Živorodost si i zde bere svou daň v podobě mnohem menšího počtu mláďat. Mlok skvrnitý (*Salamandra salamandra*) rodí larvy do vody, které zde dokončují proměnu (Buckley et al., 2007) a podle studie Steinfartz et al. (2006) se i u tohoto druhu vyskytuje vícenásobná paternita.

2.3. Rodičovská péče u plazů (Reptilia)

2.3.1. Rodičovská péče u želv (Testudines)

Parentální péče u želv je poměrně omezená a většinou se spokojuje pouze s vyhledáním vhodného místa pro naklazení snůšky a zahlazení stop na povrchu půdy po kladení (Hughes & Brooks, 2006). Avšak i zde se najdou případy zajímavého a pokročilejšího rodičovského chování.

Želva floridská (*Pseudemys floridana*) ukládá svá vajíčka až do dvou dalších menších hnízd poblíž toho hlavního. To napomáhá k lepší ochraně vajíček před predátory i ekologickými faktory, které by jedno z hnízd mohly zničit (Aresco, 2004). U želv nalezneme také akustickou komunikaci při námluvách, ta je dobře popsána u některých evropských druhů (Sacchi et al., 2013). Želva mohutná (*Manouria emys*), největší asijská želva, jako jediná klade vajíčka do předem připraveného vyvýšeného hnízda, postaveného z listí a dalšího především organického materiálu z okolí. Hnízdo samice kontroluje a obvykle po celou dobu inkubace i brání před možnými predátory (Agha et al., 2013). Želva mohutná tedy svým rodičovským chováním může do jisté míry připomínat parentální péči u krokodýlů. Samice jihoamerické sladkovodní želvy tereky velké (*Podocnemis expansa*) nám paralelu ještě více připomenou. Samice tohoto druhu totiž zůstávají po naklazení vajec poblíž hnízdiště. Mláďata začínají vydávat zvuky už před líhnutím, avšak především krátce po vylíhnutí začínají po vstupu do vody svou akustickou aktivitu zvyšovat. Těmito zvuky jsou přitahovány zejména samice, které pak

mláďata následují při pravidelných přesunech do sezoně zaplavovaných lesů, kde je dostatek potravy (Ferrara et al., 2014). I přes tyto zajímavé a krokodýlům v některých aspektech velmi podobné chování, je obvykle rodičovská péče u želv mnohem méně rozvinutá než u většiny ostatních obratlovců.

2.3.2. Rodičovská péče u šupinatých plazů (Squamata)

Rodičovská péče u Squamata je obvykle poměrně málo rozvinutá a stejně jako u většiny želv končí po naklazení vajec a zahrabání snůšky (Greene et al., 2006; While et al., 2009). Přesto nalezneme zástupce se zajímavým a rozvinutějším parentálním chováním. Akustická komunikace nehraje obvykle u Squamata zásadní roli v reprodukčním chování, nicméně u gekonovitých (Gekkonidae) byla tato forma komunikace dobře popsána (Marcellini, 1977; Chen et al., 2016). Také hadi mohou akusticky komunikovat, nejčastěji se však jedná o agresivní či teritoriální chování (Young, 2003; Russell & Bauer, 2021).

U Squamata se často objevuje viviparie (Andrews & Mathies, 2000). V této skupině se vyvinulo několik typů placent závislých na různých složkách amniotických membrán (Weekes, 1935). Živorodé druhy rodí stejným způsobem jako savci, a tak pokud nedojde-li při porodu k protržení amniotických membrán, musí se z nich mláďata zpravidla dostat sama (Ferner & Mess, 2011). U vejcorodých Squamata se musí mláďata dostat přes poměrně pevnou skořápku. Pro tento účel jim slouží vaječný zub, který po několik dnech od vylíhnutí zaniká (Fons et al., 2020).

Scink pruhovaný (*Eumeces fasciatus*) svá vajíčka po naklazení chrání po dobu inkubace (5. až 6. týdnů). Vejce dokonce pravidelně obracejí a v případě přemístění opět vrací do hnízda. Hnízdo opouštějí jen po krátkou dobu, kdy odbíhají pro potravu (Vitt & Cooper, 1986). Mláďata chřestýšů arizonských (*Crotalus cerberus*) zůstávají v bezpečí doupěte samice do prvního svleku. Bylo pozorováno, jak mladí chřestýši následují v případě přesunu matku. U samic byla pozorovaná dokonce i aktivní obrana těchto mláďat (Amarello et al., 2011). Samice brazilských leguánek *Tropidurus semitaeniatus* hnízdí společně pod skalními výklenky (Vitt & Goldberg, 1983). Scinkové rodu *Egernia* dokáží pomocí pachů rozpoznat příbuzné jedince a některé druhy dokonce vytváří monogamní páry. Jiní však vytvářejí skupiny, někdy i nepříbuzných jedinců, kteří se mohou podílet na ochraně mláďat po porodu (Chapple, 2003). Krajty jihoafrické (*Python natalensis*) mají, na plazy, velice rozvinutou rodičovskou péči.

Samice po naklazení snůšky zůstává u vajec. Svá vajíčka ochraňuje a zahřívá svým tělem, které si nejdříve nahřeje poblíž doupěte na maximální možnou teplotu kolem 40 °C, což je teplota hraničící se selháním jejího metabolismu. Posléze se stočí okolo své snůšky a svým nahřátým tělem zvyšuje teplotu při inkubaci. Po vylíhnutí svá mláďata ještě 1 až 2 týdny stále zahřívá a chrání. Během celého rozmnožovacího cyklu samice nepřijímají potravu, což trvá někdy i více jak 6 měsíců (Alexander, 2018).

2.4. Rodičovská péče u ptáků (Aves)

Na rozdíl od savců, kde je, především z důvodu laktace, v naprosté většině rodičovská péče odkázaná na samici (Pond, 1977), je parentální péče u ptáků velice často rozdělena mnohem rovnoměrněji mezi obě pohlaví a někdy ji dokonce vykonávají pouze samci. To činí u ptáků monogamii mnohem běžnější než v jakékoli jiné třídě obratlovců (Ketterson & Nolan, 1994; Ar & YoM-Tov, 2024).

Parentální péče u ptáků je široká a také velmi proměnlivá. Do značné míry souvisí s mírou vývoje mláďat (nidikolní vs nidifugní) (Cockburn, 2006). Rodičovská péče u třídy Aves je tedy velice variabilní a může zahrnovat stavbu hnízda, zahřívání vajíček během inkubace, poskytování potravy po vylíhnutí, ale také ochranu mláďat před predátory či nepříznivými ekologickými faktory (Cockburn, 2006; Ar & YoM-Tov, 2024). Důležitým faktorem je i akustická komunikace, ať už při námluvách (Lengagne et al., 1999) či mezi potomkem a rodičem (Beecher et al., 1985; Draganoiu et al., 2006). Pochopení a prozkoumání rodičovské péče u ptáků je velice důležité i při studiu krokodýlů, vzhledem k jejich příbuznosti (obrázek 1).

Nidikolní mláďata jsou zcela odkázaná na pomoc rodičů. Líhnou se slepá, bez vlastní účinné termoregulace a nedokážou si sama obstarat potravu. Investice do jejich péče je tedy vysoká, a tak je zde rodičovská péče velice častá od obou pohlaví (Nice, 1957). Tento typ mláďat nalezneme například u pěvců (Passeriformes) (Peralta-Sánchez et al., 2020) nebo čápů (Ciconiiformes) (Tsachalidis et al., 2005).

Nidifugní mláďata se dokážou v určité míře žít sama, vidí a jsou lépe opeřena než nidikolní mláďata, a tak jsou po vylíhnutí mnohem méně závislá na pomoci rodičů.

Často zde najdeme parentální péči poskytovanou pouze jedním rodičem (Boos et al., 2007). Tento typ mláďat nalezneme například u vrubozobých (Anseriformes) (Boos et al., 2011) či běžců (Paleognathae) (Patodkar et al., 2009).

2.4.1. Otcovská péče

U ptáků je otcovská péče zřejmě původní druh rodičovské péče (Wesolowski, 1994). Důležitým faktorem tohoto typu chování je obvykle skutečnost, aby si by samec jistý, že se stará o svoje vlastní potomstvo. To bývá zajištěno obhajobou samčího teritoria (Wesolowski, 1994). Otcovská péče je charakteristickým znakem běžců (Paleognathae) (Tullberg et al., 2002) s výjimkou u pštrosovitých (Struthionidae), kam se řadí pštros dvouprstý (*Struthio camelus*) s biparentální péčí (Kennou Sebei & Bergaoui, 2009). Příklad otcovské péče můžeme najít u nandu pampového (*Rhea americana*), kde se samice ve skupinkách přesouvají mezi teritorii jednotlivých samců a páří se s nimi. Po naklazení vajec putují samice dále. Samec vejce zahřívá a po vylíhnutí se o mláďata stará až do věku šesti měsíců (Fernández & Rebores, 2003).

Kiviovití (Apterygidae) žijí v monogamních trvalých párech. Hnízdí v norách či dutinách a často se o inkubaci vajec stará i samec (Taborsky & Taborsky, 1999).

Specifickou parentální péči nalezneme u australského hrabavého ptáka tabona lesního (*Alectura lathamii*), kde samečci tohoto druhu staví obrovská hnízda v podobě hromady organického materiálu a zeminy, které obvykle staví několik týdnů a mohou na tuto hromadu nahrabat až několik tun materiálu. Samice kopulují s více samci a kladou svá vejčka do několika různých hnízd. Samci tabonů udržují uvnitř hnízda teplotu okolo 33 °C, a to po dobu celé inkubace (42-55 dní). Teplotu v hnízdě zaznamenávají pomocí speciálních buněk na zobáku a jazyku. Následně teplotu a vlhkost korigují pomocí odhrabávání, přidávání či promíchávání organického materiálu (Seymour & Bradford, 1992).

2.4.2. Biparentální péče

Typ rodičovské péče se zapojením obou pohlaví vznikl nejspíše z původní otcovské péče. Obvykle se jedná o silně závislá mláďata (nidikolní), kde by výpadek péče samce znamenal smrt celé snůšky. Proto se samice začala zdržovat poblíž hnízda a s péčí pomáhat. Biparentální péči mohly zapříčinit i další úskalí, ať už ekologické faktory či množství predátorů. Tento typ péče bývá spojen s monogamním chováním (Wesolowski, 1994). Zajímavým příkladem může být extrémní rozložení rodičovské péče u dvojjoborožce velkého (*Buceros bicornis*) hnízdícího v dutinách stromů, kde se samička „zazdí“ pomocí hmoty kterou tvoří pomocí kombinace slin,

okolního materiálu a svých výkalů. Poté naklade vajíčka a zůstává v hnízdě. V „zazděné“ dutině je ponechán pouze malý otvor, kterým se k vejším se samičkou nedostane většina predátorů. Tímto otvorem pak samec krmí partnerku a následně i potomky. Když mláďata dosáhnou věku osamostatnění, partneři otvor zvětší, aby se samice s potomky dostali ven (Kozłowski et al., 2015).

2.4.3. Maternální péče

Tento druh péče bývá spojován s polygynií, kdy se samec páří s více samicemi. Samec po spáření samici opouští a veškerá péče je na samici (Owens, 2002). Toto chování nalezneme například u dropů (Otidiformes) (Morales et al., 2002) či vrubozobých (Anseriformes) (Boos et al., 2011).

2.4.4. Kooperativní hnízdění

U tohoto typu rodičovské péče nalezneme tzv. ptačí pomocníky, kteří sice sami nezahnízdí, ale pomáhají s péčí o mláďata většinou příbuznému páru (Riehl, 2011) nebo pomocníky nepříbuzné k danému páru např. u sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*) (Riehl, 2013). Kooperativní hnízdění se, zdá být jako výhodou zejména pro lepší ochranu proti predátorům (Riehl, 2011), ale také výhodné při nedostatku potravy v okolí jako například u rybaříka jižního (*Ceryle rudis*) (Reyer, 1980).

2.5. Rodičovská péče u savců (Mammalia)

Rodičovská péče u savců je variabilní a do značné míry určená enviromentálními i genetickými faktory. Významně ovlivňuje šanci na přežití a reprodukční úspěch potomků (Rilling & Young, 2014; Zeveloff & Boyce, 2024). Základním znakem rodičovské péče u savců je tvorba mateřského mléka (Pond, 1977). Dalšími důležitými faktory jsou prodloužený vývoj mláďat, určitá nezávislost na vnějším prostředí a rozvoj dovedností formou učení (Uomini et al., 2020). To vše se podílí na evolučním úspěchu savců. Parentální péče obsahuje širokou škálu chování, od akustické komunikace při námluvách (Dudzinski et al., 2009), výběru partnera (Gage et al., 2002), gestační péče, přes laktaci až po často velice vyvinutou, dlouhotrvající péči

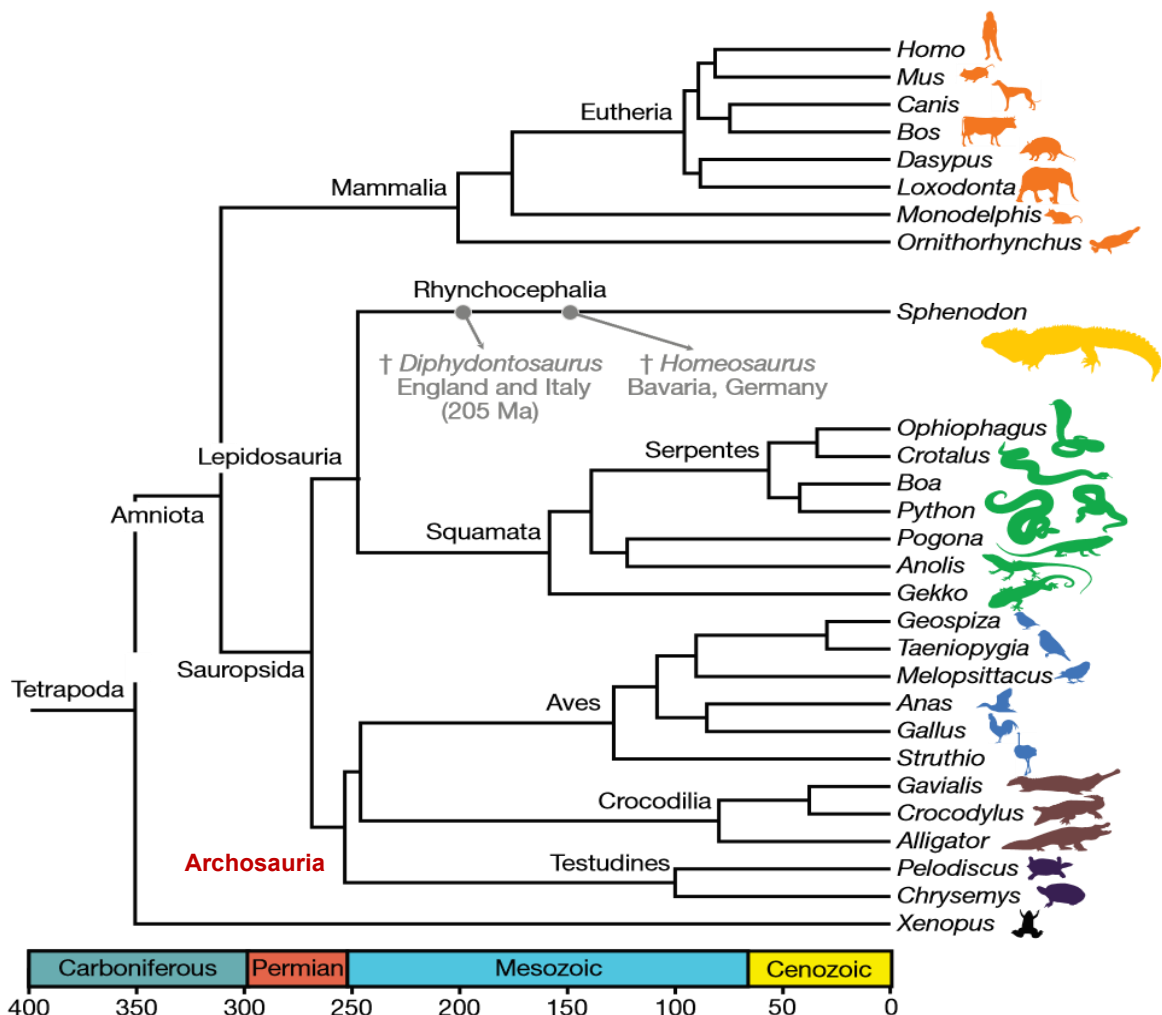
po narození (Ciannelli et al., 2015) spojenou i s akustickou komunikací mezi potomkem a rodičem (Dudzinski et al., 2009). A nalezneme u nich i vícenásobné otcovství, jako například u medvěda hnědého (*Ursus arctos*) nebo netopýra hnědého (*Eptesicus fuscus*) (Dobson et al., 2018). Vzhledem k tomu, že samice vkládá větší porci energie jak do vytváření pohlavních buněk, tak i do výživy mláďat v období gestace, jsou to obvykle samice, které si vybírají své partnery (Clutton-Brock & McAuliffe, 2009). Jen u zhruba 5 až 10 % savců je vyvinuta rodičovská péče u obou pohlaví (Woodroffe & Vincent, 1994).

U vačnatců probíhá vývoj embrya během březosti jen do fáze, kdy je mládě schopno přemístit se z urogenitálního otvoru do oblasti mléčné žlázy na břiše samice, kde dokončuje svůj vývoj pevně spojený ke struku po dobu nejméně jednoho měsíce. Okamžik, kdy mláďata vačnatců opouštějí vak, se nedá srovnávat se stavem po narození u placentálů (Eutheria), kvůli značným rozdílům v typech vaků u vačnatců i rodičovském chování. Stádium a čas, který můžeme nejlépe přirovnat k narození mláďete u placentálů je v okamžiku, kdy mláďata vačnatců dosáhnou osrstění a endotermie. Rodičovské chování samic je ovlivněno typem vaku. U některých druhů, najdeme redukované vaky. Tyto samice obvykle staví a ochraňují hnízda, kam ukládají mláďata (Bradshaw & Bradshaw, 2011; Edwards & Deakin, 2013).

U placentálních savců (Eutheria) jsou embrya vyživována přes placentu, která zajišťuje předávání živin, odčerpávání odpadních látek i výměnu plynů přes matku (Mess & Carter, 2006). Stupeň vývoje se mezi placentálními mláďaty velice liší. Můžeme zde najít prekociální, tedy zcela osrstěná mláďata s vyvinutým zrakem, endotermií a schopností se sami pohybovat na větší vzdálenosti, jako je tomu například u sudokopytníků (Artiodactyla) (Evans & Harris, 2008) či některých zajíců (Lagomorpha) (Schai-Braun et al., 2021). Tyto mláďata obvykle následují matku, a i když jsou obvykle schopna přijímat vlastní stravu, stále přijímají i mléko od samic, čímž posilují svůj imunitní systém (Kraus et al., 2005). Altriciální mláďata se rodí zcela odkázaná na pomoci rodičů či jiných dospělých jedinců. Tyto mláďata se rodí obvykle mnohem menší než ta prekociální. Jsou bez osrstění, vyvinutého zraku, endotermie či schopnosti se sami pohybovat na delší vzdálenosti (Hennemann, 1984). Mezi altriciální mláďata u Eutheria řadíme např. letouny (Chiroptera) (Eghbali & Sharifi, 2018) či šelmy (Carnivora) (Evans & Harris, 2008; Perry, 2024).

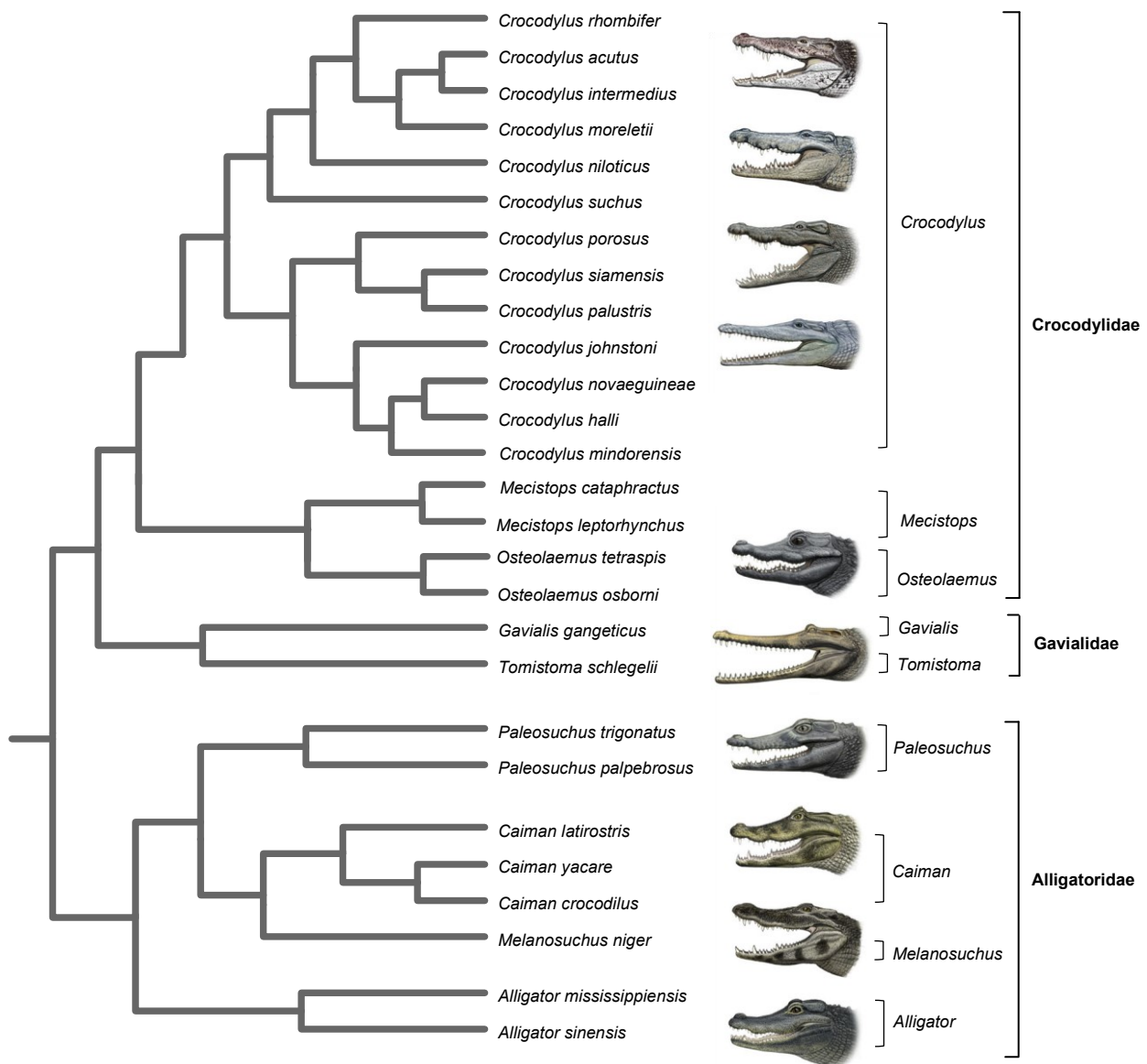
3. Charakteristika řádu Crocodylia

Krokodýli jsou spolu s ptáky a želvami potomci skupiny Archosauria. Jako takoví představují jediné přežívající příbuzné vyhynulých dinosaurů, thecodontů, pterosaurů a existujících ptáků a želv (Brusatte et al., 2010; Gemmell et al., 2020). Tito původně zřejmě suchozemští dlouhonozí tvorové měli během své zatím více jak 200 milionů let dlouhé existence spoustu podob, od několika desítek centimetrů dlouhých druhů až po téměř dvacetimetrové obry (Irmis et al., 2013).



Obrázek 1. Fylogenetický strom skupiny Tetrapoda s vyznačenou dobou v Ma (milionech let) a vybranými událostmi. První Archosauria jsou vyznačeni červeně. Převzato a upraveno (Gemmell et al., 2020).

Krokodýli se rozdělují do 3 recentních čeledí, a to Alligatoridae, Gavialidae a Crocodylidae. Podčeleď Caimaninae je řazena v současnosti do čeledi Alligatoridae. Do čeledi Gavialidae se řadí vedle rodu *Gavialis* s jediným recentním druhem *Gavialis gangeticus* a rod *Tomistoma* s taktéž posledním recentním druhem *Tomistoma schlegelii*. Druhově nejpočetnější je čeleď Crocodylidae. V těchto tří čeledích je 9 rodů s dohromady 27 druhů krokodýlů viz obrázek 2. Nicméně taxonomie není zcela vyřešená a dá se předpokládat, že bude brzy okolo 30 druhů krokodýlů (Brochu & Sumrall, 2020).



Obrázek 2. Fylogenetický strom rodu Crocodylia se všemi popsánymi druhy. Převzato a upraveno (Hekkala et al., 2021; P. Griffith et al., 2023).

Současní krokodýli jsou tropičtí a subtropičtí predátoři, kteří loví ze zálohy a pro zahájení lovu si vybírají většinou vodní prostředí, ve kterém jsou pro tento účel lépe přizpůsobení (Martin, 2008). Dorůstají maximálních velikostí, podle druhu a jednotlivých populací, od přibližně 1,2 m (Sanaiotti et al., 2010) až do více jak 6 metrů (Fukuda et al., 2013). Najdeme u nich pohlavní dimorfismus v podobě rozdílné délky těla dospělců, kdy samci dorůstají větších rozměrů (u některých druhů až dvojnásobku délky samice). Obvykle jsou také celkově robustnější (Ziegler & Olbort, 2007) a disponují pestřejší škálou nám pozorovaných akustických projevů (Vergne et al., 2009). Vyskytují se v tropických a subtropických pásmech Severní a Jižní Ameriky, Afriky, Asie a Austrálie, přičemž nejsevernější výskyt najdeme u čeledi Alligatoridae v rodu *Alligator* (Martin, 2008). Oba recentní druhy, aligátor čínský (*Alligator sinensis*) (Zhang et al., 2021) i aligátor severoamerický (*Alligator mississippiensis*) dokáží přežít chladné zimní období v tělesném metabolickém útlumu, kdy okolní teplota může klesnout i pod bod mrazu (Lee et al., 1997).

3.1. Rozmnožování

Všichni krokodýli mají vnitřní oplození pomocí nepárového kopulačního orgánu, kladou vajíčka a mají rozvinuté epigamní chování. Složitými námluvami, ale i anatomií se více podobají ptákům než ostatním plazům.

Rozmnožování probíhá u krokodýlů striktně ve vodě. Je sezónní a souvisí se změnou teplot, mírou srážek a světelnou periodou. Pohlavní dospělost u krokodýlů, stejně jako u mnohých jiných plazů, z velké části závisí spíše na velikosti nežli na věku (Thorbjarnarson, 2024). Obvyklý věk pohlavní dospělosti se v závislosti na druhu pohybuje v rozmezí 4. až 19. roka života, přičemž nejrychleji dospívají někteří zástupci kajmanů (Thorbjarnarson, 2024). Jedni z nejrychleji dospívajících druhů je kajman brýlový (*Caiman crocodilus*) dosahující v přírodě pohlavní zralosti mezi 4. a 10. rokem života (Magnusson et al., 1995). Naopak nejdelší dobu dospívání mají gaviálové a tomistomy, kteří dospívají mezi 15. až 19. roka života (Bezuijen et al., 2001; Chandamala & Paul, 2023).

Pohlavní dimorfismus není u většiny krokodýlů příliš nápadný. Druhotné pohlavní rozdíly jsou v podobě větší maximální velikosti těla, obvykle rychlejšího růstu a širší hlavy či kořene ocasu u samců, způsobené vnitropohlavní sexuální selekcí (Ziegler & Olbort, 2007). Samci bývají vůči ostatním dospělým samcům agresivní. Najdeme u nich složitou hierarchii,

kteřá je udržována a formována rozmanitým spektrem komunikace, ať už vizuálně, akusticky, feromonově či agresí (Thorbjarnarson, 2024). Velcí dospělí samci jsou většinou teritoriální, avšak samice se mohou u většiny druhů řádu Crocodylia vydávat v době rozmnožování na velké vzdálenosti a s kombinací tzv. potulných samců (solitérní samci v pohybu mezi oblastmi) a občasného přemísťování dominantních teritoriálních samců, dochází často k vícenásobné paternitě (Isberg, 2022).

Samci mají nepárový penis, který je po většinu času uschovaný v kloace (Thorbjarnarson, 2024). U gaviála indického (*Gavialis gangeticus*) se dospělý samec pozná podle výrůstku na špičce horní čelisti zvaný ghara. Ten slouží jako vizuální signalizace pohlavní dospělosti a rezonátor zvuku, který je zřejmě zvláště důležitý při námluvách (Hone et al., 2020). U dospělých aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*) lze rozeznat pohlaví dospělých jedinců podle barvy odrazu světla od očí. Oči samců odrážejí červenou barvu, zatímco oči samic a nedospělých jedinců odrážejí zelenou či modrozilutou barvu (Farris et al., 2021). Pohlaví se v zajetí nebo při odchytu nejčastěji zjišťuje pomocí palpáce či sondy zavedené do kloaky (Ciocan et al., 2020). Avšak, z vlastní zkušenosti, může velikost klitorisu u některých druhů jako je např. *Mecistops cathaphractus* způsobit chybné určení pohlaví, zvláště u mladých jedinců.

3.2. Inkubace vajec

Reprodukční strategie krokodýlů se více podobá ptákům nežli ostatním plazům. Matky vytvářejí hnízda na příznivých místech, které obvykle chrání, a někdy i průběžně kontrolují podmínky nutné k inkubaci, jako vlhkost či správnou teplotu (Murray et al., 2020). V případě nevyhovujícího stavu se mohou aktivně pokoušet podmínky zlepšit. Délka inkubace závisí na okolních podmínkách, zejména na teplotě. Inkubační doba se značně liší i mezi jednotlivými druhy (Webb & Cooper-Preston, 1989), kdy například u kajmana černého (*Melanosuchus niger*) byla zaznamenána doba inkubace vajec pouhých 42 dní (Caut et al., 2019), zatímco nejdelší inkubace bývá udávána u kajmana klínohlavého (*Paleosuchus triginatus*) s více jak 100 dny (Campos et al., 2022).

Pohlaví je u krokodýlů určeno teplotou v hnízdě, a to především mezi 7. až 21. dnem inkubace. Při teplotách okolo 34 °C se líhnou spíše samci, při nižších teplotách spíše samice. Nutno ještě podotknout, že při překročení 34 °C se opět začínají líhnout hlavně samice.

Nicméně při takových teplotách už dochází často k zastavení vývoje zárodku (Lang & Andrews, 1994). Z dosavadních prací vyplývá, že je reprodukční biologie v rámci řádu Crocodylia velmi konzervativní, a to i přes skutečnost, že jsou čeledi Crocodylidae a Alligatoridae od sebe odděleny minimálně od druhohor (Buffetaut, 1979). S přihlédnutím na podobnost reprodukční strategie s ptáky se zdá být jako pravděpodobná možnost interpretace této strategie i pro dinosaury. Avšak je zcela jisté spousta věcí, které zatím ještě o reprodukčním chování krokodýlů neznáme, vzhledem k náročnosti práce u velkých druhů krokodýlů a skrytému způsobu života některých z nich.

3.3. Sociální uspořádání

Krokodýlí populace mívají obvykle velice dobře danou hierarchii (Garrick & Lang, 1977). Umístění v hierarchii je u krokodýlů důležité a může dokonce ovlivnit jejich tělesnou teplotu, což má vliv i na jejich velikost a rychlost růstu (Seebacher & Grigg, 1997). Na vrcholu pyramidy je největší a nejzdatnější samec, který si obvykle obhájí svoje teritorium v podobě části řeky, jezera, bažiny apod. s nárokem i na pobřežní části. Ve svém teritoriu obvykle strpí pouze samice a nedospělé či výrazně menší samce, kteří mu projevují submisivní chování. Velcí dominantní samci kontrolují přístup k teritoriím s nejlepším přístupem k potravnímu zdroji a místům k vyhřívání (Garrick & Lang, 1977). Velikost teritoria se však může v závislosti na roční době, reprodukčním cyklu, dostupnosti a množství potravy či míst na slunění měnit a není výjimkou, že u některých druhů zejména v období sucha dochází k velké koncentraci jedinců na malém území, jako se stává např. u krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*) (Seebacher & Grigg, 1997; Behangana et al., 2017). Pak se může stát, že se velcí dominantní samci dostanou jen na několik metrů od sebe. Stejně jako v dobách, kdy měl každý z těchto samců mnohem větší teritorium se většinou případné setkání dvou samců omezí na akustickou, vizuální či feromonovou komunikaci a zastrašování, kdy jeden ze samců následně bez fyzického boje ustoupí. Pokud ani jeden samec nechce ustoupit, může dojít k soubojům. Vzhledem k obrovské síle těchto zvířat mohou takové potyčky skončit zraněním nebo i smrtí (Garrick & Lang, 1977)

Toto by obvykle ukazovalo na polygynní chování, nicméně to je u krokodýlů spíše vzácné, jelikož existují tzv. potulní samci, kteří proplouvají teritorii větších dominantních samců a pokud najdou příležitost spáří se se samicemi na těchto cizích teritoriích. Někdy i velcí

dominantní samci cestují na poměrně velké vzdálenosti, a to i přes jádrová teritoria jiných velkých samců (Campbell et al., 2013). Navíc také samice se často přemisťují mezi teritorii více samců, a tak je u krokodýlů velice častá vícenásobná paternita (Lance et al., 2009; Campbell et al., 2013).

U některých druhů krokodýlů můžeme v době rozmnožování nalézt na malém prostoru velké skupiny dospělých jedinců zahrnujících i více velkých samců např. u aligátora severoamerického (*Alligator mississippiensis*) (Dinets, 2010). Shrnutím by mohlo být, že sociální struktura u řádu Crocodylia je dynamická a proměnlivá s rozšířenou teritoriální obranou, hierarchií a komunikací, ať už vizuální, akustickou, feromonovou či hmatovou. Tyto aspekty jsou zcela zásadní pro přežití a reprodukční úspěch v této skupině živočichů (Thorbjarnarson, 2024).

3.4. Promiskuita

Promiskuita samic může fungovat jako ochrana proti infanticidě, což je velmi běžné zvláště u savců (Dobson et al., 2018). Dále to může být pojistka proti neplodnosti partnera, kdy se tak snižuje přítomnost neoplodněných vajec. Navíc promiskuita přináší zajištění dostatečné genetické variability. Výhodou promiskuitního chování může být také získání více potravních zdrojů (Boomsma, 2013). Vícenásobná paternita byla odhalena u různých druhů bezobratlých (*Armadillidium vulgare*) (Caubet et al., 2007), ryb (*Cymatogaster aggregata*) (LaBrecque et al., 2014), obojživelníků, (*Salamandrina perspicillata*) (Rovelli et al., 2015), želv (*Chrysemys picta*), Squamata (*Vipera berus*) (Stille et al., 1986), ptáků (kde se vícenásobné otcovství vyskytuje u více jak 75% testovaných druhů) (Griffith, 2010), krokodýlů (Edvardsson et al., 2007) a savců (u myší, medvědů, sudokopytníků) (Dobson et al., 2018).

Vícenásobná paternita je u krokodýlů běžná, zdá se, že se vyskytuje u všech druhů. Podle studie Lewis et al., (2013) prováděné na krokodýlech mořských (*Crocodylus porosus*) jak v přírodě, tak i v zajetí, se vícenásobné otcovství objevilo u 69% volně žijících krokodýlů a 38% krokodýlů chovaných na Edward River Crocodile Farm (North Queensland). V jedné snůšce se našla mláďata až od tří různých samců. To je velice zajímavé, vezmeme-li v úvahu silné teritoriální chování samců tohoto druhu. Nicméně se ukázalo, že samice navštěvují teritoria více samců, navíc i zde je třeba zohlednit aspekt potulných samců

(Campbell et al., 2013). Jde většinou o méně vzrostlé samce, kteří využijí každé možnosti ke spáření, přičemž při zpozorování překračování teritorií větších samců projevují submisivitu.

Velmi zajímavá je studie Lance et al., (2009), kde jsou uvedeny případy věrnosti aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*) ze strany samice v oblasti Rockefeller Wildlife Reserve v Louisianě. Sice zde bylo nalezeno vícenásobné otcovství u přibližně 50 % snůšek, které byly zkoumány, ale nalezeny byly také důkazy o věrnosti samic k jednomu partnerovi. Samci tuto věrnost nevykazovali a obvykle byli otci více snůšek téhož roku. U sedmi z deseti sledovaných samic byli otcové v několika sezonách stejní jedinci. Autoři vyvraceli možnost náhody tohoto jevu tím, že samci v této oblasti dosti cestovali, a to i na poměrně velké vzdálenosti. K tomu z relativní hustoty populace pohlavně dospělých samců a samic ve zkoumané oblasti vypočítali, že je jen velice malá pravděpodobnost náhodného opakovaného páření stejného páru. Navíc toto chování ještě více potvrzuje časté pozorování v zajetí, kdy některé samice opakovaně odmítají některé samce, avšak s jiným samcem proběhne páření úspěšně. Naskytuje se zde možnost výskytu aktivní volby partnera u samic (Oliveira et al., 2014; Zajdel et al., 2019; Hoog, 2023). To by tak zároveň poukazovalo na další podobnost s ptáky, kde je toto chování dobře popsáno (Johnson & Marzluff, 1990). Naproti tomu u plazů, až na ty monogamní, samičí volbu partnera nenajdeme (While et al., 2009). Výskyt vícenásobné paternity napříč krokodýlími druhy nasvědčuje tomu, že jde pravděpodobně o velice starou reprodukční strategii a vzhledem k většinovému zastoupení této strategie i u ptáků může jít o ancestrální vlastnost celé archosaurní linie.

3.5. Interakce mezi samcem a samicí v době rozmnožování, námluvy a páření

Námluvy a páření probíhá u všech krokodýlů ve vodě. Epigamní chování zahrnuje v prvním kroku především výraznou samičí vokalizaci (obvykle řev). K tomu se přidává plácání hlavou o vodu či vypouštění, pro nás neslyšitelných, vibrací SAV (sub-audible vibration), jako je tomu u aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*) u nichž dochází i k řevu v chóru. Chóry najdeme také u rodů *Melanosuchus* či *Caiman*. Řev v chóru se zdá být jako adaptace na život v bažinách, kdy tímto dochází ke svolávání dospělých jedinců připravených k páření na vhodná místa. Zároveň zřejmě funguje i jako ukázka samičí dominance (Garrick & Lang, 1977; Vergne et al., 2009).

V případě zájmu následuje přiblížení samice či samce. Často to bývá právě samice, kdo se první přiblíží. Poté nastává fáze pronásledování, kdy samice při odplavávání zvedá čelisti či celou hlavu nad vodu, čímž dává najevo submisivitu. Pokud toto zdárně proběhne, utvoří se pár a následují námluvy, které mohou trvat od několika minut po několik dní. Pár obvykle plave vedle sebe, často v kruzích. Dochází k častému taktilnímu kontaktu, zvláště k vzájemnému otírání hlav a krku, při kterém pravděpodobně dochází k přenosu feromonů přes mandibulární žlázy. Epigamní chování je doprovázeno velkou škálou dalších přidružených prvků chování, které se mohou lišit nejen mezidruhově ale i individuálně. Patří sem vypouštění bublin vzduchu z nozder, opakující se potápění a vynořování, hluboké výdechy z dutiny ústní. Často přitom opět dochází k různému pronásledování, kdy samice na chvíli poodplave stranou, ale ne příliš daleko, aby ji samec zase mohl rychle doplavit. Následně dochází k samotné kopulaci. Napříč druhy řádu Crocodylia je značná variabilita v epigamním chování, avšak hlavní struktura předkopulačního chování je u všech druhů zachována (Garrick & Lang, 1977).

Během zpracování odborné literatury jsem narazil na studie, kde autoři uvádí nepřítomnost slyšitelné akustické komunikace při námluvách *Tomistoma schlegelli* (Dinets, 2013; Murray et al., 2020). Nicméně mé vlastní pozorování se s těmito pracemi neshodovalo. Jakožto zaměstnanec krokodýlího zoo Protivín jsem jedno časně ráno pozoroval vydávání akustických zvuků, které vydával jak samec, tak samice těsně před pokusem o spáření. Zvuky bych přirovnal k ne příliš hlasitému krátkému chrochtání. Doprovázené byly typickým předkopulačním chováním, kdy docházelo k otírání čelistí a hlavy o druhého jedince, přibližování se těly a soudě ze chvění okolí i vydávání podprahových zvuků. Poté následoval pokus o spáření. Delší dobu jsem přemýšlel, zda může jít o zatím nepopsané reprodukční chování tomistom. Nakonec mi nověji vydaná literatura dala zapravdu a slyšitelná akustická komunikace při námluvách tomistom byla v roce 2022 vůbec poprvé popsána (Staniewicz et al., 2022).

3.6. Rodičovská péče u krokodýlů

3.6.1. Snůšky a jejich ukládání do hnízda

Většina krokodýlů staví mohylová hnízda složená především z organického materiálu (listí, tráva či větvičky). Volba materiálu závisí na tom, co je v dané oblasti k dispozici.

Mohyly jsou stavěné hlavně pomocí zadních nohou. Vegetaci mohou krokodýli odtrhávat pomocí čelistí a nosit i na poměrně velké vzdálenosti (Lutz & Dunbar-Cooper, 1984; López-Luna et al., 2011; Murray et al., 2020). Pokud v průběhu stavby hnízda něco nevyhovuje, či je samice vyrušena, může stavěné hnízdo opustit a nové začít stavět jinde (Somaweera & Shine, 2012). Mohylová hnízda staví nejčastěji druhy hnízdící v monzunovém období doprovázeném silnými dešťovými srážkami (Brazaitis & Watanabe, 2011). Avšak jsou druhy, které si s vytvářením hnízda až tolik práce nedělají a svá vejce zahrabávají do jámy, kterou vyhrabou a poté zasypou okolním půdním materiálem. Některé druhy mohou oba způsoby hnízdění kombinovat viz tabulka 1.

Samice klade obvykle v rychlém sledu hlenem obalená vejce do hnízda. Mezi vejci nebývá žádný další materiál, aby došlo k vytvoření vzduchové komory. Poté jsou vejce zahrnuta a hnízdo samicí upraveno, tak aby nebyly patrné stopy po hnízdní dutině (Reagan, 2000; Murray et al., 2020; Hall & Johnson, 2023)

Z jakého důvodu některé druhy vydávají energii a úsilí do stavby mohylových hnízd může být vysvětleno tím, že vyvýšená mohylová hnízda poskytují ochranu před vodou v období dešťů (Brazaitis & Watanabe, 2011). Stavba mohylových hnízd může mít také důvod ve snížení predace vajíček, jelikož tak mohou být hnízda oddělena od břehu vodní hladinou (Thorbjarnarson, 2024). Jednodušší hnízdění v podobě vyhloubení jámy v půdě může být způsobeno nedostatkem organického hnízdního materiálu jako je tomu například u gaviálů indických (*Gavialis gangeticus*), kteří zásadně pro své hnízdění hloubí jámy. V pobřežním okolí řek jejich výskytu se obvykle nenachází mnoho organického materiálu, a tak se zdá, že jim nic jiného, než vyhloubení jámy v písku nezbyvá (Khadka et al., 2020). Další vysvětlení menších investice do stavění hnízd může být společné hnízdění. Následně pak dochází ke společné a tím i efektivnější obraně hnízd, jako je tomu například u krokodýlů amerických (*Crocodylus acutus*), krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*) či krokodýlů Johnstonových (*Crocodylus johnsoni*). Avšak minimálně u posledního ze zmíněných lze toto chování vysvětlit i nedostatkem vhodných písčitých míst pro hnízdění v některých místech výskytu, jelikož si tento druh hnízda nechrání (Somaweera & Shine, 2012).

V literatuře existují i údaje o shlukování mohylových hnízd u aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*), které je pravděpodobně způsobeno ekologickými faktory jako sklon břehu, výška vegetace nebo vlhkost půdy (Reagan, 2000; Eversole & Henke, 2022)

Výhoda mohylových hnízd tkví v lepší ochraně před predátory (pokud jsou stavěna ve vodním sloupci) a ochranou před stoupající vodou (Hall & Johnson, 2023). Navíc je zde také zajištěna lepší výměna plynů (Grigg et al., 2010). Existují také druhy, které mohou stavět jak mohylová hnízda, tak i hloubit jámy, například krokodýl kubánský (*Crocodylus rhombifer*), krokodýl bahenní (*Crocodylus palustris*) či krokodýl orinocký (*Crocodylus intermedius*) viz tabulka 1. Zdá se, že tyto druhy hloubí primárně jámy. Pokud není v okolí vhodný substrát pro tvorbu jam, dokáží postavit mohylová hnízda. Důvod, proč některé druhy staví hnízda a jiné hrabají jámu tedy není zatím zcela objasněn. Vzhledem k tomu, že v závislosti na ekologických podmínkách mohou krokodýli tvořící primárně mohylová hnízda z nedostatku hnízdního materiálu tvořit jámy, zatím co primární hlubiči jam mohou při nevhodném substrátu tvořit mohyly, není typ hnízda fixní (Grigg & Kirshner, 2015).

3.6.2. Výběr místa k hnízdění

Krokodýli bezpochyby pečlivě vybírají, kde vytvoří hnízdo pro snášení vajec (Murray et al., 2020). Všechny druhy obvykle při hnízdění vyhledávají místa v blízkosti sladkovodních vod. U Alligatoridae by to dávalo smysl s přihlédnutím k tomu, že postrádají solné žlázy. Zajímavé je, že i druhy zvládající bez problému dlouhodobě žít ve slané vodě jako např. krokodýl mořský (*Crocodylus porosus*), se při hnízdění stahují ze slaných vod a hnízdí u zdroje sladké vody (Brazaitis & Watanabe, 2011). Krokodýli samozřejmě hledají nejlepší možné místo pro vytvoření hnízda. Pokud ale ideální místo nenajdou, vytvoří hnízdo na místě nejvíce se mu podobající. Krokodýl orinocký (*Crocodylus intermedius*) vytvářející jámy vyhrabe díru i ve skalnaté půdě, pokud není k dispozici písčité břeh. Pokud se samici zdá být skalnatá půda už příliš tvrdá, postaví pro snůšku mohylu (Thorbjarnarson & Hernandez, 1993; Kay, 2004). Hloubení tzv. zkušebních děr a opouštění nevhodných míst ke kladení je například dobře popsáno u krokodýlů Johnstonových (*Crocodylus johnsoni*). Opuštěné díry byly samicemi zřejmě vyhodnoceny jako špatný substrát či místo s nevhodnou teplotou či vlhkostí (Somaweera & Shine, 2012). Samice krokodýlů mohou za hnízděním urazit i velké vzdálenosti. Nemusí tedy zahnízdit vždy v domovském okrsku, jak bylo pozorováno např. u krokodýlů mořských (*Crocodylus porosus*). Samice se během období dešťů vydávaly zahnízdit na místa vzdálená až 62 km od jejich jádrového okrsku. Samci naopak ve stejném období nevykazovali větší pohyb, než byl obvyklý (Kay, 2004). Campbell et al., (2013) sledovali pomocí GPS krokodýli mořské (*Crocodylus porosus*) a opět potvrdili přesuny samic v období dešťů

na velké vzdálenosti. Většina samic dokonce podnikala cesty na místa pozdějšího zahnízdění, kde strávily obvykle jen jeden až dva dni a vydaly se do domovského okrsku. Za dalších 7 až 14 dní se znovu na tato vzdálená místa vrátily a podle období a GPS signálu, který vykazoval jen velice malý pohyb, podle všeho zahnízdily. Toto chování by mohlo poukazovat na samičí aktivní hledání nejvhodnějšího místa k zahnízdění i na velké vzdálenosti.

3.6.3. Obrana a péče o hnízdo

Návštěva hnízda je u krokodýlů zřejmě společný a původní znak napříč všemi rody viz tabulka 1. Výjimkou je krokodýl Johnstonův (*Crocodylus johnsoni*), který se obvykle o svá hnízda po naklazení vajec nijak nestará (W. Webb, 1983). Hnízda před vylíhnutím mláďat navštěvuje v drtivé většině druhů pouze samice (tabulka 1). Doba, jakou u hnízda stráví, se může podle druhu ale i individuálně velice lišit. Některé druhy tráví v bezprostřední blízkosti hnízda většinu doby až do vylíhnutí mláďat. Jiné mohou hnízda navštěvovat jen sporadicky. Doba pobytu dospělé u hnízda se liší i individuálně uvnitř druhu. Dospělec může být v blízkosti hnízda jak ve vodě, tak i mimo vodu, nebo přímo na samotném hnízdě. Obrana hnízda je přítomná u všech krokodýlích rodů, a i téměř všechny jednotlivé druhy si hnízdo před potencionálními predátory snaží hlídat. S tím, že krom kajmana brýlového (*Caiman crocodilus*) se jedná výlučně o obranu zprostředkovanou samicí viz tabulka 1. Avšak i přes značné úsilí, které krokodýli při obraně svých snůšek obvykle vydávají, se velká část stane potravou divokých prasat, drobných šelem, jiných plazů či i některých bezobratlých (Somaweera et al., 2013)

Kromě obrany hnízda mohou krokodýli pomáhat i bezpečnému vývoji snůšky. Samice krokodýlů Moreletových (*Crocodylus moreletii*) regulují množství nahrabaného organického materiálu a velikost hnízda v závislosti na okolní teplotě (López-Luna et al., 2020). Pozorována byla také oprava mohylového hnízda po jeho rozhrabání u krokodýla amerického (*Crocodylus acutus*) (Hénaut & Charruau, 2012). Samice kajmana klínohlavého (*Paleosuchus trigonatus*) ukládají svá vejce do hnízda v termitištích, která by mohla sloužit jako zdroj tepla (Magnusson a kol., 1990). Nakolik je však toto chování záměrné je otázkou, jelikož se nejednalo o většinové umístění hnízd. Avšak už samotný organický materiál používaný většinou druhů ke stavbě hnízd pomáhá zajistit vyšší teploty uvnitř hnízda oproti teplotě okolní (Campos et al., 2022; Chabreck, 2024)

3.6.4. Líhnutí mláďat

Mladí krokodýli se z vajíček líhnou v průměru za dva až tři měsíce, přičemž doba inkubace se může měnit v závislosti na druhu, vlhkosti a teplotních podmínkách (Webb & Cooper-Preston, 1989; Charruau, 2012). K degradaci skořápky dochází ještě před samotným líhnutím mláďete uvolňováním vápníku k zárodku (Lawniczak & Teece, 2005). Ale také rozklad organického materiálu, vedlejší produkty mikroorganismů a vlhké prostředí v kombinaci s vylučováním CO₂ přispívá ke kyselému prostředí, které oslabuje skořápku. Zdá se, že druhy snášející vajíčka do jam, zvláště pak do písku či jiného neorganického substrátu, mají větší problémy dostat se z vajíčka. Zvláště pak v suchém prostředí nedochází k dostatečnému oslabení skořápky (Grigg et al., 2010). Tato hnízda se proto často při líhnutí neobejdou bez řádné pomoci rodičů (Pooley & Gans, 1976; Somaweera & Shine, 2012). Těsně před líhnutím dochází k častějšímu pohybu mláďete uvnitř vajíčka a k narušení skořápky zejména pomocí vaječného zubu, který mají mláďata umístěný na špičce horní čelisti (Magnusson, 1980; Ferguson et al., 2017). Podobný útvar můžeme pozorovat i u líhnoucích se ptáků, kde mají ptáci na zobáku funkčně podobný vaječný zub. Stejně tak najdeme vaječný zub i u hadů, avšak u krokodýlů má tento útvar odlišný původ (Sealy, 2024).

3.6.5. Akustická komunikace mláďat před vylíhnutím

První zvuky mohou začít vydávat mláďata několik dní před samotným líhnutím (Vergne et al., 2006). Volání z vajíčka už popisoval před více jak sto lety Hoskyns-Abrahall, (1909). Povšimnul si, jak po těchto zvucích následoval u krokodýlů nilských příchod samice a odhrabání vrchní vrstvy zeminy až téměř k samotným vajíčkům. V té době však jeho pozorování nebylo příliš přijímané, a i k samotnému článku vyšlo od editora varování, že nemusí být pravdivé. Pozdější další hojná pozorování však ukázala, že mláďata krokodýlů skutečně vydávají akustické zvuky. Většinou se tak děje těsně před líhnutím, čímž dochází k synchronizaci s dalšími mláďaty v hnízdě (Vergne & Mathevon, 2008). Navíc tím přivolávají samici, která jim často pomáhá dostat se z hnízda a někdy i ze samotné vaječné skořápky (Pooley, 1977). Experimentálně bylo ověřeno, že stejné pomoci samice (tj. vyproštění z hnízda a přenos do vody) se dostane i při volání cizího mláďete vlastního druhu, pokud je přidáno do jejího hnízda (Hunt, 1975). U krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*) dochází často také k přenášení mláďat do vody přímo v čelistech. Mláďe v tu chvíli instinktivně znehybní, aby nedošlo ke zranění. Zdá se tedy, že v některých případech, zvláště u druhů hloubících

jámy, je akustická stimulace od mláďat směrem k matce zcela zásadní k vylíhnutí a bezpečnému opuštění hnízda (Pooley & Gans, 1976). Sám jsem pozoroval v zoo Protivín u krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*), že u jedné ze samic nedošlo k odhrabání vrstvy písku z vajíček. Při pozdějším průzkumu bylo odhaleno na dvě desítky vajec s uhynulými mláďaty, která měla vystrčené hlavičky z vajíček. Byla zřejmě udušena při pokusu se vyhrabat na povrch.

3.6.6. Samotná parentální péče

Dlouhou dobu, a to zhruba do 70. let 20. století, nebylo zcela přijímané, že by u krokodýlů mohla být tak dobře rozvinutá rodičovská péče (Garrick & Lang, 1977; Lebuff, 2024). Souvisí to nejspíš s tím, že u plazů je parentální péče zpravidla velice strohá a obvykle se omezuje pouze na vyhledání vhodného místa pro naklazení vajec a následnou úpravu v podobě zahlazení stop. Posléze je snůška obvykle ponechána svému osudu (While et al., 2009). Spíše výjimečná je péče u krajt královských (*Python regius*), které snůšku chrání, a dokonce zahřívají na optimální teplotu pomocí pohybu, tření a svalového třesu (Aubret et al., 2005). Jinak je u plazů rodičovská péče omezená a mnohem lepší paralely s krokodýly najdeme u rodičovské péče ptáků. Nasvědčuje tomu i občasné zapojení samce krokodýlů do rodičovské péče (Rehak, 2007), což je u ptáků velice běžné (Mock, 2022), ale u plazů zcela výjimečné (While et al., 2009).

Jeden z nejdůležitějších průkopníků odhalování rodičovské péče u Crocodylia se řadí Tony Pooley a jeho pozorování a experimenty na krokodýlech nilských. Parentální péče popsaná Pooleym se později potvrzovala dalšími pracemi a dnes perfektně zapadá do obecného popisu tohoto typu chování u krokodýlů (Pooley & Gans, 1976; Pooley, 1977). Zdá se také, že se rodičovská péče se zapojením obou pohlaví vyskytovala i u dinosaurů (Brazaitis & Watanabe, 2011) a spolu s častým výskytem tohoto typu rodičovské péče u ptáků se zdá být pravděpodobně jako ancestrální pro Archosauria.

Dříve bylo pozorování krokodýlů velice obtížné, kvůli jejich pomalému životnímu stylu a často nočnímu a poměrně skrytému způsobu života. Dnes však díky fotopastem a dalším moderním zařízením máme stále rozsáhlejší informace o krokodýlech, což nám umožňuje mnohem lépe pochopit chování krokodýlů během líhnutí mláďat (Somaweera & Shine, 2012).

Právě kamery s infračerveným zářením, které zaznamenávaly hnízda krokodýlů Johnstonových (*Crocodylus johnsoni*), pomohly mnohem lépe popsat parentální péči tohoto

druhu. Zaznamenáno bylo vyhrabávání jam pro naklazení snůšky, které trvalo v průměru 1,4 hodiny. Po vylíhnutí trvalo průměrně 2 hodiny než dospělci (zřejmě samice) odnesly všechna mláďata do vody. Autoři zde také poukazují na přítomnost velice tvrdé půdy a přichází s teorií, že by se mláďata v této oblasti bez pomoci rodičů zřejmě z hnízda sama nedostala. Stejně chování bylo pozorováno u všech osmi sledovaných hnízd. V jiných oblastech jsou mláďata tohoto druhu obvykle ponechána při líhnutí bez pomoci, což je spojeno se zvýšenou mírou predace (Somaweera & Shine, 2012).

Pomoc při líhnutí mláďat přímo z vajíčka byla popsána i u dalších druhů, například aligátorů severoamerických (*A. mississippiensis*) (Reagan, 2000), krokodýlů novoguinejských (*C. novaeguinea*) (Hall & Johnson, 2023), kajmanů žakare (*C. yacare*) (Cintra, 1989) či aligátorů čínských (*A. sinensis*) (Thorbjarnarson et al., 2001). U aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*) se bez pomoci od samice nepodařilo dostat z vajíčka žádnému mláděti z více jak 50 % sledovaných hnízd (Joanen, 1969). U hloubených jam bylo procento úmrtí mláďat během líhnutí při neposkytnutí pomoci ještě větší. Jako například u krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*), kdy se při pozorování 150 hnízd nepodařilo bez pomoci matky ani jednomu mláděti dostat z hnízda (Modla, 1967). Nicméně nemusí to být vždy jen samice která zareaguje na volání mláďat a pomůže mláďatům z vajíček. Studie Lang et al., (1986) zmiňuje hned několik druhů krokodýlů, kde se objevila otcovská péče, konkrétně se jedná o *Caiman crocodilus*, *Crocodylus palustris*, *Crocodylus niloticus*, *Crocodylus novaeguinae* a *Osteolaemus tetraspis*.

3.6.7. Péče po vylíhnutí

Mladí krokodýli mají jen velice malou šanci dožít se dospělosti a rozmnožit se. Podle studie Briggs-Gonzalez et al., (2017) zkoumající míru přežití krokodýlů amerických (*Crocodylus acutus*) na Floridě, se od vylíhnutí do jednoho roku dožilo pouze 16% mláďat. Nutno k této studii dodat, že byla provedena na velkém druhu krokodýla, který má vysokou rychlost růstu (Kushlan & Mazzotti, 1989), proto se dá očekávat, že u menších druhů krokodýlů bude míra přežití ještě menší.

Krokodýlí vejce při inkubaci v hnízdech jsou často potravou predátorů, a to obzvláště při nepozornosti rodičů či absenci obrany hnízda u některých druhů či jednotlivců (Somaweera & Shine, 2012). Dokonce i při líhnutí se stávají mláďata potravou pro predátory, jako u krokodýla Johnstonova (*Crocodylus johnsoni*), kde byla během fáze přesunu do vody

pozorována predace mláďat vránami a psem dingem (Somaweera et al., 2011). I když se mláďatům podaří dostat do vody, rozhodně nemají vyhráno. Stávají se potravou pro dravé ryby, žáby, ještěry, hady, divoká prasata, mývaly, lišky, spousty druhů ptáků, dalších krokodýlů a někdy dokonce mravenců (Joanen & Mcnease, 1989; Somaweera et al., 2013). Proto je úmrtnost především v prvním roce života veliká (Briggs-Gonzalez et al., 2017).

Většina druhů krokodýlů vytváří velice často „jesle“, které se drží poblíž dospělce, obvykle samice. To mláďatům zajišťuje větší bezpečí před predátory (Magnusson, 1980; Thorbjarnarson & Hernandez, 1993; Thorbjarnarson et al., 2001; Vergne et al., 2006). U gaviála indického (*Gavialis gangeticus*) se na hlídání a obraně mláďat podílí i samec (Rehak, 2007). Jesle mohou být někdy tvořeny mláďaty z více hnízd, a dokonce mohou obsahovat i mláďata z předešlých let. Za předpokladu, že jsou tato mláďata přibližně stejně velká (Ouboter & Nanhoe, 1987). Jesle se udržují pomocí vizuální, akustické (Vergne et al., 2009), a dokonce snad i feromonové komunikace. Zajímavostí pro feromonovou komunikaci se zdají být hřbetní krycí žlázy, jejichž funkce sice není zatím zcela objasněna, nicméně se zjistilo, že jsou aktivní v prvních měsících po vylíhnutí. Následně ale jejich aktivita ustupuje. Lze tedy předpokládat, že by mohly vylučovat feromony, které jsou typické pouze pro mláďata. To by jim mohlo ulehčovat udržování jeslí, komunikaci mezi mláďaty a možná i rozeznání mláďete dospělcem (Richardson & Park 2001). Nejdůležitějším faktorem pro tvoření jeslí se zdá být ale hlavně akustická komunikace, jak mezi mláďaty, tak mezi mláďaty a dospělcem, většinou matkou (Vergne et al., 2009). Akustické volání mezi mláďaty popsal (Britton 2001) a nazval jej kontaktním voláním. Tato komunikace udržuje mláďata v jeslích pospolu. Z výzkumu na krokodýlech nilských (*Crocodylus niloticus*), kajmanech brýlových (*Caiman crocodilus*) a kajmanech černým (*Melanosuchus niger*) vyplývá, že i když se podle přístrojů dají od sebe mezidruhově rozeznat akustické projevy mláďat, sama mláďata je nerozeznávají a reagují stejně na volání svého druhu jako na volání mláďat druhů jiných. To naznačuje, že juvenilní akustická komunikace sdílí stejný akustický kód, což by mohlo vytvářet problémy v oblastech sympatrického výskytu více druhů krokodýlů. Nicméně větší druh krokodýla obvykle vyžene ten menší ze svého domovského okrsku, čímž se zamezí akustickému zmatku mezi mláďaty (Mathevon et al., 2013).

Tvorba jeslí se zdá být u řádu Crocodylia častá. Pokud není v blízkosti žádný dospělý jedinec, mláďata se rozptýlí po okolí, což se zdá být v tomto případě jako lepší strategie

pro přežití. Mláďata zůstávají v jeslích obvykle několik týdnů až nižších jednotek měsíců, poté se rozptylují po okolí. Disperze souvisí se zvyšujícím se konkurenčním prostředím v přítomnosti ostatních krokodýlů (Platt et al., 2006), potřebou vyhledávat nová stanoviště (Hutton, 1989), ale také s postupným ukončením ochranného chování dospělců. U samic 3 druhů krokodýlů z čeledi Crocodylidae a 2 druhů z čeledi Alligatoridae bylo prokázáno, že reakce na tíšňové volání větších mláďat slábne (Chabert et al., 2015).

3.7. Přehled vybraných aspektů parentální péče pomocí vyhledané literatury

U všech druhů krokodýlů, kde se podařilo dohledat literaturu, bylo zjištěno, že se vyskytuje nějaká forma slyšitelné akustické komunikace při námluvách. Mezi typy hnízd, které vytvářejí krokodýli převažuje tvorba těch mohylových. U 9 druhů nalezneme vytváření hnízdních jam a u pěti z těchto druhů bylo zaznamenáno vytvoření obou typů hnízd. U 25 druhů krokodýlů, kde se podařilo v různé míře najít zmínky o obraném chování hnízda, se tento aspekt reprodukčního chování vyskytoval u všech druhů krom krokodýla Johnstonova (*Crocodylus johnsoni*). V téměř všech případech se jednalo o obranu zprostředkovanou samicí, kromě kajmana brýlového (*Caiman crocodilus*), kde se objevil záznam o samčím obraném chování hnízda. Návštěvnost hnízda vykazovalo všech 26 druhů krokodýlů u kterých se dokázala dohledat literatura. V naprosté většině šlo o samice, ale v některých vzácných případech, se podařilo nalézt pozorování o samcích zdržujících se poblíž hnízd, a dokonce o pomoc při líhnutí zprostředkovanou samcem a zakončeno odnesením potomků do vody. Přičemž jako impulz pro příchod k hnízdu se zdály být akustické projevy líhnoucích se mláďat (Lang et al., 1986). Ochrana mláďat opět spojuje všechny lépe popsané druhy krokodýlů. Při ochraně mláďat už se častěji angažuje i samec. Na závěr se dohledávaly zmínky o společném hnízdění, které je u krokodýlů spíše vzácné a dohledaná literatura se zmiňuje o pouze 7 druzích krokodýlů, kde se tento typ hnízdění může někdy objevovat viz tabulka 1.

**Tabulka 1. Výskyt vybraných aspektů parentální péče u všech známých 27 druhů krokodýlů.
(F: female, M: male)**

| Druh | akustické projevy při námluvách | Typ hnízda | Obrana hnízda | Návštěvnost hnízda | Ochrana mláďat | Společné hníždění |
|-----------------------------------|---------------------------------|--|--|--|--|--------------------|
| <i>Alligator mississippiensis</i> | ano ¹ | mohyla ² | ano ³ F | ano ⁴ F | ano ⁵ F | ano ⁶ |
| <i>Alligator sinensis</i> | ano ⁷ | mohyla ⁸ | ano ⁹ F | ano ¹⁰ F | ano ¹¹ F | - |
| <i>Caiman crocodilus</i> | ano ¹² | mohyla ¹³ | ano F ¹⁴ , M ¹⁵ | ano F ¹⁶ , M ¹⁷ | ano F ¹⁸ , M ¹⁹ | - |
| <i>Caiman yacare</i> | ano ²⁰ | mohyla ²¹ | ano F ²² | ano F ²³ | ano F ²⁴ | - |
| <i>Caiman latirostris</i> | ano ²⁵ | mohyla ²⁶ | ano F ²⁷ | ano ²⁸ F | ano ²⁹ - | ano ³⁰ |
| <i>Paleosuchus palpebrosus</i> | ano ³¹ | mohyla ³² | ano F ³³ | ano F ³⁴ | ano ³⁵ - | - |
| <i>Paleosuchus trigonatus</i> | ano ³⁶ | mohyla ³⁷ | ano ³⁸ - | ano ³⁹ - | ano ⁴⁰ - | - |
| <i>Melanosuchus niger</i> | ano ⁴¹ | mohyla ⁴² | ano F ⁴³ | ano F ⁴⁴ | ano F ⁴⁵ | - |
| <i>Osteolaemus tetraspis</i> | ano ⁴⁶ | mohyla ⁴⁷ , jáma ⁴⁸ | ano F ⁴⁹ | ano F ⁵⁰ , M ⁵¹ | ano F ⁵² | - |
| <i>Osteolaemus osborni</i> | - | mohyla ⁵³ | ano F ⁵⁴ | ano F ⁵⁵ | ano ⁵⁶ - | - |
| <i>Crocodylus acutus</i> | ano ⁵⁷ | mohyla ⁵⁸ , jáma ⁵⁹ | ano F ⁶⁰ | ano F ⁶¹ | ano F ⁶² | ano ⁶³ |
| <i>Crocodylus rhombifer</i> | ano ⁶⁴ | jáma ⁶⁵ , mohyla ⁶⁶ | ano ⁶⁷ - | ano ⁶⁸ - | - - | - |
| <i>Crocodylus moreletii</i> | ano ⁶⁹ | mohyla ⁷⁰ | ano F ⁷¹ | ano F ⁷² | ano F ⁷³ , M ⁷⁴ | - |
| <i>Crocodylus intermedius</i> | ano ⁷⁵ | jáma ⁷⁶ , (mohyla) ⁷⁷ | ano ⁷⁸ - | ano F ⁷⁹ | ano F ⁸⁰ | - |
| <i>Crocodylus niloticus</i> | ano ⁸¹ | jáma ⁸² | ano F ⁸³ | ano F ⁸⁴ M ⁸⁵ | ano F ⁸⁶ , M ⁸⁷ | ano ⁸⁸ |
| <i>Crocodylus suchus</i> | ano ⁸⁹ | jáma ⁹⁰ | ano ⁹¹ - | ano ⁹² - | ano ⁹³ - | ano ⁹⁴ |
| <i>Crocodylus novaeguineae</i> | ano ⁹⁵ | mohyla ⁹⁶ | ano F ⁹⁷ | ano F ^{98a} M ^{98b} | ano F ⁹⁹ , M ¹⁰⁰ | - |
| <i>Crocodylus mindorensis</i> | ano ¹⁰¹ | mohyla ¹⁰² | ano F ¹⁰³ | ano F ¹⁰⁴ | - - | - |
| <i>Crocodylus halli</i> | - | mohyla ¹⁰⁵ | ano F ¹⁰⁶ | ano F ¹⁰⁷ | - - | - |
| <i>Crocodylus johnsoni</i> | ano ¹⁰⁸ | jáma ¹⁰⁹ | ne ¹¹⁰ | ano F ¹¹¹ | ano F ¹¹² | ano ¹¹³ |
| <i>Crocodylus siamensis</i> | ano ¹¹⁴ | mohyla ¹¹⁵ | ano F ¹¹⁶ | ano F ¹¹⁷ | ano ¹¹⁸ - | - |
| <i>Crocodylus porosus</i> | ano ¹¹⁹ | mohyla ¹²⁰ | ano F ¹²¹ | ano F ¹²² | ano F ¹²³ | - |
| <i>Crocodylus palustris</i> | ano ¹²⁴ | mohyla ¹²⁵ , jáma ¹²⁶ | ano F ¹²⁷ | ano F ¹²⁸ , M ¹²⁹ | ano F ¹³⁰ , M ¹³¹ | - |
| <i>Mecistops cataphractus</i> | ano ¹³² | mohyla ¹³³ | - - | ano F ¹³⁴ | ano F ¹³⁵ | - |
| <i>Mecistops leptorhynchus</i> | ano ¹³⁶ | mohyla ¹³⁷ | - - | - - | - - | - |
| <i>Tomistoma schlegelii</i> | ano ¹³⁸ | mohyla ¹³⁹ | ano ¹⁴⁰ F* | ano F ¹⁴¹ | - - | - |
| <i>Gavialis gangeticus</i> | ano ¹⁴² | jáma ¹⁴³ | ano F ¹⁴⁴ | ano F ¹⁴⁵ | ano F ¹⁴⁶ , M ¹⁴⁷ | ano ¹⁴⁸ |

77: zde se jednalo o ojedinělý případ popsáný Medem (1981)

*: osobní pozorování

Seznam použité literatury k tabulce 1. je v kapitole: 5.1 Seznam použité literatury v tabulce 1.

4. Diskuse a závěr

Ze závěru mé bakalářské práce a dostupných informací plyne, že krokodýli sdílejí mnoho typů rodičovského chování s dalšími skupinami obratlovců. Akustická komunikace hraje důležitou roli v reprodukčním chování u mnoha obojživelníků, ptáků a savců. Nicméně mnohem méně je vyvinutá u Squamata. Tento typ komunikace u želv, skupiny sesterské krokodýlů, obvykle nehraje tak významnou roli jako u krokodýlů a ptáků. Nicméně se najdou výjimky, které nám rodičovské chování u krokodýlů velice připomínají. Jak je výše zmíněno, komunikace probíhá mezi mládětem a matkou, což je časté u ptáků, savců, a právě i krokodýlů.

Stavba a ochrana hnízd se vyskytuje jak u krokodýlů, tak ve všech vybraných skupinách. Často mohou mít tyto hnízda odlišnou podobu, ale slouží stejnému účelu, a to k ochraně vajec a potomstva. Aktivní ochranu mláďat po vylíhnutí či narození nalezneme opět ve všech skupinách, ovšem u obojživelníků, Squamata a želv se jedná spíše o výjimečný typ rodičovské péče. Oproti tomu u ptáků a savců je postnatální péče i s ochranou mláďat obvyklá. Výskyt vícenásobné paternity byl nalezen ve všech více popsaných skupinách, je tedy dalším společným znakem s krokodýli.

Pohlaví, které obvykle investuje více energie do rodičovské péče je u krokodýlů samice, podobně jako u savců. Zdá se, že tato podobnost plyne z jiných důvod, jelikož u savců je to pouze samice, která dokáže poskytnout výživu svým potomkům. Těžko si představit, jak krokodýli krmí své potomky, a i když jsou nějaké náhodné pozorování údajného krmení mláďat u krokodýlů, není tento typ chování uznávaný jako úmyslný. Jinak tomu bylo u vyhynulých dinosaurů, kde jsou časté předpoklady, že se zvyšování fitness potomků prostřednictvím poskytování potravy od rodičů mohlo vyskytovat (Varricchio et al., 2008).

Především v této práci, byla popsána rodičovská péče u řádu Crocodylia. Z dostupných studií a výzkumů byla vytvořena ucelená tabulka s vybranými aspekty parentální péče u všech známých druhů krokodýlů. I přes poměrně dlouhou dobu oddělení recentních čeledí v řádu Crocodylia je většina vyhledávaných aspektů parentální péče univerzální a je vždy zastoupena alespoň jedním druhem u všech tří čeledí. Vzhledem k obtížnému pozorování některých druhů, a i s přihlédnutím na poměrně nedávno uznané druhy, jako například *Crocodylus halli* (Murray et al., 2019), v tabulce bohužel některé informace chybí. Nicméně i tak představuje přehledné a dosti ucelené shrnutí rodičovské péče napříč řádu Crocodylia.

V mé bakalářské práci jsem vytvořil literární přehled rodičovské péče obratlovců s přihlédnutím na menší či větší podobnost s rodičovskou péčí u krokodýlů. Postupně jsem shrnul základní charakteristiky řádu krokodýlů, přes sociální uspořádání, námluvy, kopulační chování, výběr hnízdiště, stavbu hnízda, aktivitu dospělců ale i mláďat před líhnutím, líhnutí, první krůčky mladých krokodýlů až k osamostatnění. V průběhu celého parentálního chování nás doprovázely zmínky o akustické komunikaci, která je pro celý řád *Crocodylia* velice důležitá a charakterizuje ho. Také je zde poukázal na chybějící informace a malou probádanost v některých aspektech chování u některých druhů.

Jelikož mám to štěstí již několik let s krokodýly pracovat v krokodýlí zoo Protivín, je zde zakomponované i mé vlastní pozorování a postřehy. Je tomu tak tam, kde se se známou literaturou mé zkušenosti neshodují či literatura chybí. Během vyhledávání literárních pramenů pro tuto práci jsem velice často narazil na informaci o druhu *Tomistoma schlegelii*, kde se dle zvláště starší literatury nevyskytuje obrana hnízda. S tím jsem moc nemohl souhlasit i vzhledem k pozorování samice tomistomy jménem Afrodita v zoo Protivín, která svou snůšku pečlivě chránila, a i po přemístění vajíček do inkubátoru si místo svého hnízda celé měsíce hlídala a agresivně bránila. Nicméně v novějších člancích se mé pozorování potvrdilo. U tohoto druhu to však nebylo jediné pozorování, které jde proti známé literatuře. U tomistom byla do nedávné doby popírána jakákoli akustická komunikace během námluv. Já byl svědkem velice zajímavého chování dospělého páru tomistom taktéž v zoo Protivín, které připomínalo námluvy. Jelikož se jednalo o obvyklou dobu páření tohoto páru, bylo doprovázeno klasickým chováním projevujícím se při námluvách jako potápění a vynořování se, otírání hlavy a těla o druhého z páru, a nakonec pokusem o spáření. To vše z počátku doprovázely akustické zvuky, které jsem do té doby u tohoto a ani jiného druhu krokodýla neslyšel. Tyto zvuky bych přirovnal k poměrně tichému a krátkému „chrochtání“, které vydávali opakovaně oba jedinci z páru.

Doufám tedy, že tato práce pomůže prakticky k jednoduchému zorientování v parentální péči u krokodýlů. V práci s krokodýly chci pokračovat i do budoucna, a to jak v krokodýlí zoo Protivín, tak v dalším navazujícím studiu. Je to skupina živočichů, která mne chytla za srdce už od ranného dětství. Nicméně doufám, že můj další přínos pro krokodýly nebude jen teoretický ale i praktický v jejich ochraně.

5. Seznam použité literatury

- Agha, M., Lovich, J. E., Ennen, J. R., & Wilcox, E. (2013).** Nest-Guarding by Female Agassiz's Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) at a Wind-Energy Facility Near Palm Springs, California. *The Southwestern Naturalist*, 58(2), 254–257.
- Alexander, G. J. (2018).** Reproductive biology and maternal care of neonates in southern African python (*Python natalensis*). *Journal of Zoology*, 305(3), 141–148.
- Alonso-Alvarez, C., & Velando, A. (2012).** Benefits and costs of parental care. In N. J. Royle & P. T. Smiseth (Ed.), *The Evolution of Parental Care* (s. 40–61). Oxford University Press.
- Amarello, M., Smith, J., & Slone, J. (2011).** Family values: Maternal care in rattlesnakes is more than mere attendance. *Nature Precedings*.
- Andrade, D., Nascimento, L., & Abe, A. (2006).** Habits hidden underground: A review on the reproduction of the Amphisbaenia with notes on four neotropical species. *Amphibia-Reptilia*, 27(2), 207–217.
- Andrews, R. M., & Mathies, T. (2000).** Natural History of Reptilian Development: Constraints on the Evolution of Viviparity. *BioScience*, 50(3), 227.
- Ar, A., & YoM-Tov, Y. (2024).** The Evolution of Parental Care in Birds.
- Aresco, M. J. (2004).** Reproductive Ecology of *Pseudemys floridana* and *Trachemys scripta* (Testudines: Emydidae) in Northwestern Florida. *Journal of Herpetology*, 38(2), 249–256.
- Aubret, F., Bonnet, X., Shine, R., & Maumelat, S. (2005).** Energy expenditure for parental care may be trivial for brooding pythons, *Python regius*. *Animal Behaviour*, 69(5), 1043–1053.
- Bales, K., Dietz, J., Baker, A., Miller, K., & Tardif, S. D. (2000).** Effects of Allocare-Givers on Fitness of Infants and Parents in Callitrichid Primates. *Folia Primatologica*, 71(1–2), 27–38.
- Beecher, M. D., Stoddard, P. K., & Loesche, P. (1985).** Recognition of Parents' Voices by Young Cliff Swallows. *The Auk*, 102(3), 600–605.
- Behangana, M., Lukwago, W., Dendi, D., Luiselli, L., & Ochanda, D. (2017).** Population surveys of Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*) in the Murchison Falls National Park, Victoria Nile, Uganda. *European Journal of Ecology*, 3(2), 67–76.
- Benun Sutton, F., & Wilson, A. B. (2019).** Where are all the moms? External fertilization predicts the rise of male parental care in bony fishes. *Evolution*, 73(12), 2451–2460.
- Berra, T. M., Gomelsky, B., Thompson, B. A., & Wedd, D. (2007).** Reproductive anatomy, gonad development and spawning seasonality of nurseryfish, *Kurtus gulliveri* (Perciformes:Kurtidae). *Australian Journal of Zoology*, 55(4), 211.
- Bezuijen, M. R., Webb, G. J. W., Hartoyo, P., & Samedi. (2001).** Peat swamp forest and the false gharial *Tomistoma schlegelii* (Crocodylia, Reptilia) in the Merang River, eastern Sumatra, Indonesia. *Oryx*, 35(4), 301–307.
- Blackburn, D. G. (1992).** Convergent Evolution of Viviparity, Matrotrophy, and Specializations for Fetal Nutrition in Reptiles and Other Vertebrates. *American Zoologist*, 32(2), 313–321.
- Boomsma, J. J. (2013).** Beyond promiscuity: Mate-choice commitments in social breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1613), 20120050.
- Boos, M., Auroy, F., Zimmer, C., Liukkonen, T., Poulin, N., Petit, O., & Robin, J.-P. (2011).** Brood Desertion in Ducks: The Ecological Significance of Parental Care for Offspring Survival. *Wildlife Biology in Practice*, 6(2), 139.
- Boos, M., Zimmer, C., Carriere, A., Robin, J.-P., & Petit, O. (2007).** Post-hatching parental care behaviour and hormonal status in a precocial bird. *Behavioural Processes*, 76(3), 206–214.
- Bradshaw, F. J., & Bradshaw, D. (2011).** Progesterone and reproduction in marsupials: A review. *General and Comparative Endocrinology*, 170(1), 18–40.
- Brazaitis, P., & Watanabe, M. E. (2011).** Crocodylian behaviour: A window to dinosaur behaviour? *Historical Biology*, 23(1), 73–90.
- Britton, A. R. (2001).** Review and classification of call types of juvenile crocodylians and factors affecting distress calls. *Crocodylian biology and evolution*, 364, 364–377.
- Briggs-Gonzalez, V., Bonenfant, C., Basille, M., Cherkiss, M., Beauchamp, J., & Mazzotti, F. (2017).** Life histories and conservation of long-lived reptiles, an illustration with the American crocodile (*Crocodylus acutus*). *Journal of Animal Ecology*, 86(5), 1102–1113.
- Brochu, C. A., & Sumrall, C. D. (2020).** Modern cryptic species and crocodylian diversity in the fossil record. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 189(2), 700–711.

- Brusatte, S. L., Benton, M. J., Desojo, J. B., & Langer, M. C. (2010).** The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(1), 3–47.
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M., & Wake, M. H. (2007).** Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution & Development*, 9(1), 105–115.
- Buffetaut, E. (1979).** The Evolution of the Crocodylians. *Scientific American*, 241(4), 130–144.
- Campbell, H. A., Dwyer, R. G., Irwin, T. R., & Franklin, C. E. (2013).** Home Range Utilisation and Long-Range Movement of Estuarine Crocodiles during the Breeding and Nesting Season. *PLoS ONE*, 8(5), e62127.
- Campos, Z., Magnusson, W. E., & Soriano, B. (2022).** Temperature variation in nests of *Paleosuchus palpebrosus* (Crocodylia: Alligatoridae) near the southern edge of the species' range, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 82, e266315.
- Caubet, Y., Grandjean, F., Moreau, J., Bouchon, D., Johnson, M., & Verne, S. (2007).** Male Mating Success During Parturial Intermoult in the Terrestrial *Isopod Armadillidium Vulgare* Revealed by the Use of a *Microsatellite Locus*. *Journal of Crustacean Biology*, 27(2), 217–219.
- Caut, S., Francois, V., Bacques, M., Guiral, D., Lemaire, J., Lepoint, G., Marquis, O., & Sturaro, N. (2019).** The dark side of the black caiman: Shedding light on species dietary ecology and movement in Agami Pond, French Guiana. *PLOS ONE*, 14(6), e0217239.
- Ciannelli, L., Bailey, K., & Olsen, E. M. (2015).** Evolutionary and ecological constraints of fish spawning habitats. *ICES Journal of Marine Science*, 72(2), 285–296.
- Ciocan, H., Leiva, P. M. L., & Simoncini, M. S. (2020).** Sexual Identification of *Caiman latirostris* Hatchlings by Cloacal Inspection. *South American Journal of Herpetology*, 16(1), 50.
- Clutton-Brock, T., & McAuliffe, K. (2009).** Female Mate Choice in Mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 84(1), 3–27.
- Cockburn, A. (2006).** Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375–1383.
- Coleman, S. W., & Jones, A. G. (2011).** Patterns of multiple paternity and maternity in fishes: MULTIPLE PATERNITY AND MATERNITY. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(4), 735–760.
- Dinets, V. (2010).** Nocturnal behaviour of American Alligator (*Alligator mississippiensis*) in the wild during the mating season.
- Dinets, V. (2013).** Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526.
- Dobson, F. S., Abebe, A., Correia, H. E., Kasumo, C., & Zinner, B. (2018).** Multiple paternity and number of offspring in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1891), 20182042.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., Musseau, R., & Kreutzer, M. (2006).** In a songbird, the black redstart, parents use acoustic cues to discriminate between their different fledglings. *Animal Behaviour*, 71(5), 1039–1046.
- Dudzinski, K. M., Thomas, J. A., & Gregg, J. D. (2009).** Communication in Marine Mammals. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (s. 260–269). Elsevier.
- Edvardsson, M., Champion De Crespigny, F. E., & Tregenza, T. (2007).** Mating Behaviour: Promiscuous Mothers Have Healthier Young. *Current Biology*, 17(2), R66–R67.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.018>
- Eghbali, H., & Sharifi, M. (2018).** Postnatal Growth, Age Estimation, and Wing Development in Geoffroy's Bat *Myotis emarginatus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammal Study*, 43(3), 153–165.
- Evans, K. E., & Harris, S. (2008).** Adolescence in male African elephants, *Loxodonta africana*, and the importance of sociality. *Animal Behaviour*, 76(3), 779–787.
- Eversole, C. B., & Henke, S. E. (2022).** Wetland Habitat Characteristics Predict Nest Site Selection of American Alligators (*Alligator mississippiensis*) in an Inland Freshwater Ecosystem. *Herpetologica*, 78(2).
- Farris, S. C., Waddle, J. H., Hackett, C. E., Brandt, L. A., & Mazzotti, F. J. (2021).** Hierarchical models improve the use of alligator abundance as an indicator. *Ecological Indicators*, 133, 108406.
- Ferguson, A. L., Varricchio, D. J., Piña, C. I., & Jackson, F. D. (2017).** From eggs to hatchlings: Nest site taphonomy of american crocodile (*Crocodylus acutus*) and broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Palaios*, 32(5), 337–348.
- Fernández, G. J., & Reboreda, J. C. (2003).** Male Parental Care in Greater Rheas (*Rhea Americana*) in Argentina. *The Auk*, 120(2), 418–428.
- Ferner, K., & Mess, A. (2011).** Evolution and development of fetal membranes and placentation in amniote vertebrates. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 178(1), 39–50.
- Ferrara, C. R., Vogt, R. C., Sousa-Lima, R. S., Tardio, B. M. R., & Bernardes, V. C. D. (2014).** Sound Communication and Social Behavior in an Amazonian River Turtle (*Podocnemis expansa*). *Herpetologica*, 70(2), 149–156.

- Fons, J. M., Gaete, M., Zahradnicek, O., Landova, M., Bandali, H., Khannoon, E. R., Richman, J. M., Buchtova, M., & Tucker, A. S. (2020).** Getting out of an egg: Merging of tooth germs to create an egg tooth in the snake. *Developmental Dynamics*, 249(2), 199–208.
- Fukuda, Y., Saalfeld, K., Lindner, G., & Nichols, T. (2013).** Estimation of Total Length from Head Length of Saltwater Crocodiles (*Crocodylus porosus*) in the Northern Territory, Australia. *Journal of Herpetology*, 47(1), 34–40.
- Fukutani, K., Onuma, H., & Nishikawa, K. (2020).** First report of arboreal breeding in *Rhacophorus schlegelii* (Günther, 1858) (Amphibia, Rhacophoridae).
- Furness, A. I., & Capellini, I. (2019).** The evolution of parental care diversity in amphibians. *Nature Communications*, 10(1), 4709.
- Gage, M. J. G., Parker, G. A., Nylin, S., & Wiklund, C. (2002).** Sexual selection and speciation in mammals, butterflies and spiders. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1507), 2309–2316.
- Gaisler, J., & Zima, J. (2007).** *Zoologie obratlovců*. Academia, str. 437.
- Garrick, L. D., & Lang, J. W. (1977).** Social Signals and Behaviors of Adult Alligators and Crocodiles. *American Zoologist*, 17(1), 225–239.
- Gemmell, N. J., Rutherford, K., Prost, S., Tollis, M., Winter, D., Macey, J. R., Adelson, D. L., Suh, A., Bertozzi, T., Grau, J. H., Organ, C., Gardner, P. P., Muffato, M., Patricio, M., Billis, K., Martin, F. J., Flicek, P., Petersen, B., Kang, L., ... Edmonds, H. (2020).** The tuatara genome reveals ancient features of amniote evolution. *Nature*, 584(7821), 403–409.
- Greene, H. W., Rodríguez, J. J. S., & Powell, B. J. (2006).** Parental behavior in anguid lizards. *South American Journal of Herpetology*, 1(1), 9–19.
- Griffith, P., Lang, J. W., Turvey, S. T., & Gumbs, R. (2023).** Using functional traits to identify conservation priorities for the world’s crocodylians. *Functional Ecology*, 37(1), 112–124.
- Griffith, S. C. (2010).** The role of multiple mating and extra-pair paternity in creating and reinforcing boundaries between species in birds. *Emu - Austral Ornithology*, 110(1), 1–9.
- Grigg, G., & Kirshner, D. (2015).** Ch. 12 Reproduction. In Peter Storer Editorial Services (Eds.), *Biology and evolution of crocodylians* (p. 484). Ithaca, New York, NY: Cornell University Press
- Grigg, G., Thompson, M., Beard, L., & Harlow, P. (2010).** Oxygen levels in mound nests of *Crocodylus porosus* and *Alligator mississippiensis* are high, and gas exchange occurs primarily by diffusion, not convection. *Australian Zoologist*, 35(2), 235–244.
- Gross, M. R., & Sargent, R. C. (1985).** The Evolution of Male and Female Parental Care in Fishes. *American Zoologist*, 25(3), 807–822.
- Gubernick, D. J. (1981).** Parent and Infant Attachment in Mammals. In D. J. Gubernick & P. H. Klopfer (Ed.), *Parental Care in Mammals* (s. 243–305). Springer US.
- Hall, P. M., & Johnson, D. R. (2023).** Nesting Biology of *Crocodylus novaeguineae* in Lake Murray District, Papua New Guinea.
- Hekkala, E., Gatesy, J., Narechania, A., Meredith, R., Russello, M., Aardema, M. L., Jensen, E., Montanari, S., Brochu, C., Norell, M., & Amato, G. (2021).** Paleogenomics illuminates the evolutionary history of the extinct Holocene “horned” crocodile of Madagascar, *Voay robustus*. *Communications Biology*, 4(1), 505.
- Hénaut, Y., & Charruau, P. (2012).** Nest attendance and hatchling care in wild American crocodiles (*Crocodylus acutus*) in Quintana Roo, Mexico. *Animal Biology*, 62(1), 29–51.
- Hennemann, W. W. (1984).** Intrinsic Rates of Natural Increase of Altricial and Precocial Eutherian Mammals: The Potential Price of Precociality. *Oikos*, 43(3), 363.
- Hone, D., Mallon, J. C., Hennessey, P., & Witmer, L. M. (2020).** Ontogeny of a sexually selected structure in an extant archosaur *Gavialis gangeticus* (Pseudosuchia: Crocodylia) with implications for sexual dimorphism in dinosaurs. *PeerJ*, 8, e9134.
- Hoog, M. (2023).** The Effect of Genetic Relatedness on Mate Selection and Spatial Distribution in the American Alligator, *Alligator mississippiensis*.
- Hoskyns-Abrahall, W. (1909).** A Winter Retreat for Snails. *Nature*, 80(2056), 96–96.
- Hughes, E. J., & Brooks, R. J. (2006).** The good mother: Does nest-site selection constitute parental investment in turtles? *Canadian Journal of Zoology*, 84(11), 1545–1554.
- Hutton, J. (1989).** Movements, Home Range, Dispersal and the Separation of Size Classes in Nile Crocodiles. *American Zoologist*, 29(3), 1033–1049.

- Chabert, T., Colin, A., Aubin, T., Shacks, V., Bourquin, S. L., Elsey, R. M., Acosta, J. G., & Mathevon, N. (2015).** Size does matter: Crocodile mothers react more to the voice of smaller offspring. *Scientific Reports*, 5(1), 15547.
- Chabreck, R. H. (2024).** Temperature Variation in Nests of the American Alligator.
- Chandamala, H. J., & Paul, N. (2023).** Analysis of hatching success and population of gharial. 12.
- Chapple, D. G. (2003).** Ecology, life-history, and behavior in the Australian scinid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs*, 17(1), 145.
- Charruau, P. (2012).** Microclimate of American crocodile nests in Banco Chinchorro biosphere reserve, Mexico: Effect on incubation length, embryos survival and hatchlings sex. *Journal of Thermal Biology*, 37(1), 6-14.
- Chen, J., Jono, T., Cui, J., Yue, X., & Tang, Y. (2016).** The Acoustic Properties of Low Intensity Vocalizations Match Hearing Sensitivity in the Webbed-Toed Gecko, *Gekko subpalmatus*. *Plos one*, 11(1), e0146677.
- Chiari, Y., Cahais, V., Galtier, N., & Delsuc, F. (2012).** Phylogenomic analyses support the position of turtles as the sister group of birds and crocodiles (Archosauria). *BMC Biology*, 10(1), 65.
- Irmis, R. B., Nesbitt, S. J., & Sues, H.-D. (2013).** Early Crocodylomorpha. Geological Society, London, Special Publications, 379(1), 275–302.
- Isberg, S. R. (2022).** How many fathers? Study design implications when inferring multiple paternity in crocodylians. *Ecology and Evolution*, 12(10), e9379.
- Joanen T (1969).** Nesting ecology of alligators in Louisiana. Proceedings of the 23rd Annual Conference of the Southeastern Association of Game and Fisheries Commissioners 23, 141–151.
- Joanen, T., & Mcnease, L. L. (1989).** Ecology and Physiology of Nesting and Early Development of the American Alligator. *American Zoologist*, 29(3), 987–998.
- Johnson, K., & Marzluff, J. M. (1990).** Some Problems and Approaches in Avian Mate Choice. *The Auk*, 107(2), 296–304.
- Kadadevaru, G. G., & Kanamadi, R. D. (2000).** Courtship and nesting behaviour of the Malabar gliding frog, *Rhacophorus malabaricus* (Jerdon, 1870). *Current science*, 79(3).
- Kay, W. R. (2004).** Movements and home ranges of radio-tracked *Crocodylus porosus* in the Cambridge Gulf region of Western Australia. *Wildlife Research*, 31(5), 495.
- Kennou Sebei, S., & Bergaoui, R. (2009).** Ostriches' reproduction behaviour and mastery of natural incubation under farming conditions. *Tropical Animal Health and Production*, 41(3), 353–361.
- Ketterson, E. D., & Nolan, V. (1994).** Male parent behavior in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 601–628.
- Khadka, B., Bashyal, A., Luitel, K. P., & Kandel, R. C. (2020).** Nesting Ecology of Gharials (*Gavialis gangeticus*): Implications from In Situ and Ex Situ Conservation Programs in Chitwan National Park, Nepal. *Herpetologica*, 76(3), 297.
- Kim, K. W., Roland, C., & Horel, A. (2000).** Functional Value of Matriphagy in the Spider *Amaurobius ferox*. *Ethology*, 106(8), 729–742.
- Kirkpatrick, M. (1985).** Evolution of Female Choice and Male Parental Investment in Polygynous Species: The Demise of the „Sexy Son". *The American Naturalist*, 125(6), 788–810.
- Klug, H., & Bonsall, M. B. (2010).** Life history and the evolution of parent care. *Evolution*, 64(3), 823–835.
- Klug, H., Heuschele, J., Jennions, M. D., & Kokko, H. (2010).** The mismeasurement of sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(3), 447–462.
- Kokko, H., & Jennions, M. D. (2008).** Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4), 919–948.
- Kozłowski, C. P., Bauman, K. L., & Asa, C. S. (2015).** Reproductive behavior of the great hornbill (*Buceros bicornis*): Hornbill Reproductive Behavior. *Zoo Biology*, 34(4), 328–334.
- Kraus, C., Trillmich, F., & Künkele, J. (2005).** Reproduction and growth in a precocial small Mammal, *Cavia magma*. *Journal of Mammalogy*, 86(4), 763–772.
- Kushlan, J. A., & Mazzotti, F. J. (1989).** Population Biology of the American Crocodile. *Journal of Herpetology*, 23(1), 7.
- LaBrecque, J. R., Alva-Campbell, Y. R., Archambeault, S., & Crow, K. D. (2014).** Multiple paternity is a shared reproductive strategy in the live-bearing surfperches (Embiotocidae) that may be associated with female fitness. *Ecology and Evolution*, 4(12), 2316–2329.
- Lance, S. L., Tuberville, T. D., Dueck, L., Holz-Schietinger, C., Trosclair, P. L., Elsey, R. M., & Glenn, T. C. (2009).** Multiyear multiple paternity and mate fidelity in the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Molecular Ecology*, 18(21), 4508–4520.
- Lang, J. W., & Andrews, H. V. (1994).** Temperature-dependent sex determination in crocodylians.

- Journal of Experimental Zoology, 270(1), 28–44.
- Lang, J. W., Whitaker, R., & Andrews, H. (1986).** Male parental care in mugger crocodiles. *National Geographic Research*, 2(4), 519–525.
- Lawniczak, C. J., & Teece, M. A. (2005).** Spatial Mobilization of Calcium and Magnesium from the Eggshell of the Snapping Turtle, *Chelydra serpentina*. *Journal of Herpetology*, 39(4), 659–664.
- Lebuff, C. R. (2024).** Observations on Captive and Wild North American Crocodilians.
- Lee, J. R., Burke, V. J., & Gibbons, J. W. (1997).** Behavior of Hatchling *Alligator mississippiensis* Exposed to Ice. *Copeia*, 1997(1), 224.
- Lengagne, T., Aubin, T., Jouventin, P., & Lauga, J. (1999).** Acoustic communication in a king penguin colony: Importance of bird location within the colony and of the body position of the listener. *Polar Biology*, 21(4), 262–268.
- Lewis, J. L., FitzSimmons, N. N., Jamerlan, M. L., Buchan, J. C., & Grigg, G. C. (2013).** Mating Systems and Multiple Paternity in the Estuarine Crocodile (*Crocodylus porosus*). *Journal of Herpetology*, 47(1), 24–33.
- Longrie, N., Poncin, P., Denoël, M., Gennotte, V., Delcourt, J., & Parmentier, E. (2013).** Behaviours Associated with Acoustic Communication in Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *PLoS ONE*, 8(4), e61467.
- López-Luna, M. A., González-Soberano, J., González-Jáuregui, M., Escobedo-Galván, A. H., Suárez-Domínguez, E. A., Rangel-Mendoza, J. A., & Morales-Mávil, J. E. (2020).** Nest-site selection and nest size influence the incubation temperature of Morelet's crocodiles. *Journal of Thermal Biology*, 91, 102624.
- López-Luna, M. A., Hidalgo-Mihart, M. G., & Aguirre-León, G. (2011).** Descripción de los nidos del Cocodrilo de pantano *Crocodylus moreletii* en un paisaje urbanizado en el sureste de México. *Acta zoologica Mexicana (N.S.)*, 27(1), 1–16.
- Lutz, P. L., & Dunbar-Cooper, A. (1984).** The Nest Environment of the American Crocodile (*Crocodylus acutus*). *Copeia*, 1984(1), 153.
- Magnusson, W. E. (1980).** Hatching and Creche Formation by *Crocodylus porosus*. *Copeia*, 1980(2), 359.
- Magnusson, W. E., Sanaïotti, T. M., & Sanaïotti, T. M. (1995).** Growth of *Caiman crocodilus crocodilus* in Central Amazonia, Brazil. *Copeia*, 1995(2), 498.
- Marcellini, D. (1977).** Acoustic and Visual Display Behavior of Gekkonid Lizards. *American Zoologist*, 17(1), 251–260.
- Martin, S. (2008).** Global diversity of crocodiles (Crocodylia, Reptilia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 587–591.
- Mathevon, N., Vergne, A., & Aubin, T. (2013).** Acoustic communication in crocodiles: How do juvenile calls code information? 010001–010001.
- Meijide, F. J., & Guerrero, G. A. (2000).** Embryonic and larval development of a substrate-brooding cichlid *Cichlasoma dimerus* (Heckel, 1840) under laboratory conditions. *Journal of Zoology*, 252(4), 481–493.
- Mess, A., & Carter, A. M. (2006).** Evolutionary transformations of fetal membrane characters in Eutheria with special reference to Afrotheria. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 306B(2), 140–163.
- Mock, D. W. (2022).** Parental care in birds. *Current Biology*, 32(20), R1132–R1136.
- Møller, A. P., & Thornhill, R. (1998).** Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour*, 55(6), 1507–1515.
- Morales, M. B., Alonso, J. C., & Alonso, J. (2002).** Annual BlackwellScienceLtd productivity and individual female reproductive success in a Great Bustard *Otis tarda* population.
- Mori, S. (1987).** Divergence in reproductive ecology of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 34(2), 165–175.
- Murray, C. M., Crother, B. I., & Doody, J. S. (2020).** The evolution of crocodylian nesting ecology and behavior. *Ecology and Evolution*, 10(1), 131–149.
- Murray, C. M., Russo, P., Zorrilla, A., & McMahan, C. D. (2019).** Divergent Morphology among Populations of the New Guinea Crocodile, *Crocodylus novaeguineae* (Schmidt, 1928): Diagnosis of an Independent Lineage and Description of a New Species. *Copeia*, 107(3), 517.
- Negreiros, L. A., Silva, B. F., Paulino, M. G., Fernandes, M. N., & Chippari-Gomes, A. R. (2011).** Effects of hypoxia and petroleum on the genotoxic and morphological parameters of *Hippocampus reidi*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 153(4), 408–414.
- Nice, M. M. (1957).** Nesting Success in Altricial Birds. *The Auk*, 74(3), 305–321.
- Oliveira, D. P., Marioni, B., Farias, I. P., & Hrbek, T. (2014).** Genetic Evidence for Polygamy as a Mating Strategy in *Caiman crocodilus*. *Journal of Heredity*, 105(4), 485–492.

- Owens, I. P. F. (2002).** Male-only care and classical polyandry in birds: Phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 283–293.
- Panijpan, B., Sriwattanothai, N., Kowasupat, C., Ruenwongsa, P., Jeenthong, T., & Phumchoosri, A. (2017).** Biodiversity of Bubble-Nest Building and Mouth-Brooding Fighting Fish Species of the Genus *Betta* in Southeast Asia.
- Patodkar, V. R., Rahane, S. D., Shejal, M. A., & Belhekar, D. R. (2009).** Behavior of Emu bird (*Dromaius novaehollandiae*).
- Peralta-Sánchez, J. M., Colmenero, J., Redondo-Sánchez, S., Ontanilla, J., & Soler, M. (2020).** Females are more determinant than males in reproductive performance in the house sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*, 51(2), jav.02240.
- Perry, J. S. (2024).** The Reproduction of the African Elephant, *Loxodonta africana*.
- Platt, S. G., Rainwater, T. R., Finger, A. G., Thorbjarnarson, J. B., Anderson, T. A., & Mcmurry, S. T. (2006).** Food habits, ontogenetic dietary partitioning and observations of foraging behaviour of Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) in northern Belize.
- Pond, C. M. (1977).** The significance of lactation in the evolution of Mammals. *Evolution*, 31(1), 177–199.
- Pooley, A. C. (1977).** Nest opening response of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. *Journal of Zoology*, 182(1), 17–26.
- Pooley, A. C., & Gans, C. (1976).** The Nile Crocodile. *Scientific American*, 234(4), 114–125.
- Reagan, S. (2000).** American Alligator Nesting Ecology in Impounded Marsh Habitat, Louisiana. [Doctor of Philosophy, Louisiana State University and Agricultural & Mechanical College].
- Recknagel, H., Kamenos, N. A., & Elmer, Kathryn. R. (2021).** Evolutionary origins of viviparity consistent with palaeoclimate and lineage diversification. *Journal of Evolutionary Biology*, 34(7), 1167–1176.
- Rehak, I. (2007).** Gharial Extinction Crisis.
- Reyer, H.-U. (1980).** Flexible helper structure as an ecological adaptation in the pied kingfisher (*Ceryle rudis rudis* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(3), 219–227.
- Riehl, C. (2011).** Living with strangers: Direct benefits favour non-kin cooperation in a communally nesting bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1712), 1728–1735.
- Riehl, C. (2013).** Evolutionary routes to non-kin cooperative breeding in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1772), 20132245.
- Rilling, J. K., & Young, L. J. (2014).** The biology of mammalian parenting and its effect on offspring social development. *Science*, 345(6198), 771–776.
- Robbins, A. M., Gray, M., Breuer, T., Manguette, M., Stokes, E. J., Uwingeli, P., Mburanumwe, I., Kagoda, E., & Robbins, M. M. (2016).** Mothers may shape the variations in social organization among gorillas. *Royal Society Open Science*, 3(10), 160533.
- Rovelli, V., Randi, E., Davoli, F., Macale, D., Bologna, M. A., & Vignoli, L. (2015).** She gets many and she chooses the best: Polygynandry in *Salamandrina perspicillata* (Amphibia: Salamandridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(3), 671–683.
- Rowe, S., Hutchings, J., Skjæraasen, J., & Bezanson, L. (2008).** Morphological and behavioural correlates of reproductive success in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 354, 257–265.
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, M. (2012).** The evolution of parental care. Oxford university press.
- Russell, A. P., & Bauer, A. M. (2021).** Vocalization by extant nonavian reptiles: A synthetic overview of phonation and the vocal apparatus. *The Anatomical Record*, 304(7), 1478–1528.
- Sacchi, R., Pellitteri-Rosa, D., Marchesi, M., Galeotti, P., & Fasola, M. (2013).** A Comparison among Sexual Signals in Courtship of European Tortoises. *Journal of Herpetology*, 47(2), 215–221.
- Sanaïotti, T., Magnusson, W., & Campos, Z. (2010).** Maximum size of dwarf caiman, *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier, 1807), in the Amazon and habitats surrounding the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 31(3), 439–442.
- Sealy, S. G. (2024).** Egg Teeth and Hatching Methods in Some Alcids.
- Seebacher, F., & Grigg, G. C. (1997).** Patterns of Body Temperature in Wild Freshwater Crocodiles, *Crocodylus johnstoni*: Thermoregulation versus Thermoconformity, Seasonal Acclimatization, and the Effect of Social Interactions. *Copeia*, 1997(3), 549.
- Seymour, R. S., & Bradford, D. F. (1992).** Temperature Regulation in the Incubation Mounds of the Australian Brush-Turkey. *The Condor*, 94(1), 134–150.
- Shapira, N. (2008).** Prenatal Nutrition: A Critical Window of Opportunity for Mother and Child. *Women's Health*, 4(6), 639–656.

- Schai-Braun, S. C., Steiger, P., Ruf, T., Arnold, W., & Hackländer, K. (2021). Maternal effects on reproduction in the precocial European hare (*Lepus europaeus*). *PLOS ONE*, 16(2), e0247174.
- Soler, J. J., Møller, A. P., & Soler, M. (1998). Nest building, sexual selection and parental investment. *Evolutionary Ecology*, 12(4), 427–441.
- Somaweera, R., Brien, M., & Shine, R. (2013). The Role of Predation in Shaping Crocodylian Natural History. *Herpetological Monographs*, 27(1), 23.
- Somaweera, R., & Shine, R. (2012). Australian Freshwater Crocodiles (*Crocodylus johnstoni*) Transport Their Hatchlings to the Water. *Journal of Herpetology*, 46(3), 407–411.
- Somaweera, R., Webb, J. K., & Shine, R. (2011). It's a dog-eat-croc world: Dingo predation on the nests of freshwater crocodiles in tropical Australia. *Ecological Research*, 26(5), 957–967.
- Staniewicz, A., Foggett, S., McCabe, G., & Holderied, M. (2022). Courtship and underwater communication in the Sunda gharial (*Tomistoma schlegelii*). *Bioacoustics*, 31(4), 435–449.
- Steinfartz, S., Stemshorn, K., Kuesters, D., & Tautz, D. (2006). Patterns of multiple paternity within and between annual reproduction cycles of the fire salamander (*Salamandra salamandra*) under natural conditions. *Journal of Zoology*, 268(1), 1–8.
- Stille, B., Madsen, T., & Niklasson, M. (1986). Multiple Paternity in the Adder, *Vipera berus*. *Oikos*, 47(2), 173.
- Taborsky, B., & Taborsky, M. (1999). The Mating System and Stability of Pairs in Kiwi *Apteryx spp.* *Journal of Avian Biology*, 30(2), 143.
- Teixeira, R. L., & Musick, J. A. (2001). Reproduction and food habits of the lined seahorse, *Hippocampus erectus* (Teleostei: Syngnathidae) of Chesapeake Bay, Virginia. *Revista Brasileira de Biologia*, 61(1), 79–90.
- Thorbjarnarson, J. B. (2024). Reproductive Characteristics of the Order Crocodylia.
- Thorbjarnarson, J. B., & Hernandez, G. (1993). Reproductive Ecology of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. I. Nesting Ecology and Egg and Clutch Relationships. *Journal of Herpetology*, 27(4), 363.
- Thorbjarnarson, J., Wang, X., & He, L. (2001). Reproductive Ecology of the Chinese Alligator (*Alligator sinensis*) and Implications for Conservation. *Journal of Herpetology*, 35(4), 553.
- Tinkle, D. W. (1977). The Distribution and Evolution of Viviparity in Reptiles.
- Trumbo, S. T. (2012). Patterns of parental care in invertebrates. In N. J. Royle & P. T. Smiseth (Ed.), *The Evolution of Parental Care* (s. 81–100). Oxford University Press.
- Tsachalidis, E. P., Liordos, V., & Goutner, V. (2005). Growth of White Stork *Ciconia ciconia* nestlings.
- Tullberg, B. S., Ah-King, M., & Temrin, H. (2002). Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 251–257.
- Uomini, N., Fairlie, J., Gray, R. D., & Griesser, M. (2020). Extended parenting and the evolution of cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1803)
- Varricchio, D. J., Moore, J. R., Erickson, G. M., Norell, M. A., Jackson, F. D., & Borkowski, J. J. (2008). Avian Paternal Care Had Dinosaur Origin. *Science*, 322(5909), 1826–1828.
- Vergne, A. L., Avril, A., Martin, S., & Mathevon, N. (2006). Parent-offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: Do newborns' calls show an individual signature? *Naturwissenschaften*, 94(1), 49–54.
- Vergne, A. L., & Mathevon, N. (2008). Crocodile egg sounds signal hatching time. *Current Biology*, 18(12), R513–R514.
- Vergne, A. L., Pritz, M. B., & Mathevon, N. (2009). Acoustic communication in crocodylians: From behaviour to brain. *Biological Reviews*, 84(3), 391–411.
- Vitt, L. J., & Cooper, W. E. (1986). Skink Reproduction and Sexual Dimorphism: *Eumeces fasciatus* in the Southeastern United States, with Notes on *Eumeces inexpectatus*. *Journal of Herpetology*, 20(1), 65.
- Vitt, L. J., & Goldberg, S. R. (1983). Reproductive Ecology of Two Tropical Iguanid Lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia*, 1983(1), 131.
- Webb, G. J. W., & Cooper-Preston, H. (1989). Effects of Incubation Temperature on Crocodiles and the Evolution of Reptilian Oviparity. *American Zoologist*, 29(3), 953–971.
- Webb, W. (1983). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River, N.T. VI.*. Nesting Biology.
- Weekes, H. C. (1935). A Review of Placentation among Reptiles with, particular regard to the Function and Evolution of the Placenta. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 105(3), 625–645.
- Wells, K. D. (2024). Courtship and Parental Behavior in a Panamanian Poison-Arrow Frog (*Dendrobates auratus*).

- Wesolowski, T. (1994).** On the Origin of Parental Care and the Early Evolution of Male and Female Parental Roles in Birds. *The American Naturalist*, 143(1), 39–58.
- Wetzel, J., Wourms, J. P., & Friel, J. (1997).** Comparative morphology of cotylephores in *Platystacus* and *Solenostomus*: Modifications of the integument for egg attachment in skin-brooding fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 50(1), 13–25.
- While, G. M., Uller, T., & Wapstra, E. (2009).** Family conflict and the evolution of sociality in reptiles. *Behavioral Ecology*, 20(2), 245–250.
- Whittington, C. M., Van Dyke, J. U., Liang, S. Q. T., Edwards, S. V., Shine, R., Thompson, M. B., & Grueber, C. E. (2022).** Understanding the evolution of viviparity using intraspecific variation in reproductive mode and transitional forms of pregnancy. *Biological Reviews*, 97(3), 1179–1192.
- Woodroffe, R., & Vincent, A. (1994).** Mother's little helpers: Patterns of male care in mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(8), 294–297.
- Wourms, J. P. (1981).** Viviparity: The Maternal-Fetal Relationship in Fishes. *American Zoologist*, 21(2), 473–515.
- Young, B. A. (2003).** Snake Bioacoustics: Toward a Richer Understanding of the Behavioral Ecology of Snakes. *The Quarterly Review of Biology*, 78(3), 303–325.
- Zajdel, J., Lance, S. L., Rainwater, T. R., Wilkinson, P. M., Hale, M. D., & Parrott, B. B. (2019).** Mating dynamics and multiple paternity in a long-lived vertebrate. *Ecology and Evolution*, 9(18), 10109–10121.
- Zeveloff, S. I., & Boyce, M. S. (2024).** Parental Investment and Mating Systems in Mammals.
- Zhang, J., Cai, R., Liang, J., Izaz, A., Shu, Y., Pan, T., & Wu, X. (2021).** Molecular mechanism of Chinese alligator (*Alligator sinensis*) adapting to hibernation. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 336(1), 32–49.
- Ziegler, T., & Olbort, S. (2007).** Genital structures and sex identification in crocodiles.

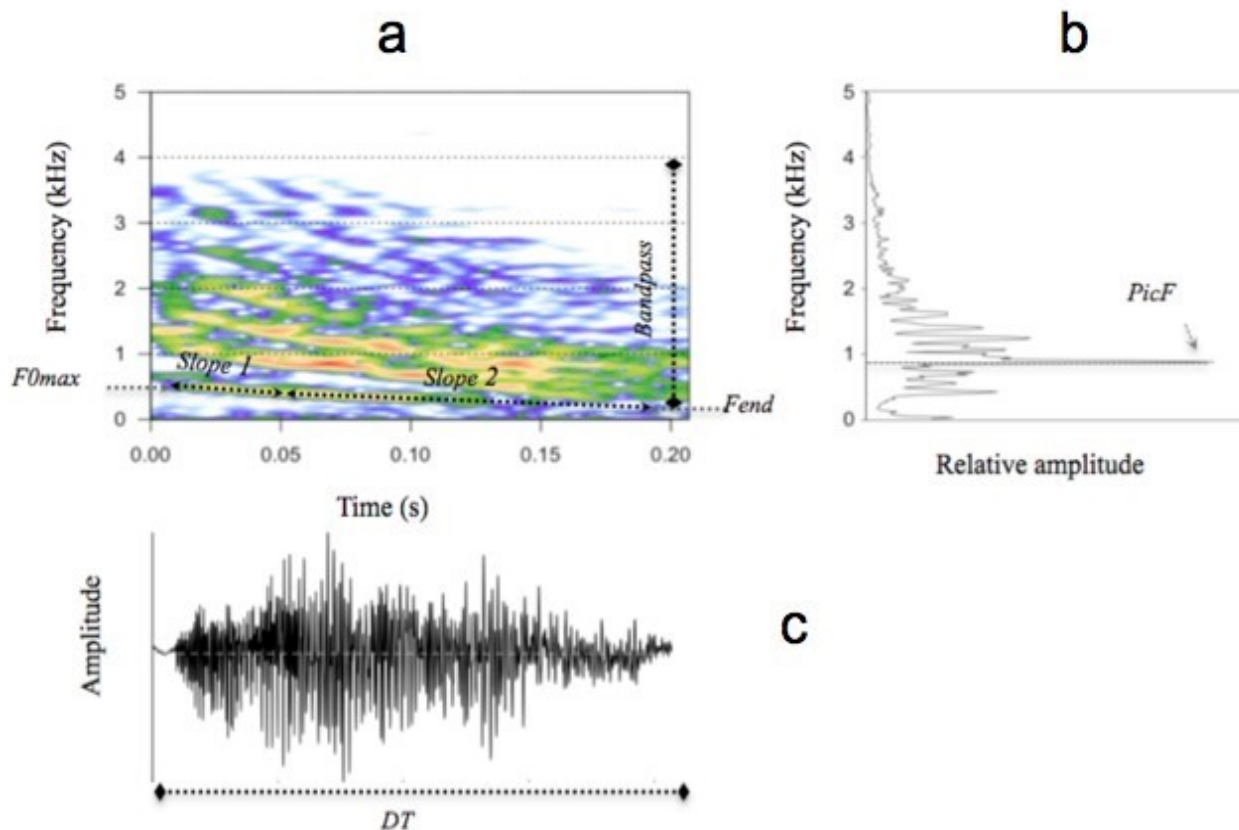
5.1. Seznam použité literatury v tabulce 1.

- 1:** Vliet, K. A. (1989). Social Displays of the American Alligator (*Alligator mississippiensis*). *American Zoologist*, 29(3), 1019–1031. **2:** Goodwin, T. M., & Marion, W. R. (2024). Aspects of the Nesting Ecology of American Alligators (*Alligator mississippiensis*) in North-Central Florida. **3,4:** Deitz, D. C., & Hines, T. C. (1980). Alligator Nesting in North-Central Florida. *Copeia*, 1980(2), 249. **5:** Hunt, R. H., & Watanabe, M. E. (1982). Observations on Maternal Behavior of the American Alligator, *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology*, 16(3), 235. **6:** Davis, L. M., Glenn, T. C., Eelsey, R. M., Dessauer, H. C., & Sawyer, R. H. (2001). Multiple paternity and mating patterns in the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Molecular Ecology*, 10(4), 1011–1024. **7, 8, 9:** Wang, X., Wang, D., Wu, X., Wang, R., & Wang, C. (2007). Acoustic signals of Chinese alligators (*Alligator sinensis*): Social communication. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 121(5), 2984–2989. **10:** Zhang, F., Messenger, K., & Wang, Y. (2015). Relationship between nest defence behaviours and reproductive benefits in Chinese alligators. *Amphibia-Reptilia*, 36(2), 141–147. **11:** Thorbjarnarson, J., Wang, X., & He, L. (2001). Reproductive Ecology of the Chinese Alligator (*Alligator sinensis*) and Implications for Conservation. *Journal of Herpetology*, 35(4), 553. **12:** Vergne, A. L., Pritz, M. B., & Mathevon, N. (2009). Acoustic communication in crocodylians: From behaviour to brain. *Biological Reviews*, 84(3), 391–411. **13:** Barão-Nóbrega, J. A. L., Marioni, B., Botero-Arias, R., Nogueira, A. J. A., Lima, E. S., Magnusson, W. E., Da Silveira, R., & Marcon, J. L. (2018). The metabolic cost of nesting: Body condition and blood parameters of *Caiman crocodilus* and *Melanosuchus niger* in Central Amazonia. *Journal of Comparative Physiology B*, 188(1), 127–140. **14:** Allsteadt, J. (1994). Nesting Ecology of *Caiman crocodilus* in Cano Negro, Costa Rica. *Journal of Herpetology*, 28(1), 12. **15:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians* str. 484. **16:** Thorbjarnarson, JB (1991). Ecology and behavior of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the central Venezuelan lanos. University of Florida. **17:** Lang, J. W., Whitaker, R., & Andrews, H. (1986). Male parental care in mugger crocodiles. *National Geographic Research*, 2(4), 519–525. **18, 19:** Thorbjarnarson, JB (1991). Ecology and behavior of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the central Venezuelan lanos. University of Florida. **20:** Sicuro, F. L., Iack-Ximenes, G. E., Wogel, H., & Bilate, M. (2013). Vocal patterns of adult females and juveniles *Caiman yacare* (Crocodylia: Alligatoridae) in Brazilian Pantanal wetland. *Rev. Biol. Trop.*, 61. **21, 22, 23:** Cintra, R. (1988). Nesting Ecology of the Paraguayan Caiman (*Caiman yacare*) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 22(2), 219. **24:** Cintra, R. (1989). Maternal Care and Daily Pattern of Behavior in a Family of Caimans, *Caiman yacare* in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 23(3), 320. **25:** Murray, C. M., Crother, B. I., & Doody, J. S. (2020). The evolution of crocodylian nesting ecology and behavior. *Ecology and Evolution*, 10(1), 131–149. **26:** Montini, J. P., Piña, C. I., Larriera, A., Siroski, P., & Verdade, L. M. (2006). The relationship between nesting habitat and hatching success in *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae).

Phyllomedusa: Journal of Herpetology, 5(2), 91. **27, 28:** Pierini, S. E., Imhof, A., Larriera, A., Simoncini, M. S., Príncipe, G., & Piña, C. I. (2022). Nest-sharing behavior of captive Broad-snouted caimans (*Caiman latirostris*): Cooperation or exploitation? Amphibia-Reptilia, 44(1), 95–101. **29:** Hedrick, B. P., Schachner, E. R., & Dodson, P. (2022). Alligator appendicular architecture across an ontogenetic niche shift. The Anatomical Record, 305(10), 3088–3100. **30:** Pierini, S. E., Imhof, A., Larriera, A., Simoncini, M. S., Príncipe, G., & Piña, C. I. (2022). Nest-sharing behavior of captive Broad-snouted caimans (*Caiman latirostris*): Cooperation or exploitation? Amphibia-Reptilia, 44(1), 95–101. **31:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **32:** Campos, Z., Sanaiotti, T., Marques, V., & Magnusson, W. E. (2015). Geographic Variation in Clutch Size and Reproductive Season of the Dwarf Caiman, *Paleosuchus palpebrosus*, in Brazil. Journal of Herpetology, 49(1), 95–98. **33, 34:** Campos, Z., Sanaiotti, T., & Magnusson, W. (2010). Maximum size of dwarf caiman, *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier, 1807), in the Amazon and habitats surrounding the Pantanal, Brazil. Amphibia-Reptilia, 31(3), 439–442. **35:** Campos, Z., Sanaiotti, T., Muniz, F., Farias, I., & Magnusson, W. E. (2012). Parental care in the dwarf caiman, *Paleosuchus palpebrosus* Cuvier, 1807 (Reptilia: Crocodylia: Alligatoridae). Journal of Natural History, 46(47–48), 2979–2984. **36:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **37, 38, 39:** Campos, Z., Muniz, F., Desbiez, A. L. J., & Magnusson, W. E. (2016). Predation on eggs of Schneider’s dwarf caiman, *Paleosuchus trigonatus* (Schneider, 1807), by armadillos and other predators. Journal of Natural History, 50(25–26), 1543–1548. **40:** Marquis, O., Mathevon, N., Aubin, T., Gaucher, P., & Lemaire, J. (2020). Observations on breeding site, bioacoustics and biometry of hatchlings of *Paleosuchus trigonatus* (Schneider, 1801) from French Guiana (Crocodylia: Alligatoridae). Herpetology Notes, 13, 513–516. **41:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **42, 43, 44:** Villamarín-Jurado, F., & Suárez, E. (2007). Nesting of the Black Caiman (*Melanosuchus Niger*) in Northeastern Ecuador. Journal of Herpetology, 41(1), 164–167. **45:** Vergne, A. L., Aubin, T., Taylor, P., & Mathevon, N. (2011). Acoustic signals of baby black caimans. Zoology, 114(6), 313–320. **46:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **47, 48, 49, 50:** Kofron, C. P., & Steiner, C. (1994). Observations on the African Dwarf Crocodile, *Osteolaemus tetraspis*. Copeia, 1994(2), 533. **51:** Lang, J. W. (1987). Crocodylian behaviour: Implications for management. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators, 1987, 273–294. **52:** Smolensky, N. L. (2015). Co-occurring cryptic species pose challenges for conservation: A case study of the African dwarf crocodile (*Osteolaemus spp.*) in Cameroon. Oryx, 49(4), 584–590.; Eaton, M. J. (2004). Dwarf Crocodile *Osteolaemus tetraspis*. **53:** Smolensky, N. L. (2015). Co-occurring cryptic species pose challenges for conservation: A case study of the African dwarf crocodile (*Osteolaemus spp.*) in Cameroon. Oryx, 49(4), 584–590. **54:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). Biology and Evolution of Crocodylians str. 484. **55:** Smolensky, N. L. (2015). Co-occurring cryptic species pose challenges for conservation: A case study of the African dwarf crocodile (*Osteolaemus spp.*) in Cameroon. Oryx, 49(4), 584–590. **56:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). Biology and Evolution of Crocodylians str. 484. **57:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **58:** Ogden, J. C. (1978). Status and Nesting Biology of the American Crocodile, *Crocodylus acutus*, (Reptilia, Crocodylidae) in Florida. Journal of Herpetology, 12(2), 183. **59:** Platt, S. G., & Thorbjarnarson, J. B. (2000). Nesting Ecology of the American Crocodile in the Coastal Zone of Belize. Copeia, 2000(3), 869–873. **60:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). Biology and Evolution of Crocodylians str. 484. **61, 62:** Hénaut, Y., & Charruau, P. (2012). Nest attendance and hatchling care in wild American crocodiles (*Crocodylus acutus*) in Quintana Roo, Mexico. Animal Biology, 62(1), 29–51. **63:** Murray, C. M., Crother, B. I., & Doody, J. S. (2020). The evolution of crocodylian nesting ecology and behavior. Ecology and evolution, 10(1), 131–149. **64:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **65, 66, 67, 68:** Augustine, L., & Watkins, B. (2015). Age, fertility and reproductive behavior in cuban crocodiles, *Crocodylus rhombifer*, at the smithsonian’s national zoological park: Age, Fertility and Reproductive Behavior in Cuban. Zoo Biology, 34(3), 278–284. **69:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **70:** Villegas, A., Mendoza, G. D., Arcos-García, J. L., & Reynoso, V. H. (2017). Nesting of Morelet’s crocodile, *Crocodylus moreletii* (Dumeril and Bibron), in Los Tuxtlas, Mexico. Brazilian Journal of Biology, 77(4), **71, 72, 73:** Platt, S. G., Rainwater, T. R., Thorbjarnarson, J. B., & McMurry, S. T. (2008). Reproductive dynamics of a tropical freshwater crocodylian: Morelet’s crocodile in northern Belize. Journal of Zoology, 275(2), 177–189. **74:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). Biology and Evolution of Crocodylians str. 484. **75:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **76:** Thorbjarnarson, J. B., & Hernández, G. (1993). Reproductive ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. I. Nesting ecology and egg and clutch relationships. Journal of herpetology, 363–370. **77:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). Biology and Evolution of Crocodylians str. 484. **78, 79, 80:** Thorbjarnarson, J. B., & Hernandez, G. (1993). Reproductive Ecology of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. I. Nesting Ecology and Egg and Clutch Relationships. Journal of Herpetology, 27(4), 363. **81:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. Copeia, 2013(3), 517–526. **82, 83, 84:** Kofron, C. P. (1993). Behavior of Nile Crocodiles in a Seasonal River in

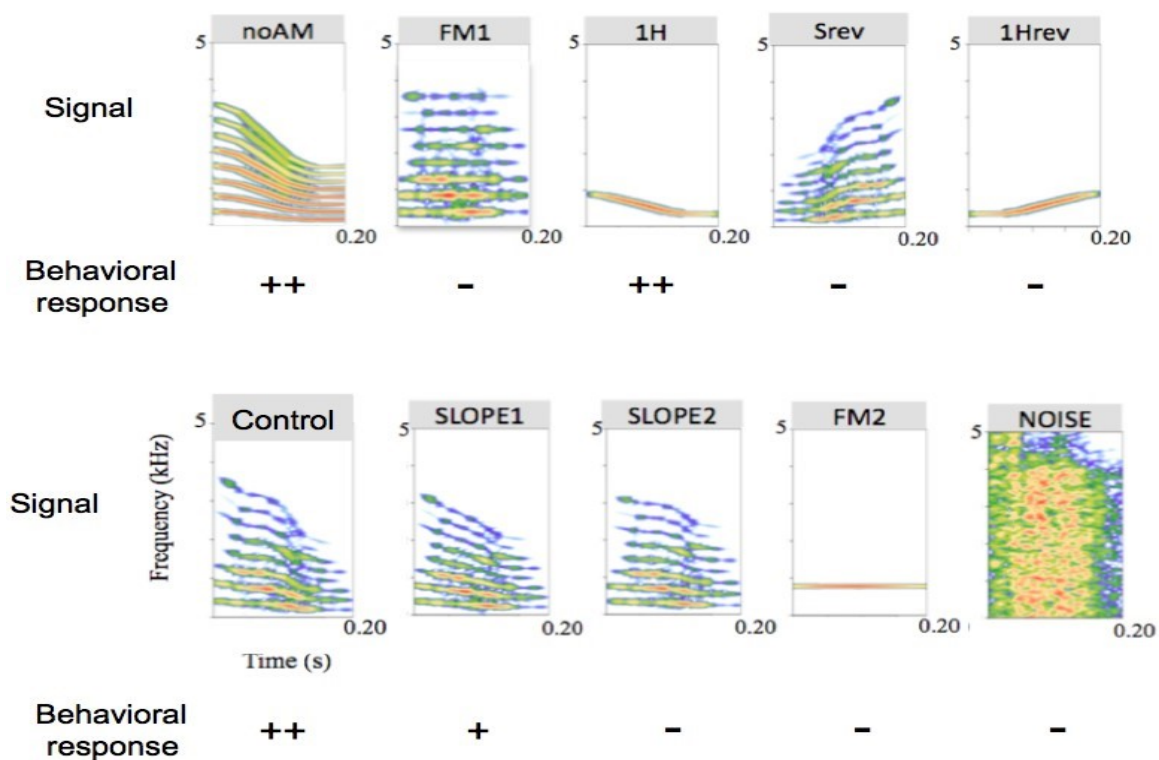
Zimbabwe. *Copeia*, 1993(2), 463. **85:** Pooley, A. C., & Gans, C. (1976). The Nile Crocodile. *Scientific American*, 234(4), 114–125. **86:** Kofron, C. P. (1993). Behavior of Nile Crocodiles in a Seasonal River in Zimbabwe. *Copeia*, 1993(2), 463. **87:** Pooley, A. C., & Gans, C. (1976). The Nile Crocodile. *Scientific American*, 234(4), 114–125. **88:** Swanepoel, D. G. J., Ferguson, N. S., & Perrin, M. R. (2000). Nesting ecology of Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*) in the Olifants River, Kruger National Park. *Koedoe*, 43(2), 35–46. **89:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **90, 91, 92, 93:** Fergusson, R. A. (2010). Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. *Crocodyles. Status Survey and Conservation Action Plan*, 3rd edn (eds Manolis SC, Stevenson C), 84–89. **94:** Pooley, A. C. (1977). Nest opening response of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. *Journal of Zoology*, 182(1), 17–26. **95:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **96, 97, 98a, 98b, 99, 100:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians* str. 484. **101:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **102:** Van Weerd, M. (2010). Philippine crocodile *Crocodylus mindorensis*. In *Crocodyles: Status, survey and conservation action plan* (3rd ed., pp. 71–78). Darwin, NT: Crocodile Specialist Group **103:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians* str. 484. **104:** Van Weerd, M. (2010). Philippine crocodile *Crocodylus mindorensis*. In *Crocodyles: Status, survey and conservation action plan* (3rd ed., pp. 71–78). Darwin, NT: Crocodile Specialist Group. **105, 106, 107:** Hall, P. M., & Johnson, D. R. (2023). Nesting Biology of *Crocodylus novaeguineae* in Lake Murray District, Papua New Guinea. **108:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **109, 110, 111:** Webb, G. J., Manolis, S. C., & Buckworth, R. (1983). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area N. T, VI.*Nesting Biology. *Wildlife Research*, 10, 607–637. **112:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians* str. 484. **113:** Webb, G. J., Manolis, S. C., & Buckworth, R. (1983). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area N. T, VI.* Nesting Biology. *Wildlife Research*, 10, 607–637. **114:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **115, 116, 117, 118:** Han, S., Leng, H., Ratanapich, N., Piseth, S., Sovannara, H., Starr, A., Brook, S., Frechette, J. L., & Daltry, J. C. (2015). Status, distribution and ecology of the Siamese crocodile *Crocodylus siamensis* in Cambodia. **119:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **120:** (G. J. W. Webb et al., 1977), **121, 122:** Lang, J. W. (1987). Crocodylian behaviour: Implications for management. *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*, 1987, 273–294. Lang, J. W., Andrews, H., & Whitaker, R. (1989). Sex determination and sex ratios in *Crocodylus palustris*. *American Zoologist*, 29, 935–952. **123:** Webb, G. J. W., Messel, H., & Magnusson, W. (1977). The Nesting of *Crocodylus porosus* in Arnhem Land, Northern Australia. *Copeia*, 1977(2), 238. **124:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **125:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians* str. 484. **126, 127, 128:** Brazaitis, P., & Watanabe, M. E. (2011). Crocodylian behaviour: A window to dinosaur behaviour? *Historical Biology*, 23(1), 73–90. **129, 130, 131:** Lang, J. W., Whitaker, R., & Andrews, H. (1986). Male parental care in mugger crocodiles. *National Geographic Research*, 2(4), 519–525. **132:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **133, 134, 135:** Abercrombie, C. L. (1978). Notes on West African Crocodylians (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Herpetology*, 12(2), 260. **136:** Staniewicz, A. M. (2020). Acoustic communication of rare and threatened crocodylians and its use for population monitoring (Doctoral dissertation, University of Bristol). **137:** Bashonga Bishobibiri Alexis, Sande, E., & Ntakimazi, G. (2023). Crocodyle ecology, conservation and Management in the Ruzizi Delta, Northern End of Lake Tanganyika, in Burundi and the Democratic Republic of Congo. **138:** Staniewicz, A., Foggett, S., McCabe, G., & Holderied, M. (2022). Courtship and underwater communication in the Sunda gharial (*Tomistoma schlegelii*). *Bioacoustics*, 31(4), 435–449. **139, 140, 141:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians* str. 484. **142:** Dinets, V. (2013). Long-Distance Signaling in Crocodylia. *Copeia*, 2013(3), 517–526. **143:** Khadka, B., Bashyal, A., Luitel, K. P., & Kandel, R. C. (2020). Nesting Ecology of Gharials (*Gavialis gangeticus*): Implications from In Situ and Ex Situ Conservation Programs in Chitwan National Park, Nepal. *Herpetologica*, 76(3), 297. **144, 145:** Grigg, G., & Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians* str. 484. **146, 147:** Brazaitis, P., & Watanabe, M. E. (2011). Crocodylian behaviour: a window to dinosaur behaviour?. *Historical Biology*, 23(01), 73–90. **148:** Katdare, S., Srivathsa, A., Joshi, A., Panke, P., Pande, R., Khandal, D., & Everard, M. (2011). Gharial (*Gavialis gangeticus*) populations and human influences on habitat on the River Chambal, India: Gharial populations and human influences on the river Chambal. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21(4), 364–371.

Příloha



Obrázek 3. Kontaktní volání mláděte krokodýla nilského (*Crocodylus niloticus*).

(A) spektrogram, Frequency (kHz): frekvence (kHz), Time (s): čas (s), F0max: maximální frekvenční hodnota, Fend: koncová frekvenční hodnota, Slope 1: sklon prvního časového kvartilu hovoru, Slope 2: sklon posledních tří kvartilů hovoru, Bandpass: šířka pásma spektra. (B) frekvenční spektrum, Frequency (kHz): frekvence (kHz), Relative amplitude: relativní amplituda, PicF: frekvence s maximální amplitudou. (C) oscilogram, Amplitude: amplituda, DT: délka akustického projevu (Mathevon et al., 2013).



Obrázek 4. Behaviorální odpovědi mláďat krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*) na experimentální zvuky.

Testovaná mláďata krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*), kajmanů černých (*Melanosuchus niger*) a kajmanů brýlových (*Caiman crocodilus*) reagovala na kontaktní volání všech tří druhů stejně. Tato reakce obvykle spočívala v přiblížení se k reproduktoru, ze kterého byla tato volání distribuována. Mláďata byla tolerantní vůči modifikacím akustické struktury kontaktního volání. Opomíjela modifikace distribuce energie mezi frekvenčním spektrem, avšak projevovali citlivost vůči sklonu frekvenční modulace (Mathevon et al., 2013).

Signal: signál, Behavioral response: behaviorální reakce testovaných mláďat, Frequency (kHz): frekvence (kHz), Time (s): čas (s), noAM: kontaktní volání k. nilských bez modulace amplitudy, FM1: kontaktní volání k. nilských bez modulace frekvence, 1H: kontaktní volání bez harmonické struktury, Srev: časově obrácené kontaktní volání mláďat k. nilských, 1Hrev: časově obrácené kontaktní volání mláďat k. nilských bez harmonické struktury, Control: kontrolní zvuk (kontaktní volání mláďat k. nilských), Slope1: kontaktní volání s redukováným sklonem frekvenční modulace o třetinu, Slope2: kontaktní volání s redukováným sklonem frekvenční modulace na polovinu, FM2: kontaktní volání bez frekvenční modulace nebo harmonického řetězce, Noise: bílý šum (stejná průměrná délka a stejný průměrný kmitočtový rozsah jako kontrolní zvuk).

Příloha - seznam použité literatury

Mathevon, N., Vergne, A., & Aubin, T. (2013). Acoustic communication in crocodiles: How do juvenile calls code information? 010001–010001.