

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 7. 8. 2024

Milan Míka

Abstrakt

Ektotermní živočichové jsou tradičně považováni za organismy se spíše omezenou schopností a nutností pečovat o svoje potomstvo v porovnání s endotermi. Souvisí to s nižšími metabolickými nároky, vyšší mírou vyvinutosti mláďete, větší tendencí k r-strategii, fyziologickými adaptacemi, ale také s omezenějším sociálním životem. Jednou z výjimek je však skupina Crocodylia, u které stále přibývá dokladů o bohatém rodičovském životě. V této bakalářské práci se zaměřuji na shrnutí veškeré dostupné literatury věnující se rodičovské péči u krokodýlů. Kromě velmi rozšířeného stavění, navštěvování a obrany hnízd je známé, že krokodýli aktivně asistují i při samotném líhnutí mláďete. Mláďata akusticky signalizují z vajíčka směrem k rodiči a tato forma hlasové komunikace často hraje zcela zásadní roli při úspěšném završení inkubace v podobě líhnutí. Tím však rodičovská péče zdaleka nekončí. Mnohé druhy krokodýlů svá mláďata aktivně hlídají v tzv. jeslích. I nadále je zde zapojena akustická komunikace mezi rodičem a mláďetem. Směrem od rodiče k mláďeti má obvykle význam varovný či svolávací. Směrem od mláďete přicházejí tzv. tíšňová volání v případě vážného ohrožení. Cílem mojí bakalářské práce bylo shromáždit veškeré údaje o rodičovské péči od všech popsanych druhů krokodýlů, aby bylo následně možné namapovat jednotlivé typy rodičovské péče na fylogenetický strom. Díky tomu je možné sledovat distribuci všech typů krokodýlí rodičovské péče v rámci jednotlivých čeledí a uvažovat o evoluci tohoto chování u celé skupiny. Práci jsem obohatil i vlastním pozorováním z krokodýlí zoo v Protivíně a obsahuje tak zcela nové dosud nepublikované údaje. Navíc mi moje několikaletá praxe práce s krokodýly pomohla i kriticky zhodnotit sporná pozorování a interpretace vyskytující se nejen v chovatelské, ale i odborné literatuře. Výsledky ukazují, že většina typů rodičovské péče se vyskytuje plošně v rámci celého taxonu a zdá se, že byla přítomna již u samotného předka, tj. vyskytuje se ancestrálně na samotné bázi krokodýlů. Vzhledem k fylogenetické pozici krokodýlů jako sesterské skupiny ptáků to odpovídá i v širším fylogenetickém kontextu evoluce parentální péče u Archosauria.

Klíčová slova: rodičovská péče, parentální péče, krokodýli, Crocodylia, akustická komunikace, rodiče, mláďata, ancestrální znak

Abstract

Ectothermic animals are traditionally regarded as organisms with rather limited ability and need to care for their offspring compared with endothermic animals. This is related to their lower metabolic demands, higher rate of offspring development, greater tendency towards the r-strategy, physiologic adaptations, and poorer social life. One exception, however, is the group of Crocodylia, where we see increasing evidence of rich parental life. This bachelor thesis focuses on summarizing available literature on parental care in crocodiles. Besides the widely popular nest construction, its attendance and defense, crocodilians are also known for active assistance during the hatching of their offspring. Young crocodiles produce acoustic signals from inside their eggs towards their parents, and this vocalization often plays a crucial role in the successful completion of incubation in the form of hatching. Crocodilian parental care does not end there. Many crocodilian species actively guard their offspring in so-called nurseries. Acoustic communication between parents and their young continues. Calls from the parents towards their offspring usually have a warning or a summoning function, while signals from young crocodiles are emergency calls in imminent danger. This bachelor thesis aimed to gather all information on parental care of all described crocodilian species to subsequently map out different types of parental care on a phylogenetic tree. This enables us to monitor crocodilian parental care distribution within specific families and consider the evolution of such behavior in the entire order. I added my own observations from the Protivín Crocodile Zoo. Thus, the thesis contains entirely new, unpublished data. In addition, my years-long work with crocodiles helped me critically assess disputable observations and interpretations found in both crocodile farming literature and scientific literature. The results show that most types of parental care are present across the entire taxon and appear to have been present in the ancestor itself, i.e., they are present ancestrally in the very basis of crocodiles. Regarding the crocodilian phylogenetic position as a sister group to birds, it corresponds with the broader phylogenetic context of parental care evolution in Archosauria.

Key words: parental care, crocodilians, Crocodylia, acoustic communication, parents, offspring, ancestral state

Obsah

1. ÚVOD	1
2. RODIČOVSKÁ PÉČE	3
2.1. RODIČOVSKÁ PÉČE U PLAZŮ (REPTILIA)	4
2.1.1. <i>Rodičovská péče u želv (Testudines)</i>	4
2.1.2. <i>Rodičovská péče u šupinatých plazů (Squamata)</i>	5
2.2. RODIČOVSKÁ PÉČE U PTÁKŮ (AVES).....	6
2.2.1. <i>Otcovská péče</i>	7
2.2.2. <i>Biparentální péče</i>	7
2.2.3. <i>Maternální péče</i>	8
2.2.4. <i>Kooperativní hnízdění</i>	8
2.2.5. <i>Shrnutí parentální péče u ptáků</i>	8
3. ŘÁD CROCODYLIA	9
3.1. ROZMNOŽOVÁNÍ.....	9
3.2. INKUBACE VAJEC	10
3.3. SOCIÁLNÍ USPOŘÁDÁNÍ.....	11
3.3.1. <i>Promiskuita</i>	12
3.4. INTERAKCE MEZI SAMCEM A SAMICÍ V DOBĚ ROZMNOŽOVÁNÍ, NÁMLUVY A PÁŘENÍ	13
3.5. RODIČOVSKÁ PÉČE U KROKODÝLŮ	14
3.5.1. <i>Snůšky a jejich ukládání do hnízda</i>	14
3.5.2. <i>Výběr místa ke hnízdění</i>	15
3.5.3. <i>Obrana a péče o hnízdo</i>	16
3.5.4. <i>Líhnutí mláďat</i>	17
3.5.5. <i>Akustická komunikace mláďat před vylíhnutím</i>	17
3.5.6. <i>Samotná parentální péče</i>	18
3.5.7. <i>Péče po vylíhnutí</i>	19
3.5.7.1. <i>Sdružování mláďat do jeslí</i>	20
3.5.7.2. <i>Tísňové volání</i>	21
3.5.7.3. <i>Akustická komunikace mezi mládětem a dospělcem</i>	22
3.5.7.4. <i>Krmí krokodýli svá mláďata?</i>	22
3.6. MAPOVÁNÍ RODIČOVSKÉHO CHOVÁNÍ NA FYLOGENETICKÝ STROM KROKODÝLŮ	25
4. DISKUSE A ZÁVĚR.....	29
5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	33

1. Úvod

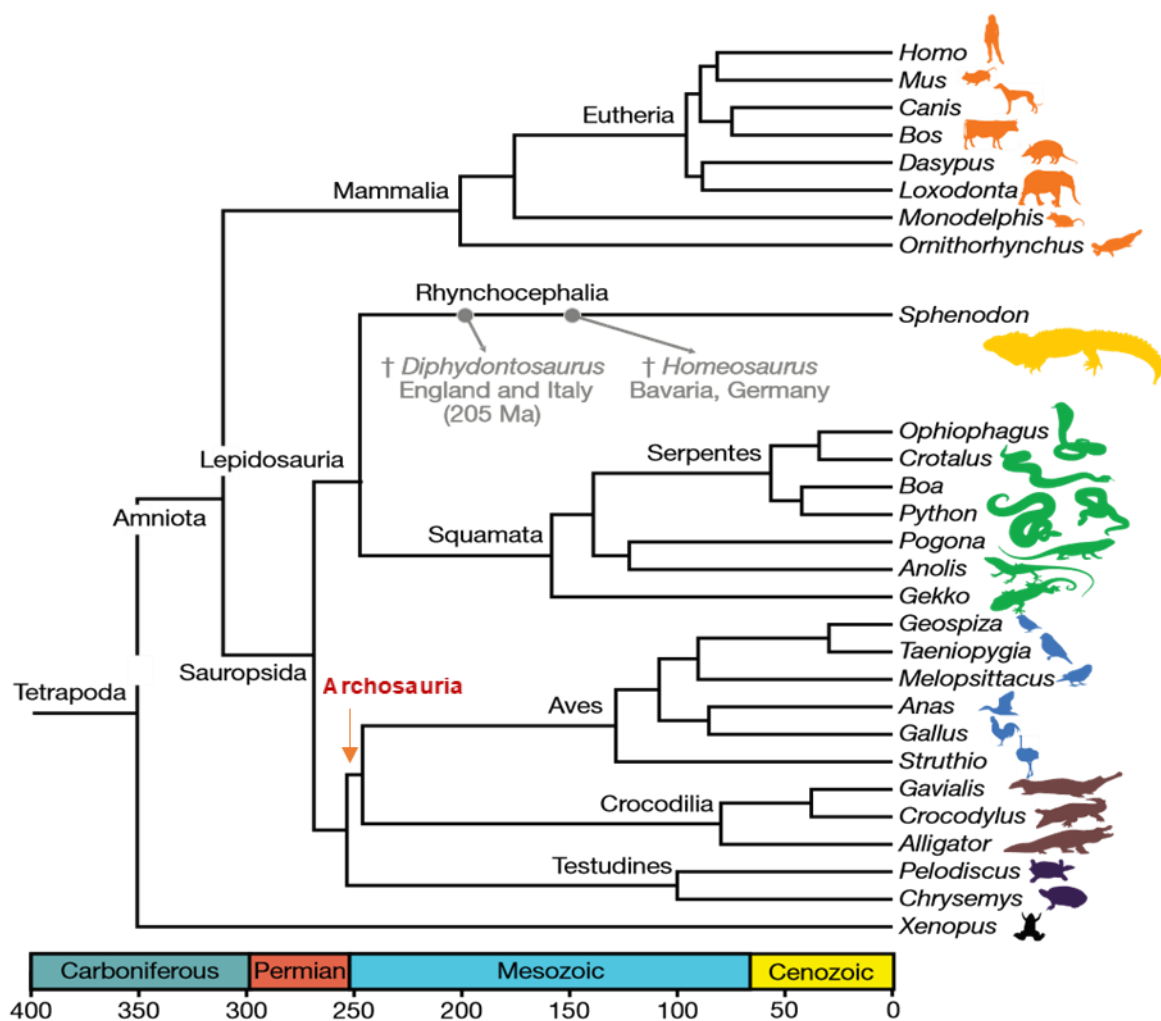
Parentální péče je definována jako jakékoli chování rodičů, které zvyšuje zdatnost potomků. Zároveň však toto chování vyžaduje velké energetické úsilí a náklady rodičů, které snižují pravděpodobnost jejich vlastního přežívání nebo omezují další příležitosti k rozmnožování. Rodičovská péče se u většiny zvířat, včetně většiny bezobratlých, vyskytuje pouze v minimálním zastoupení (Royle et al., 2012). Obvykle je spojena jen s předáním žloutku jako zdroje počáteční výživy či výživu embrya přes placentu. U některých živočichů však mohou jedinci investovat do rodičovského chování značné úsilí za účelem zvýšení šancí na přežití svých potomků (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. Nejznámější a nejlépe popsanou rodičovskou péčí však můžeme nalézt u savců (Gubernick, 1981) a ptáků (Mock, 2022). Ptáci jsou pro zkoumání a pochopení rodičovské péče u krokodýlů velice důležití vzhledem k tomu, že se jedná o jejich sesterskou fylogenetickou skupinu (viz Obrázek 1). Želvy tvoří nejspíše sesterskou skupinu k ptákům a krokodýlům (Faure-Brac & Cubo, 2020), ačkoliv fylogenetická pozice želv je značně kontroverzní (Matsubara et al., 2016; Lyson & Bever, 2020). Vzhledem k tomu, že není u želv rodičovská péče tolik rozvinutá, zaměřil jsem se v této práci především na literaturu, která poukazuje na podobnosti mezi krokodýly a ptáky.

V bakalářské práci se pokusím nejdříve popsat parentální péči obecně. Následně nejčastěji se vyskytující péči o potomstvo u vybraných skupin živočichů s přihlédnutím na evoluční příbuznost. Ale také najít atypické příklady parentální péče v rámci těchto skupin. Ve všech skupinách se zaměřuji na hledání podobností s rodičovským a 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 na stručný popis systematiky a biologie řádu Crocodylia a především na podrobný popis jednotlivých typů parentální péče a chování s ním spojené. Zvláštní důraz je kladen na akustickou komunikaci, která je velice důležitá jak v reprodukčním kontextu, tak i při samotné rodičovské péči u krokodýlů. Jako jeden z hlavních cílů, je vytvořit ucelený přehled výskytu rodičovské péče u krokodýlů, který bude pro přehlednost zanesen do souhrnné tabulky. Jelikož existuje práce věnující se podobné problematice (Murray et. al. 2020), budu se vůči ní při interpretaci výsledků jasně vymezovat a diskutovat odlišnosti v mých výsledcích i některých cílech práce. Jednotlivé informace jsem čerpal z odborné i chovatelské literatury a doplnil o vlastní pozorování v krokodýlí Zoo

Protivín. Získané údaje jsou následně využity pro formulaci obecnějších závěrů a diskuzi evoluce rodičovského chování ve skupině Archosauria.

Cílem této práce je tedy: 1) shrnout veškerou dostupnou literaturu na téma rodičovské péče u krokodýlů s důrazem na to, které pohlaví se na jednotlivých typech péče podílí. 2) Podrobně popsat typy akustické komunikace u krokodýlů, a to především v kontextu parentální péče. 3) Získané údaje zakódovat do tabulky pro následnou analýzu rekonstrukce ancestrálního stavu znaku pro jednotlivé typy rodičovského chování. 4) Interpretovat výsledky v kontextu evoluce parentální péče jednak u krokodýlů, ale i v celé skupině Archosauria.



Obrázek 1. Fylogenetický strom skupiny Tetrapoda s vyznačenou dobou v milionech let (Ma). První Archosauria jsou vyznačeni červeně. Pro pochopení evoluce rodičovské péče je důležité si uvědomit blízkou příbuznost krokodýlů s ptáky, kteří jsou známi svojí vzornou péčí o potomstvo. Převzato a upraveno (Gemmell et al., 2020).

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). Děje se tak často i za cenu vlastního růstu či 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 vyvrácen (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 (embryí), 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 vajíčka 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 vajíčka 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). Jeden z nejextrémnějších typů péče 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 plazů (Reptilia)

Do parafyletické skupiny plazů (Reptilia) tradičně řadíme krokodýly, želvy, šupinaté plazy a hatérie, které spojuje jejich ektotermie (Modesto & Anderson, 2004; Janes et al., 2010). Pokud zohledníme studenokrevnost, jako jedno z nejdůležitějších metabolických omezení ektotermů, tak jsou krokodýlům mezi plazy nejbližší příbuzné želvy, které jsou sesterskou skupinou archosaurů (viz Obrázek 1). Pro lepší pochopení rodičovské péče se však v této práci snažím najít i analogické příklady rodičovské péče u šupinatých plazů. Právě šupinatí plazi jsou v rámci Reptilií druhou nejpříbuznější skupinou krokodýlů (viz Obrázek 1)

2.1.1. 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 sezonně zaplavovaných lesů, kde je dostatek potravy (Ferrara et al., 2014). I přes toto zajímavé a krokodýlům v některých aspektech velmi podobné chování, je obvykle rodičovská péče u želv mnohem méně rozvinutá než u většiny ostatních obratlovců.

2.1.2. Rodičovská péče u šupinatých plazů (Squamata)

Rodičovská péče u šupinatých plazů 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 šupinatých plazů v reprodukčním chování zásadní roli, 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 šupinatých plazů 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 při porodu k protržení amniotických membrán, musí se z nich mláďata zpravidla dostat sama (Ferner & Mess, 2011). U vejcorodých šupinatých plazů se musí mláďata dostat přes poměrně pevnou skořápku. Pro tento účel jim slouží vaječný zub, který po několika dnech od vylíhnutí zaniká (Fons et al., 2020).

Scink pruhovaný (*Eumeces fasciatus*) svá vajíčka po naklazení chrání po dobu inkubace (5 až 6 týdnů). Samice 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 dokonce pozorováno, jak mladí chřestýši následují v případě přesunu svoji matku. U samic existují doklady o aktivní obraně těchto mláďat (Amarello et al., 2011). Samice brazilských leguánků (*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).

2.2. Rodičovská péče u ptáků (Aves)

Rodičovská péče u ptáků je velice komplexní, ale zároveň dobře popsané chování, které by pro dokonalé seznámení s touto problematikou zabralo celou knihu. Proto si tato kapitola neklade za cíl podrobně popsat složitou parentální péči ani sociální uspořádání u ptáků. Je zaměřená především na stručný popis a hledání podobností v rodičovské péči s krokodýly, což nám později umožní navrhnout či poukázat na možné ancestrální chování archosaurů.

U ptáků je parentální péče velice často rozdělena mnohem rovnoměrněji mezi obě pohlaví nežli u ostatních skupin živočichů. Někdy ji dokonce vykonávají pouze samci. To činí u ptáků monogamii mnohem běžnější než v jakékoli jiné skupině obratlovců (Ketterson & Nolan, 1994; Ar & YoM-Tov, 2024). Avšak i přes to nalezneme u spousty skupin ptáků časté vícenásobné otcovství (Dobson et al., 2024).

Parentální péče u ptáků je široká a také velmi proměnlivá. Do značné míry souvisí s mírou vývoje mláďat (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 vlivy (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 blízké fylogenetické příbuznosti (viz 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 dokáží v určité míře žít sama, vidí a jsou lépe opeřena než nidikolní mláďata, a tak jsou po vylíhnutí mnohem méně závislá na pomoci rodičů. Tento typ mláďat se zdá být pro ptáky ancestrálním znakem (Chih-Kuan Chen et al., 2019). 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).

2.2.1. Otcovská péče

U ptáků je otcovská péče zřejmě původní druh rodičovské péče (Moller, 2000). Důležitým faktorem tohoto typu chování je obvykle skutečnost, aby si byl 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 & Reboreda, 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 péčí nalezneme u australského hrabavého ptáka tabona lesního (*Alectura lathami*), 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 vajíčka 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 promícháváním organického materiálu (Seymour & Bradford, 1992). Tvorba mohylových hnízd však není jediný typ hnízda, kterou v čeledi tabonovití nalezneme. Tabon molucký (*Moluccan megapode*) klade svá vejce na rozdíl od tabona lesního do vyhloubených jam (Saiya & Heij, 2021). Tobonovití jsou tedy schopní, stejně jako krokodýli, vytvářet jak mohylová hnízda, tak i jámy (viz Tabulka 1).

2.2.2. Biparentální péče

Typ rodičovské péče se zapojením obou pohlaví vznikl nejspíše z původní otcovské péče (Moller, 2000). Vyskytuje se obvykle u silně závislých mláďat (nidikolních), kde by výpadek péče samce znamenal smrt

celé snůšky. Proto se samice začala zdržovat poblíž hnízda a s péčí pomáhat. Biparentální péči mohla zapříčinit i další úskalí, ať už ekologické faktory či množství predátorů. Tento typ péče bývá spojen s monogamním chováním (Mock, 2022). Zajímavým příkladem může být extrémní rozložení rodičovské péče u dvojzoborožce 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 vejčička a zůstává v hnízdě. V „zazděné“ dutině je ponechán pouze malý otvor, kterým se k vejčím se samičkou nedostane většina predátorů. Tímto otvorem pak samec krmí partnerku a následně i potomky. Když mláďata dosáhnou věku osamostatnění, partneri otvor zvětší, aby se samice s potomky dostali ven (Kozłowski et al., 2015).

2.2.3. Maternální péče

Tento druh péče bývá spojován s polygynií, kdy se samec páří s více samicemi. Samec po spáření samicí 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).

2.2.4. 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 rybařika jižního (*Ceryle rudis*; Reyer, 1980).

2.2.5. Shrnutí parentální péče u ptáků

Rodičovská péče u ptáků je velice složitá a proměnlivá. Zdá se, že původní typ mláďat jsou ta nidifugní, tedy mláďata stavem vývoje podobná těm krokodýlím. Ancestrální typ rodičovského chování se zde zdá být otcovská péče o mláďata, z níž se však postupně vyvinula, dnes u ptáků mnohem obvyklejší, biparentální forma rodičovské péče. Důležitou roli v parentálním chování hraje akustická komunikace, ať už mezi partnery či mezi mládětem a dospělcem. Také zde nalezneme velice zajímavý příklad hnízdního chování u tabona lesního (*Alectura lathamii*), podobný tomu u krokodýlů.

3. Řád Crocodylia

Krokodýli jsou spolu s ptáky a želvami potomci skupiny Archelosauria (Gemmell et al., 2020; Lyson & Bever, 2020). Jako takoví představují jediné přežívající příbuzné vyhynulých dinosaurů, thecodontů, pterosaurů a existujících ptáků a želv (Brusatte et al., 2010; Gemmell et al., 2020). Krokodýli, 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).

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* také rod *Tomistoma* s taktéž posledním recentním druhem *Tomistoma schlegelii*. Druhově nejpočetnější je čeleď Crocodylidae čítající sedmnáct druhů. V těchto třech čeledích je 9 rodů s dohromady 27 druhů krokodýlů (Griffith et al., 2023). Nicméně taxonomie není zcela dořešená a dá se předpokládat, že bude brzy okolo 30 druhů krokodýlů (Brochu & Sumrall, 2020).

Současní krokodýli jsou tropičtí a subtropičtí predátoři, kteří loví ze zálohy a pro zahájení lovu si vybírají většinou vodní prostředí, kterému 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 pozorovatelných 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. roku života, přičemž nejrychleji dospívají někteří zástupci kajmanů (Thorbjarnarson, 2024). Jedním 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 nejdéle dobu dospívání mají gaviálové a tomistomy, kteří dospívají mezi 15. až 19. rokem 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, která 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 odráží červenou barvu, zatímco oči samic a nedospělých jedinců odráží zelenou či modrožlutou barvu (Farris et al., 2021). Pohlaví se v zajetí nebo při odchytu nejčastěji zjišťuje pomocí palpce penisu či sondy zavedené do kloaky (Ciocan et al., 2020). Avšak z vlastní zkušenosti vím, že vychlípění klitorisu může u některých druhů, jako je např. krokodýl štítnatý (*Mecistops cataphractus*) způsobit chybné určení pohlaví, a to zvláště u mladých jedinců.

3.2. Inkubace vajec

Reprodukční strategie krokodýlů se více podobá ptákům nežli želvám či šupinatým plazům. Matky vytvářejí hnízda na příznivých místech s vhodnou teplotou a vlhkostí (Magnusson, 1980; Lutz & Dunbar-Cooper, 1984; Combrink et al., 2017; López-Luna et al., 2020). Hnízda obvykle chrání, a často i průběžně kontrolují. V případě nevyhovujícího stavu se mohou aktivně pokoušet podmínky zlepšit (Platt et al., 2008). Délka inkubace závisí na okolních podmínkách, zejména na teplotě (Webb &

Cooper-Preston, 1989). 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), zatím co nejdelší inkubace bývá udávaná u kajmana klínohlavého (*Paleosuchus trigonatus*) s více jak 100 dní (Campos et al., 2022).

Pohlaví je u krokodýlů určeno teplotou v hnízdě, a to především mezi 7. až 21. dnem inkubace. Při teplotách okolo 33 °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 jistě spousta věcí, které zatím ještě o reprodukčním chování krokodýlů neznáme. Chybějící informace o celém průběhu námluv, akustické komunikaci mezi dospělcem a mládětem či to, které pohlaví se jednotlivých typů rodičovské péče zúčastňuje, jsou způsobeny především náročností práce u velkých druhů krokodýlů a skrytému způsobu života některých z nich.

3.3. Sociální uspořádání

Krokodýlí populace mívají obvykle velice dobře ustanovenou 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 teritoria 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. 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 (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).

Výše popsané uspořádání by ukazovalo na polygynní sociální systém. Nicméně polygynie je u krokodýlů spíše vzácná, 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 se také samice často přemísťují mezi teritorii více samců, a tak je u krokodýlů velice častá vícenásobná paternita (Lance et al., 2009; Campbell et al., 2013; Barragán-Contreras et al., 2021).

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 (Dinets, 2010). Sociální struktura u řádu Crocodylia je tedy dynamická a proměnlivá s rozšířenou teritoriální obranou, hierarchií a četnou komunikací, ať už vizuální, akustickou, feromonovou či taktilní. Tyto aspekty jsou zcela zásadní pro přežití a reprodukční úspěch krokodýlů (Thorbjarnarson, 2024).

3.3.1. 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 neoplozených 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 (Caubet et al., 2007), ryb (LaBrecque et al., 2014), obojživelníků (Rovelli et al., 2015), želv (Moore & Ball, 2002), šupinatých plazů (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 (Dobson et al., 2018).

Vícenásobná paternita je u krokodýlů běžná, zdá se, že se vyskytuje u všech druhů (McVay et al., 2008; Milián-García et al., 2016; Lafferriere et al., 2016). Podle studie Lewis a kolektiv (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. Ukázalo se, že samice navštěvují teritoria více samců. Navíc je i zde 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 a kolektiv (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 % analyzovaných snůšek, 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 šupinatých 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 (Dobson et al., 2024) může jít o ancestrální vlastnost celé archosaurní linie.

3.4. 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 samčí vokalizaci (obvykle připomínající 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 samčí 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 podřízenost. 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 doplovat. Následně dochází k samotné kopulaci. Napříč druhy řádu Crocodylia je značná variabilita v epigamním

chování, avšak hlavní struktura tohoto tzv. 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 krokodýlí zoo Protivín jsem jedno časně ráno pozoroval vydávání akustických zvuků, které produkovali 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 infrazvuků (lidským uchem neslyšitelné akustické vlnění). 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 v odborné literatuře (Staniewicz et al., 2022).

3.5. Rodičovská péče u krokodýlů

3.5.1. 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 vést i ke 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 je 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 i 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).

3.5.2. Výběr místa ke 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 čeledi 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 písčitý břeh. Pokud se samici zdá být skalnatá půda už příliš tvrdá, postaví pro snůšku mohyly (Thorbjarnarson & Hernandez, 1993; Kay, 2004). Hloubení tzv. zkušebních děr a opouštění nevhodných míst ke kladení je

dobře popsáno například 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 s kolektivem (2013) sledovali pomocí GPS krokodýly 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 dny, a poté se navracely 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 zahnízdlily. Toto chování by mohlo poukazovat na samičí aktivní hledání nejvhodnějšího místa k zahnízdění i na velké vzdálenosti.

3.5.3. 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 (Webb, 1983). Hnízda před vylíhnutím mláďat navštěvuje v drtivé většině druhů pouze samice (viz 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 dospělého 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 potenciálními 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 (Hénaut & Charruau, 2012) po jeho rozhrabání u krokodýla amerického (*Crocodylus acutus*). Samice kajmana klínohlavého (*Paleosuchus trigonatus*) ukládají svá vejce do hnízda v termištích, 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)

3.5.4. 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 mláděte 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. V suchém prostředí pak hůře dochází 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 nastává častější pohyb mláděte uvnitř vajíčka a 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 je na zobáku vyvinutý funkčně podobný vaječný zub. Stejně tak najdeme vaječný zub i u hadů, avšak u krokodýlů má tento útvar vývojově odlišný původ (Sealy, 2024).

3.5.5. 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 nebyla jeho interpretace příliš přijímaná, 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 rodiče, obvykle 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 mláděte vlastního druhu, pokud je přidáno do jejího hnízda (Hunt, 1975). Sám bych chtěl v budoucnu udělat experiment, který by zkoumal chování samice po přidání vajíček cizího druhu krokodýla do jejího hnízda. V literatuře jsem nemohl o takovémto experimentu nalézt zmínky, a proto by mohlo být pozorování následného chování samice k vajíčkům a mláďatům velice zajímavé. U krokodýlů nilských (*Crocodylus niloticus*) dochází často také k přenášení mláďat do vody přímo v čelistech. Mládě 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.

3.5.6. 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 zahlázení stop. Posléze je snůška obvykle ponechána svému osudu (While et al., 2009). Spíše výjimečná je péče u kraje 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 v rodičovské péči u ptáků. Nasvědčuje tomu i občasné zapojení samce krokodýlů do rodičovské péče (Rehák, 2007), což je u ptáků velice běžné (Mock, 2022), ale u želv a šupinatých plazů zcela výjimečné (While et al., 2009).

Mezi jednoho z nejdůležitějších průkopníků odhalování rodičovské péče u krokodýlů se řadí významný zoolog a konzervační biolog Tony Pooley, který se proslavil svým pozorováním a experimenty na krokodýlech nilských. Parentální péče popsaná Pooleym byla později podpořena dalšími publikacemi 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. Bylo tak usouzeno z několika fosilních záznamů, kde byly nalezené kostry dinosaurů obou pohlaví stejného druhu v bezprostřední blízkosti hnízda s mláďaty (Brazaitis & Watanabe, 2011). Spolu s častým výskytem tohoto typu rodičovské péče u ptáků (Cockburn, 2006) se zdá být s vysokou pravděpodobností ancestrální pro celá Archosauria.

Pozorování krokodýlů je vzhledem k jejich pomalému životnímu stylu a často nočnímu a poměrně skrytému způsobu života velice obtížné. Dnes však díky fotopastem a dalším moderním zařízením máme stále rozsáhlejší informace o jejich chování, což nám umožňuje mnohem lépe pochopit i souvislosti s rodičovskou péčí a celý proces během líhnutí mláďat (Somaweera & Shine, 2012).

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 84 minut. Po vylíhnutí trvalo průměrně 2 hodiny než dospělci (zřejmě samice) odnesli 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 a kolektiv (1986) zmiňuje hned několik druhů krokodýlů, kde se objevila otcovská péče, konkrétně se jedná o druhy *Caiman crocodilus*, *Crocodylus palustris*, *Crocodylus niloticus*, *Crocodylus novaeguinae* a *Osteolaemus tetraspis*. Asistence rodičů některých druhů krokodýlů při líhnutí se zdá být tedy u velké části pozorovaných hnízd naprosto nepostradatelná pro úspěšnou inkubaci.

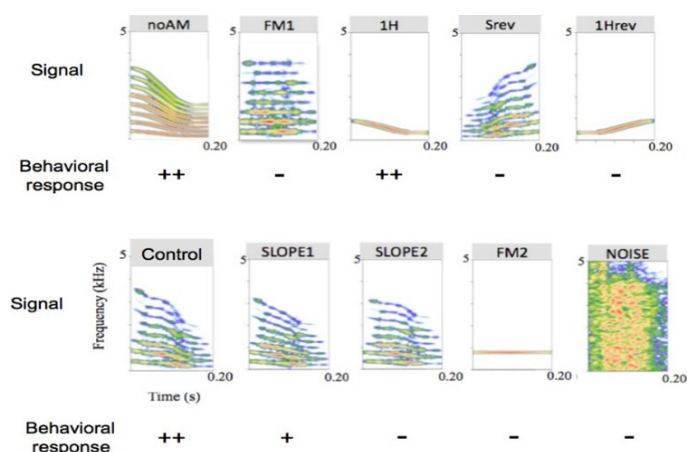
3.5.7. Péče po vylíhnutí

Mladí krokodýli mají jen velice malou šanci dožít se dospělosti a rozmnožit se. Podle studie Briggs-Gonzalez a kolektiv (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 jsou při inkubaci v hnízdech 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., 2011b). 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 velká (Briggs-Gonzalez et al., 2017).

3.5.7.1. Sdružování mláďat do jeslí

U valné většiny druhů krokodýlů bylo popsáno sdružování mláďat do větších skupin, tzv. jeslí (viz Tabulka 1). Jesle jsou tvořeny skupinami mláďat, 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 (Rehák, 2007). Jesle mohou být někdy tvořeny mláďaty z více hnízd, a dokonce mohou obsahovat i mláďata z předešlých let, a to za předpokladu, že jsou tato mláďata srovnatelně velká (Ouboter & Nanhoe, 1987). Jesle se udržují pomocí vizuální, akustické (Vergne et al., 2009), a dokonce snad i feromonové komunikace. Podporou pro teorii o feromonové komunikaci se zdají být hřbetní krycí žlázy, jejichž funkce není zatím zcela objasněna. Bylo však zjištěno, že jsou aktivní především 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). Pokud by se tato teorie potvrdila a hřbetní žlázy by mohly pomáhat rozeznávat dospělcům mláďata pomocí chemické komunikace, byla by to další podobnost s ptáky, kde je tato forma komunikace zdokumentovaná (Whittaker & Hagelin, 2021). 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 díky sonogramům 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).



Obrázek 2. 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 projevovala 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 krokodýlů 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).

Tvorba jeslí je v rámci řádu Crocodylia častá a jejich tvorba byla zaznamenána u většiny druhů krokodýlů (viz Tabulka 1). 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).

3.5.7.2. Tíšňové volání

Tíšňové volání mláďat se do jisté míry může podobat tomu kontaktnímu, avšak má vyšší amplitudu a mláďata do jeho frekvence investují více energie. Dají se rozeznat dva typy tíšňového volání, a to „vrískání“, hlasitý vysoký tón a „sténání“ jemnější nižší tón. Uspokojivě není objasněno, proč existují dva typy tíšňového volání. Bylo však například zjištěno, že se mění délka tíšňového volání v závislosti na teplotě. Pokud se okolní teplota zvýší nad cca 33 °C zkrátí se délka vydávaného zvuku kvůli zvýšené frekvenci termoregulačních gulárních (hrdelních) pulzací (Vergne et al., 2009). Tento typ komunikace využívají mláďata krokodýlů v případě ohrožení a je vrozený. Má za účel přimět dospělé (obvykle rodiče) k obranému chování. Tento typ zvuku vydávají krokodýli obvykle do dvou let věku, avšak někdy může přetrvávat až téměř do pohlavní dospělosti (Vergne et al., 2009). Tento typ akustické komunikace je u mláďat velice častý a v literatuře byl nalezen u naprosté většiny druhů krokodýlů (viz Tabulka 1).

3.5.7.3. Akustická komunikace mezi mládětem a dospělcem

U některých druhů krokodýlů bylo pozorováno, že dochází k vokalizaci, která vycházela směrem od rodičů k mláďatům přítomných v jeslích. Tento zvuk by se dal přirovnat k hlubokému chrochtání a má za následek přiblížení či následování rodiče mláďaty. Zdá se tedy, že je tímto zvukem lákají blíže k sobě za účelem přemístění či lepší ochrany. Tento typ komunikace byl prokázán v čeledi Alligatoridea u aligátora amerického (*Alligator mississippiensis*), kajmana brýlového (*Caiman crocodilus*) a kajmana černého (*Melanosuchus niger*; Vergne et al., 2009). Zajímavé je, že i zde se produkovaný zvuk mezi jednotlivými druhy příliš nelišil a je možné že i tento způsob vokalizace může mít univerzální kód, alespoň v rámci Alligatoridae. Akustická komunikace dospělého s mláďaty byla také krom výše zmíněných popsána u gaviála indického (*Gavialis gangeticus*; Lang, 2017). Obvykle se jednalo zřejmě o rodiče těchto mláďat a u většiny o samici (viz Tabulka 1). Avšak právě u gaviála indického byla tato komunikace zaznamenána u samců a zřejmě se nejednalo pouze o jejich vlastní mláďata.

3.5.7.4. Krmí krokodýli svá mláďata?

V literatuře existují záznamy o údajném krmení mláďat dospělci krokodýlů. V naprosté většině případů se jedná o pozorování uskutečněná v zajetí, jako například pozorování krokodýlů orinockých (*Crocodylus intermedius*) na farmě v St. Augustine v USA. Zde bylo pozorováno, jak oba rodiče při krmení kusy masa, tyto kusy přežvykovali a mlátili s nimi o vodu. Tím došlo k odtržení menších kusů. V jejich blízkosti pak byla viděna mláďata (Grigg & Kirshner 2015).

Pozorování z přírody od McIlhenny (1935) zas popisuje několik případů, kde matky aligátorů severoamerických (*Alligator mississippiensis*) po ulovení kořisti (ryby, hada či želvy) tuto kořist přežvykují, cukavými pohyby roztrhávají a nějakou dobu nechávají volně v čelistech, přičemž mezi tím k nim připlují mláďata a odtržené kusy z kořisti pojídají. Celkově jsem sesbíral podobná tvrzení o údajném krmení mláďat u krokodýlů siamských (*Crocodylus siamensis*), krokodýlů čelnatých (*Osteolaemus tetraspis*; Whitaker, 2007), již zmíněných aligátorů severoamerických a krokodýlů orinockých. Všechna tato pozorování údajného krmení mláďat se mi však zdají být alternativně vysvětlitelné naprosto přirozeným a často se vyskytujícím chováním krokodýlů. U krokodýlů nalezneme totiž jen velice malou heterodontitu zubů (Enax et al., 2013), což způsobuje problém, jak si rychle poradit s větší kořistí. Obvykle nedokáží velkou kořist úspěšně rozžvýkat, proto často využívají trhavých pohybů a dlouhého překousávání, aby si buď potravu správně nasměřovali do hltanu či si kus kořisti odtrhli. Při tomto chování často dochází k uvolnění menších kusů z kořisti a jeho následného rozptýlení po okolí konzumujícího krokodýla. Když se v blízkosti takového krokodýla nachází jesle s mláďaty, je logické, že mláďata této příležitosti k získání potravy využijí. Samozřejmě je potřeba zohlednit, že krokodýli jsou stále dosti neprobádaní. Navíc jejich fylogeneticky blízké příbuzní ptáci a zřejmě i vyhynulí dinosauři schopnost aktivně krmít svoje potomky měli (Varricchio et al., 2008). Avšak osobně se k těmto pozorováním u krokodýlů stavím spíše skepticky.

Tabulka 1. Výskyt vybraných aspektů reprodukčního chování u všech známých 27 druhů krokodýlů.

(F: female, M: male, ano: tento aspekt reprodukčního chování se vyskytuje, ne: tento aspekt reprodukčního chování se nevyskytuje, -: údaj chybí, *: osobní pozorování, # ojedinělý případ).

Druh	akustické projevy při námluvách	Typ hnízda	Společné hnízdění	Obrana hnízda	Návštěvnost hnízda	Tvoření jeslí	Akustická komunikace dospělce s mláděty	Tísňové volání mláďat	Ochrana mláďat
<i>Alligator mississippiensis</i>	ano ¹	mohyla ²	ano ³	ano F ⁴	ano F ⁵	ano ⁶	ano F ⁷	ano ⁸	ano F ⁹
<i>Alligator sinensis</i>	ano ¹⁰	mohyla ¹¹	-	ano F ¹²	ano F ¹³	ano ¹⁴	-	ano ¹⁵	ano F ¹⁶
<i>Caiman crocodilus</i>	ano ¹⁷	mohyla ¹⁸	-	ano F ¹⁹ , M ²⁰	ano F ²¹ , M ²²	ano ²³	ano F ²⁴	ano ²⁵	ano F ²⁶ , M ²⁷
<i>Caiman yacare</i>	ano ²⁸	mohyla ²⁹	-	ano F ³⁰	ano F ³¹	ano ³²	-	ano ³³	ano F ³⁴
<i>Caiman latirostris</i>	ano ³⁵	mohyla ³⁶	ano ³⁷	ano F ³⁸	ano F ³⁹	ano ⁴⁰	-	ano ⁴¹	ano ⁴² -
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	ano ⁴³	mohyla ⁴⁴	-	ano F ⁴⁵	ano F ⁴⁶	ano ⁴⁷	-	ano ⁴⁸	ano ⁴⁹ -
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	ano ⁵⁰	mohyla ⁵¹	-	ano ⁵² -	ano ⁵³ -	ano ⁵⁴	-	ano ⁵⁵	ano ⁵⁶ -
<i>Melanosuchus niger</i>	ano ⁵⁷	mohyla ⁵⁸	-	ano F ⁵⁹	ano F ⁶⁰	ano ⁶¹	ano F ⁶²	ano ⁶³	ano F ⁶⁴
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	ano ⁶⁵	mohyla ⁶⁶ , jáma ⁶⁷	-	ano F ⁶⁸	ano F ⁶⁹ , M ⁷⁰	ano ⁷¹	-	ano ⁷²	ano F ⁷³
<i>Osteolaemus osborni</i>	-	mohyla ⁷⁴	-	ano F ⁷⁵	ano F ⁷⁶	-	-	-	ano ⁷⁷ -
<i>Crocodylus acutus</i>	ano ⁷⁸	mohyla ⁷⁹ , jáma ⁸⁰	ano ⁸¹	ano F ⁸²	ano F ⁸³	ano ⁸⁴	-	ano ⁸⁵	ano F ⁸⁶
<i>Crocodylus rhombifer</i>	ano ⁸⁷	jáma ⁸⁸ , mohyla ⁸⁹	-	ano ⁹⁰ -	ano ⁹¹ -	ano ⁹²	-	ano ⁹³	-
<i>Crocodylus moreletii</i>	ano ⁹⁴	mohyla ⁹⁵	-	ano F ⁹⁶	ano F ⁹⁷	ano ⁹⁸	-	ano ⁹⁹	ano F ¹⁰⁰ , M ¹⁰¹
<i>Crocodylus intermedius</i>	ano ¹⁰²	jáma ¹⁰³ , (mohyla) ¹⁰⁴ #	-	ano ¹⁰⁵ -	ano F ¹⁰⁶	ano ¹⁰⁷	-	ano ¹⁰⁸	ano F ¹⁰⁹
<i>Crocodylus niloticus</i>	ano ¹¹⁰	jáma ¹¹¹	ano ¹¹²	ano F ¹¹³	ano F ¹¹⁴ , M ¹¹⁵	ano ¹¹⁶	-	ano ¹¹⁷	ano F ¹¹⁸ , M ¹¹⁹
<i>Crocodylus suchus</i>	ano ¹²⁰	jáma ¹²¹	ano ¹²²	ano ¹²³ -	ano ¹²⁴ -	-	-	-	ano ¹²⁵ -
<i>Crocodylus novaeguineae</i>	ano ¹²⁶	mohyla ¹²⁷	-	ano F ¹²⁸	ano F ¹²⁹ , M ¹³⁰	-	-	ano ¹³¹	ano F ¹³² , M ¹³³
<i>Crocodylus mindorensis</i>	ano ¹³⁴	mohyla ¹³⁵	-	ano F ¹³⁶	ano F ¹³⁷	ano ¹³⁸	-	ano ¹³⁹	-
<i>Crocodylus halli</i>	-	mohyla ¹⁴⁰	-	ano F ¹⁴¹	ano F ¹⁴²	ano ¹⁴³	-	-	-
<i>Crocodylus johnsoni</i>	ano ¹⁴⁴	jáma ¹⁴⁵	ano ¹⁴⁵	ne ¹⁴⁶	ano F ¹⁴⁷	ano ¹⁴⁸	-	ano ¹⁴⁹	ano F ¹⁵⁰
<i>Crocodylus siamensis</i>	ano ¹⁵¹	mohyla ¹⁵²	-	ano F ¹⁵³	ano F ¹⁵⁴	ano ¹⁵⁵	-	ano ¹⁵⁶	ano ¹⁵⁷ -
<i>Crocodylus porosus</i>	ano ¹⁵⁸	mohyla ¹⁵⁹	-	ano F ¹⁶⁰	ano F ¹⁶¹	ano ¹⁶²	-	ano ¹⁶³ *	ano F ¹⁶⁴
<i>Crocodylus palustris</i>	ano ¹⁶⁵	mohyla ¹⁶⁶ , jáma ¹⁶⁷	-	ano F ¹⁶⁸	ano F ¹⁶⁹ , M ¹⁷⁰	ano ¹⁷¹	-	ano ¹⁷²	ano F ¹⁷³ , M ¹⁷⁴
<i>Mecistops cataphractus</i>	ano ¹⁷⁵	mohyla ¹⁷⁶	-	-	ano F ¹⁷⁷	ano ¹⁷⁸	-	ano ¹⁷⁹	ano F ¹⁸⁰
<i>Mecistops leptorhynchus</i>	ano ¹⁸¹	mohyla ¹⁸²	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tomistoma schlegelii</i>	ano ¹⁸³	mohyla ¹⁸⁴	-	ano ¹⁸⁵ F*	ano F ¹⁸⁶	-	-	ano ¹⁸⁷	-
<i>Gavialis gangeticus</i>	ano ¹⁸⁸	jáma ¹⁸⁹	ano ¹⁹⁰	ano F ¹⁹¹	ano F ¹⁹²	ano ¹⁹³	ano M ¹⁹⁴	ano ¹⁹⁵	ano F ¹⁹⁶ , M ¹⁹⁷

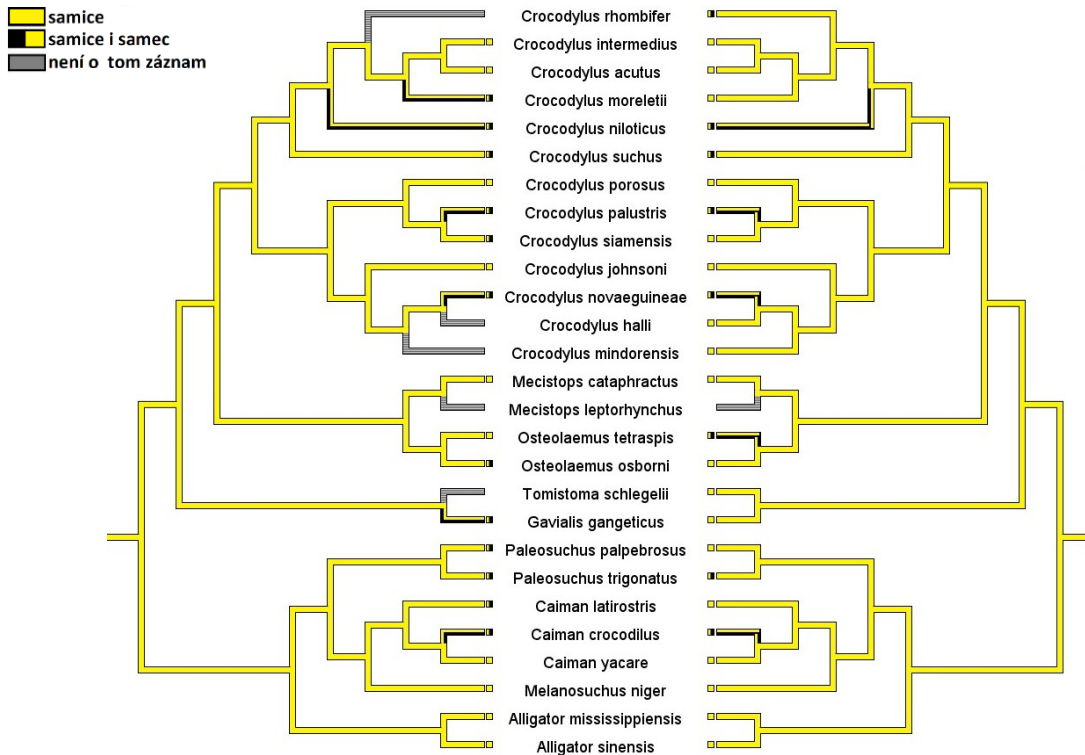
Seznam použité literatury v Tabulce 1:

1: (Vliet, 1989) **2:** (Goodwin & Marion, 2024) **3:** (Davis et al., 2001) **4,5:** (Deitz & Hines, 1980) **6:** (Westergaard & Ferguson, 1987) **7:** (Vergne et al., 2009) **8,9:** (Hunt & Watanabe, 1982) **10, 11, 12:** (Wang et al., 2007) **13:** (Zhang et al., 2015) **14:** (Kleiman et al., 2003) **15:** (Wang et al., 2007) **16:** (Thorbjarnarson et al., 2001) **17:** (Vergne et al., 2009) **18:** (Barão-Nóbrega et al., 2018) **19:** (Allsteadt, 1994) **20:** (Grigg & Kirshner, 2015) **21:** (Thorbjarnarson, 1991) **22:** (Lang et al., 1986) **23:** (Ouboter & Nanhoe, 1987) **24:** (Vergne et al., 2009) **25:** (Garrick & Garrick, 1978) **26, 27:** (Thorbjarnarson, 1991) **28:** (Sicuro et al., 2013) **29, 30, 31:** (Cintra, 1988) **32, 33:** (Sicuro et al., 2013) **34:** (Cintra, 1989) **35:** (Murray et al., 2020) **36:** (Montini et al., 2006) **37, 38, 39:** (Pierini et al., 2022) **40:** (Scott et al., 1990) **41:** (Borteiro et al., 2023) **42:** (Hedrick et al., 2022) **43:** (Dinets, 2013) **44:** (Campos et al., 2022) **45, 46:** (Sanaiotti et al., 2010) **47:** (Campos et al., 2012) **48:** (Giddings, 2019) **49:** (Campos et al., 2012) **50:** (Dinets, 2013) **51, 52, 53:** (Campos et al., 2016) (Villamarín-Jurado & Suárez, 2007) **54, 55, 56:** (Marquis et al., 2020) **57:** (Dinets, 2013) **58, 59, 60:** (Villamarín-Jurado & Suárez, 2007) **61:** (Da Silveira et al., 1997) **62:** (Vergne et al., 2009) **63, 64:** (Vergne et al., 2011) **65:** (Dinets, 2013) **66, 67, 68, 69:** (Kofron & Steiner, 1994) **70:** (Lang, 1987) **71:** (Eaton, 2004) **72:** (Waitkuwait, 1986) **73,74:** (Smolensky, 2015) **75:** (Grigg & Kirshner, 2015) **76:** (Smolensky, 2015) **77:** (Grigg & Kirshner, 2015) **78:** (Dinets, 2013) **79:** (Ogden, 1978) **80:** (Platt & Thorbjarnarson, 2000) **81:** (Murray et al., 2020) **82:** (Grigg & Kirshner, 2015) **83, 84, 85, 86:** (Hénaut & Charruau, 2012) **87:** (Dinets, 2013) **88, 89, 90, 91:** (Augustine & Watkins, 2015) **92,93:** (Murphy et al., 2016) **94:** (Dinets, 2013) **95:** (Villegas, 2017) **96, 97, 98:** (Platt et al., 2008) **99:** (Britton, 2001) **100:** (Platt et al., 2008) **101:** (Grigg & Kirshner, 2015) **102:** (Dinets, 2013) **103:** (Thorbjarnarson & Hernandez, 1993) **104:** (Grigg & Kirshner, 2015) **105, 106, 107:** (Thorbjarnarson & Hernandez, 1993) **108:** (Reber, 2018) **109:** (Thorbjarnarson & Hernandez, 1993) **110:** (Dinets, 2013) **111:** (Kofron, 1993) **112:** (Swanepoel et al., 2000) **113, 114:** (Kofron, 1993) **115, 116:** (Pooley & Gans, 1976) **117:** (Vergne et al., 2009) **118:** (Kofron, 1993) **119:** (Pooley & Gans, 1976) **120:** (Dinets, 2013) **121:** (Fergusson, 2010) **122:** (Pooley, 1977) **123, 124, 125:** (Fergusson, 2010) **126:** (Dinets, 2013) **127, 128, 129, 130:** (Grigg & Kirshner, 2015) **131:** (Britton, 2001) **132, 133:** (Grigg & Kirshner, 2015) **134:** (Dinets, 2013) **135:** (van Weerd & Manalo, 2010) **136:** (Grigg & Kirshner, 2015) **137:** (van Weerd & Manalo, 2010) **138:** (Ploeg et al., 2008) **140, 141, 142, 143:** (Hall & Johnson, 2023) **144:** (Dinets, 2013) **145, 146, 147:** (Webb et al., 1983) **148:** (Somaweera et al., 2011a) **149:** (Britton, 2001) **150:** (Grigg & Kirshner, 2015) **151:** (Dinets, 2013) **152, 153, 154:** (Han & Daltry, 2015) **155:** (Whitaker, 2007) **156:** (Whitaker & Daniel, 1982) **157:** (Han & Daltry, 2015) **158:** (Dinets, 2013) **159:** (Webb et al., 1977) **160, 161:** (Lang, 1987) **162, 163:** (Magnusson, 1980) **164:** (Webb et al., 1977) **165:** (Dinets, 2013) **166:** (Grigg & Kirshner, 2015) **167, 168, 169:** (Brazaitis & Watanabe, 2011) **170:** (Lang & Andrews, 1986) **171:** (Mobaraki & Kiabi, 2013) **172:** (Ghosh, 2020) **173, 174:** (Lang & Andrews, 1986) **175:** (Dinets, 2013) **176, 177:** (Abercrombie, 1978) **178:** (Waitkuwait, 1985) **179:** (Staniewicz, 2020) **180:** (Abercrombie, 1978) **181:** (Staniewicz, 2020) **182:** (Bashonga Bishobibiri Alexis et al., 2023) **183:** (Staniewicz et al., 2022) **184, 185, 186:** (Grigg & Kirshner, 2015) **187:** (Giddings, 2020) **188:** (Dinets, 2013) **189:** (Khadka et al., 2020) **190:** (Katdare et al., 2011) **191, 192:** (Grigg & Kirshner, 2015) **193:** (Khadka & Malla 2013) **194:** (Lang, 2017) **195:** (Bonke & Boehme, 2015) **196, 197:** (Brazaitis & Watanabe, 2011)

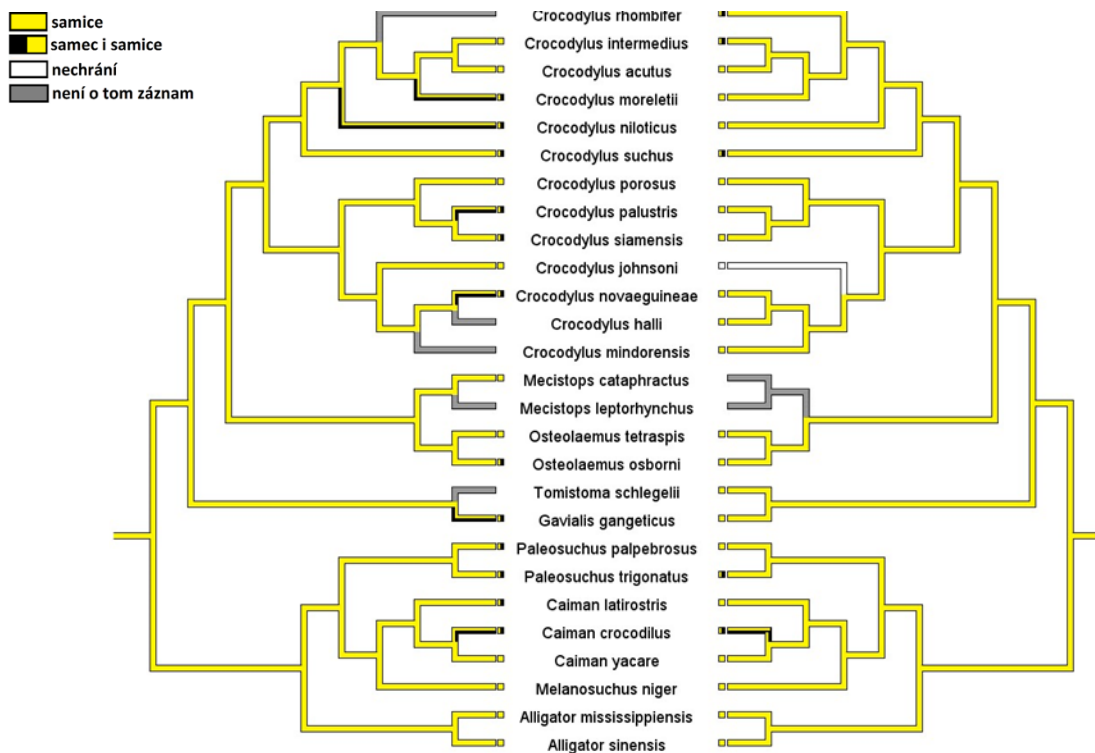
3.6. Mapování rodičovského chování na fylogenetický strom krokodýlů

Výše nashromážděná data týkající se rodičovské péče byla následně namapována na fylogenetický strom všech 27 dosud popsanych druhů krokodýlů a využita při rekonstrukci ancestrality jednotlivých typů chování. K analýze byl využit strom dle Hekkala a kolektivu (2021). Velkou předností je, že do analýzy provedené v programu Mesquite version 3.81 (Maddison & Maddison, 2023) vstupovala u velké většiny znaků poměrně úplná data od všech druhů krokodýlů. Barevná vizualizace dat na fylogenetickém stromě znázorňuje, kde a v jaké formě se sledovaný znak vyskytuje (koncové větve). Následně program dopočítal pomocí metody maximální parsimonie evoluci sledovaného znaku. Tato analýza nám tedy umožňuje „nahlédnout do minulosti“ a dovozovat, jak se pravděpodobně choval ke svým mláďatům prapředek všech krokodýlů. Podobné analýzy se vyskytují i v práci od Murray a kolektiv (2020), ovšem pro menší počet druhů a méně kompletní dataset. Navíc se mi mnohdy podařilo v literatuře dohledat, u kterého pohlaví se příslušné chování vyskytuje, což může přispět k následné diskuzi o tom, který rodič je u Archosauria ancestrálně pečující. Vizualizace pomocí tzv. mirror tree zase usnadňuje hledání souvislostí mezi dvěma typy chování (viz například Obrázek 3 a 4).

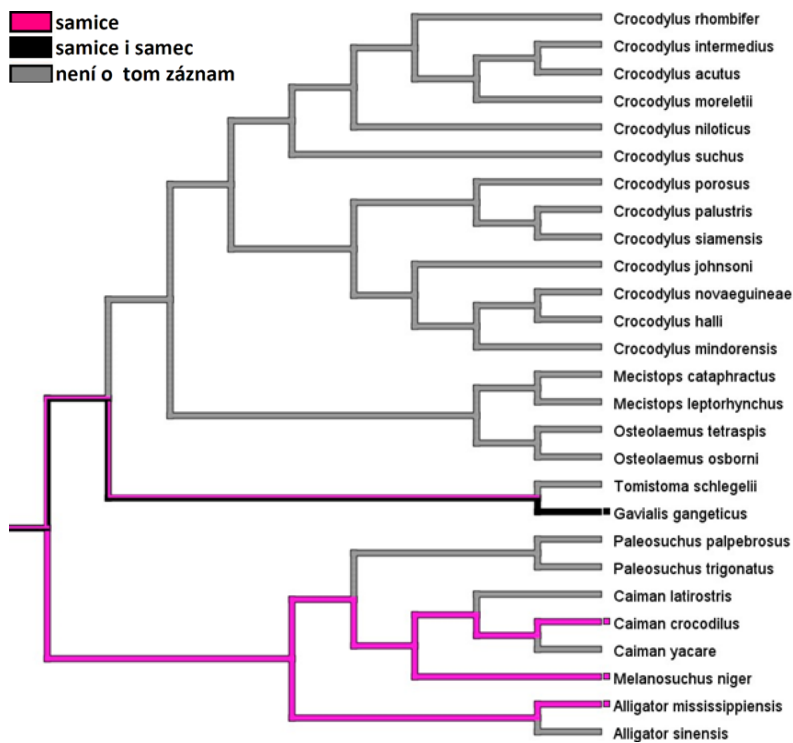
Pomocí výše zmíněného jsem dospěl k výsledku, že jako pravděpodobně ancestrální znak u krokodýlů je ochrana mláďat zprostředkovaná samičí (viz Obrázek 3). Podobně vyšlo, že je ancestrálním chováním samičí návštěvnost a ochrana hnízd (viz Obrázek 4). Akustická neagresivní komunikace směřovaná od dospělé k mláděti vyšla po rekonstrukci ancestrálně jako biparentální znak (viz Obrázek 5), avšak je potřeba zohlednit, že se tento typ komunikace podařil najít zatím u pouze 4 druhů krokodýlů, takže výsledky nemusí být nutně přesné pro možný nedostatek dostupných informací. Je velmi pravděpodobné, že bude množství informací o tomto typu komunikace, probíhající mezi krokodýly, v literatuře přibývat. Zatím se mi však akustická neagresivní komunikace směřovaná od dospělé k mláděti podařila dohledat pouze u bazálních krokodýlů, je tedy i možné, že se tento typ komunikace mohl časem vytratil a pro moderní krokodýly není podstatný. Naopak komunikace od mláděte směrem k dospělé je u krokodýlů zcela běžná a sledované tísňové volání mláďat se podle namapovaného fylogenetického stromu ukázalo jako ancestrální znak krokodýlů (viz Obrázek 6). Jako původní znak rodičovského chování prapředka krokodýlů taktéž vychází stavba mohylových hnízd (viz Obrázek 8) a výskyt společného hnízdění (viz Obrázek 9), to je ovšem často způsobeno ekologickými faktory.



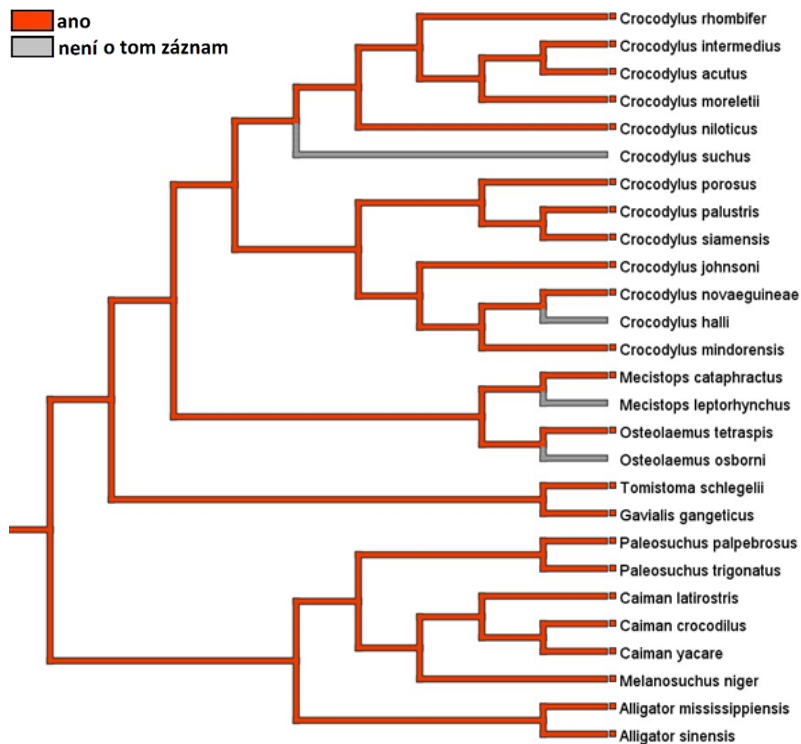
Obrázek 3. Namapování a rekonstrukce ancestrality dvou aspektů rodičovského chování na tzv. mirror tree. **Fylogenetický strom zobrazuje vlevo výskyt ochrany mláďat** v parentální péči krokodýlů a **vpravo návštěvnost hnízd** u jednotlivých druhů krokodýlů. Pomocí barev je zobrazeno, zda se tohoto typu chování účastní samice (žlutě), samice i samec (žluto-černě), nebo zda o tom v literatuře chybí záznam (šedě).



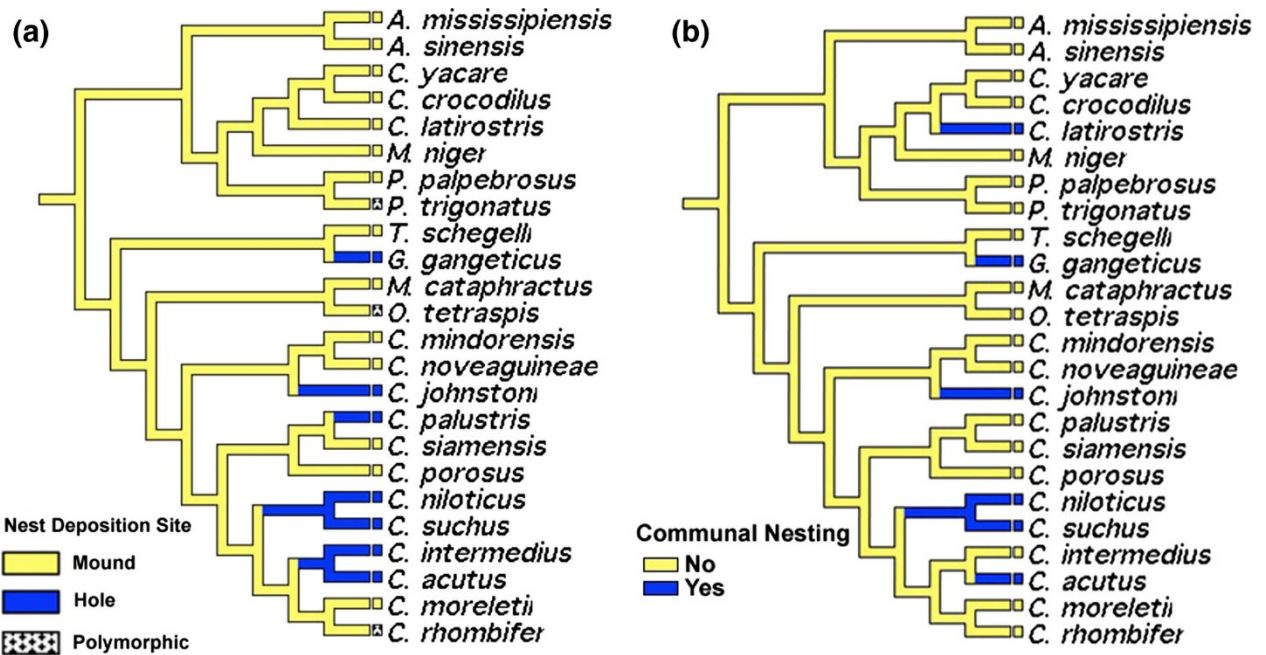
Obrázek 4. Namapování a rekonstrukce ancestrality dvou aspektů rodičovského chování na tzv. mirror tree. **Fylogenetický strom zobrazuje vlevo výskyt návštěvnosti hnízd** v parentální péči krokodýlů a **vpravo ochranu hnízd** jednotlivými druhy krokodýlů. Pomocí barev je zobrazeno, zda se tohoto typu chování účastní samice (žlutě), samice i samec (žluto-černě), chování se prokazatelně nevyskytuje (bíle) nebo zda o tom v literatuře chybí záznam (šedě).



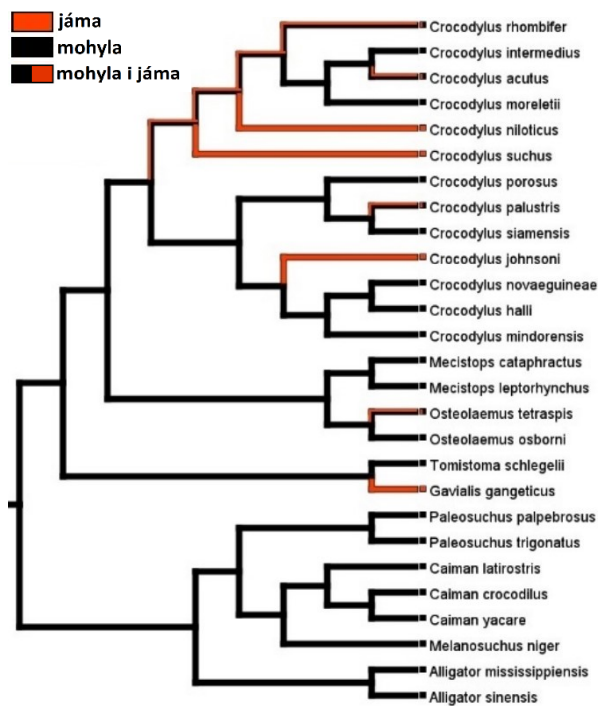
Obrázek 5. Výskyt akustické komunikace směřované od dospělého k mláděti u řádu Crocodylia. Pomocí barev je zakódováno, zda se tohoto typu chování účastní samice (růžově), samec (černě) nebo zda o tom v literatuře chybí záznam (šedě). Zajímavé je, že máme doklady o přítomnosti tohoto chování především u bazálních druhů krokodýlů.



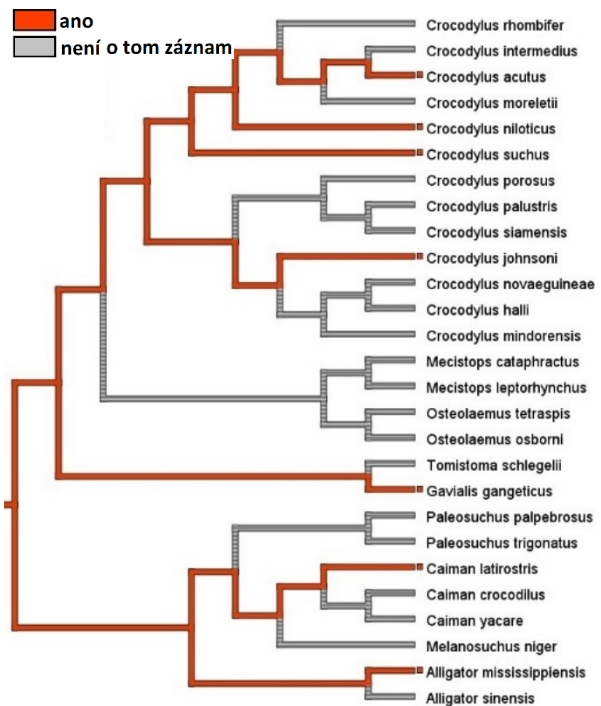
Obrázek 6. Výskyt tíšňového volání směřovaného od mláděte k dospělému u řádu Crocodylia. Pomocí barev je zakódováno, zda se vyskytuje (červeně) či o tom v literatuře chybí záznam (šedě). Je patrné, že tento znak je u krokodýlů téměř zcela univerzální a s vysokou pravděpodobností jej podědili po předcích.



Obrázek 7. Namapování typů hnízd (a) a výskyt společného hnízdění (b) u řádu Crocodylia. (a) druhy tvořící mohyly (žlutě), druhy hloubící jámy (modře), polymorfické druhy tvořící oba typy hnízd (bíló-černě); (b) nepřítomnost údaje o společném hnízdění v literatuře (žlutě), doložené společné hnízdění (modře). Převzato z Murray a kolektiv (2020).



Obrázek 8. Fylogenetický strom znázorňující vytvářené typy hnízd jednotlivými druhy řádu Crocodylia. Druhy hloubící jámy (červeně), druhy stavějící mohyly (černě), druhy, které mohou tvořit oba dva typy hnízd (červeně-černě).



Obrázek 9. Výskyt společného hnízdění u krokodýlů. Společné hnízdění (červeně), chybějící záznam v literatuře (šedě). Oproti práci Murray a kolektiv (2020) je vidět, že se podařilo dohledat navíc přítomnost společného hnízdění u aligátora severoamerického (*Alligator mississippiensis*). Doplnění přítomnosti tohoto chování u bazálního druhu krokodýla zásadně ovlivní výsledek rekonstrukce ancestrálního stavu znaku celé skupiny (viz srovnání s obrázkem 7b).

4. Diskuse a závěr

Z mé bakalářské práce shrnující dostupné literární prameny na téma rodičovské péče u krokodýlů vyplývá, že krokodýli sdílejí mnoho typů rodičovského chování s dalšími příbuznými skupinami obratlovců. Akustická komunikace hraje důležitou roli v rodičovském chování ptáků, avšak mnohem méně je vyvinutá u šupinatých plazů. Tento typ komunikace i u želv, skupiny sesterské archosaurům, obvykle nehraje tak významnou roli jako u krokodýlů a ptáků. Nicméně se najdou výjimky, které nám rodičovské chování u krokodýlů velice připomínají.

Zajímavým společným znakem pro všechny uvedené skupiny obratlovců je hojný výskyt vícenásobného otcovství. Zvláště pak mezi ptáky a krokodýly, což poukazuje na možnou ancestrální vlastnost Archosaurů.

Stavba a ochrana hnízd se vyskytuje jak u krokodýlů, tak ve všech dalších uvedených skupinách tzn. u želv, šupinatých plazů a ptáků. Často mohou mít tato hnízda odlišnou podobu, ale slouží stejnému účelu, a to k ochraně vajec a tím i potomstva. Hnízda u řádu *Crocodylia* staví vždy samice.

Aktivní ochranu mláďat po vylíhnutí či narození nalezneme opět ve všech skupinách, ovšem u šupinatých plazů a želv se jedná spíše o výjimečný typ rodičovské péče. Oproti tomu u ptáků je postnatální péče i s ochranou mláďat velmi obvyklá.

Pohlaví, které obvykle investuje více energie do rodičovské péče, je u krokodýlů samice, podobně jako u šupinatých plazů. Také byl nadnesen spíše skeptický pohled na krmení mláďat dospělými krokodýly. Jinak tomu však bylo u vyhynulých dinosaurů, kde jsou časté předpoklady, že se zvyšování fitness potomků prostřednictvím poskytování potravy od rodičů mohlo vyskytovat (Varricchio et al., 2008).

Z dostupných literárních pramenů byla vytvořena ucelená tabulka s vybranými aspekty parentální péče u všech známých druhů krokodýlů. Vzhledem k obtížnému pozorování některých druhů, a i s přihlédnutím na poměrně nedávno popsané 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 řádem *Crocodylia*. I přes poměrně dlouhou dobu oddělení recentních čeledí v tomto řádu (viz obrázek 1) je většina vyhledávaných aspektů parentální péče univerzální a je téměř vždy zastoupena alespoň jedním druhem u všech tří čeledí. Samozřejmě je třeba upozornit, že všechny tři recentní čeledi krokodýlů si jsou stále blízce příbuzní a představují zlomek původně velice bohaté skupiny. Tudíž je někdy dosti obtížné s větší jistotou určit sociální život předků pouze s pomocí informací o moderních krokodýlech (Godoy et al., 2019; Godoy & Turner, 2020), proto se často pro snad přesnější interpretaci ancestrálního znaku snažím nacházet paralely s blízce příbuznými skupinami, především s ptáky.

Společné hnízdění bylo zdokumentováno u 7 druhů krokodýlů a je zajímavé, že se vyskytuje u všech druhů, které tvoří pro svou snůšku striktně hnízdí jamy. Díky doplnění údaje o výskytu společného hnízdění u aligátora severoamerického (*A. mississippiensis*), který je na bázi krokodýlů, se změnil i výsledek rekonstrukce ancestrálního stavu tohoto znaku oproti publikaci Murray a kolektiv (2020). Tento typ společného hnízdění mohl být původní pro celou skupinu Crocodylia (viz obrázek 9).

U 25 druhů krokodýlů se podařilo v různé míře najít zmínky o přítomnosti či absenci obrany hnízda. Tento aspekt reprodukčního chování se vyskytoval u všech těchto druhů, s výjimkou krokodýla Johnstonova (*Crocodylus johnsoni*). V téměř všech případech se jednalo o obranu zprostředkovanou samicí, kromě kajmana brýlového (*Caiman crocodilus*), kde se objevil záznam i o samčím obraném chování hnízda. Právě pozorování spolehlivě určeného samce kajmana brýlového přineslo další novou informaci do kontextu rodičovské péče u krokodýlů oproti práci Murray a kolektiv (2020), kde tato informace nalezena nebyla. Hnízdí chování je u krokodýla Johnstonova (*Crocodylus johnsoni*) poměrně dobře prozkoumáno a jelikož nebyla nalezena jediná zmínka o obraném chování, i když se při výzkumech poblíž hnízda často vyskytoval, byl tento druh do tabulky zanesen jako neposkytující obranu hnízda.

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.

Návštěvnost hnízda vykazovalo 26 druhů krokodýlů. V naprosté většině šlo o samice, ale v některých vzácných případech, se podařilo nalézt pozorování o samcích zdržujících se poblíž hnízd, a dokonce o pomoci při líhnutí zprostředkovanou samcem a zakončenou odnesením potomků do vody. Jako impulz pro příchod k hnízdu slouží akustické projevy líhnoucích se mláďat (Lang et al., 1986). Pokud bych se zde měl vymezit vůči review shrnujícímu rodičovskou péči u krokodýlů od Murray a kolektiv (2020), podařilo se mi navíc doplnit údaje o hlídání a návštěvnosti hnízda o to, kterého z rodičů se péče týká. V naprosté většině se jedná o matku, ale péče otce zde není zcela vyloučena.

Tvoření jeslí je další univerzální a zřejmě tedy ancestrální vlastností krokodýlů, kterou se podařilo v literatuře nalézt ve všech rodech kromě rodu *Tomistoma*. Poslední přežívající druh v tomto rodě gaviál sundský (*Tomistoma schlegelii*), je však velice málo prozkoumaný a vzhledem k tomu, že do nedávna nebyl dokonce ani důkaz o akustické komunikaci při námluvách, je možné že se tento typ chování ještě podaří zdokumentovat.

U všech druhů krokodýlů, kde se podařilo dohledat v literatuře údaje, bylo zjištěno, že se vyskytuje nějaká forma slyšitelné akustické komunikace při námluvách.

Popis akustická komunikace dospělce s mláďaty je v literatuře velice málo zastoupené a podařilo se ji zdokumentovat pouze u 4 druhů bazálních krokodýlů. Existuje spousta akustických reakcí

dospělců na nouzová volání mláďat. Obvykle se však jedná o hrozby, které jsou směřovány od dospělého směrem k případnému predátorovi či hrozbě nikoliv zpátky k mláděti (Vergne et al., 2009). Akustická komunikace od dospělého směrem k mláďatům, která je zahrnuta v mé práci, se týká neagresivního akustického projevu, který obvykle způsobil přiblížení se mláďat k dospělému, který tento zvuk vydával (obvykle samici), nebo jeho následování při přesunu. Opět bych se zde rád vymezil oproti práci Murray a kolektiv (2020), kde předchozí aspekty rodičovského chování, tj. tvorba jeslí a akustická komunikace směřovaná od dospělého k mláděti nebyly v práci vůbec zahrnuty.

Další aspekt akustické komunikace, kterou jsem v reprodukční strategii krokodýlů hledal, bylo vydávání tíšňového volání mláďat, které se podařilo najít ve všech krokodýlích rodech a zároveň u naprosté většiny druhů a je tedy zřejmě ancestrálním znakem krokodýlů.

Tíšňové volání navazuje na další hledaný druh chování, a to obrana mláďat dospělcem. Obvykle se jedná o obranu zprostředkovanou rodičem, avšak například u gaviála indického či aligátora severoamerického i jiným dospělým jedincem. Tento druh chování se podařilo nalézt u 22 druhů a velice často bylo vykonávané oběma pohlavími. U třech druhů krokodýlů se podařilo vyhledat, že je přítomná produkce tíšňového volání u mláďat, ale není zdokumentována jejich obrana dospělcem. Jelikož se zdá být obrana mláďat jako ancestrální a tíšňové volání je u mláďat přítomné, je možné, že vlastnost obrany mláďat druhotně zanikla? Jsou druhy krokodýlů, kteří své potomky chrání striktně a reagují na naprostou většinu tíšňového volání (Webb et al., 1977). U některých dalších druhů se ale toto chování může individuálně dosti lišit a míra obrany může být různá. Další možné vysvětlení může být v malém množství informací o některých druzích. Avšak u krokodýla kubánského by toto tvrzení nebylo příliš pravdivé a bylo by velkou náhodou, pokud by se obrana mláďat vyskytovala, ale dodnes nebyla zdokumentována.

Jelikož mám to štěstí již několik let s krokodýly pracovat v krokodýlí zoo Protivín, je v této bakalářské práci 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 nemohl souhlasit i vzhledem k vlastnímu pozorování samice tomistomy jménem Afrodita v zoo Protivín, která svou snůšku pečlivě chránila. I po přemístění vajíček do inkubátoru si původní místo svého hnízda nadále celé měsíce hlídala a agresivně bránila. Nicméně v novějších článcích se mé pozorování potvrdilo. Stále však nikde nebylo zaručeně dohledatelné, jaké pohlaví obranu hnízda zprostředkovává. Z mého pozorování se jednalo výlučně o samici, zatímco samec žádné aktivní chování v obraně či návštěvnosti hnízda neprojevoval. U tohoto druhu to však nebylo jediné pozorování, které jde proti známé literatuře nebo v ní chybí. U tomistom byla do nedávné doby popírána také 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.

Vypracování této práce zabralo spoustu času a někdy jsem musel být vynalézavý, abych se propracoval k informacím, které jsem potřeboval. Například najít informace o hnízdní ekologii a reprodukčním chování *Crocodylus halli* bylo velice obtížné vzhledem k jeho poměrně nedávnému oficiálnímu určení jako samostatného druhu. Nakonec jsem k tomuto druhu informace vyhledal pomocí určení jeho výskytu. Práce, které byly dříve psané jako o druhu *Crocodylus novaeguineae*, byly ve skutečnosti o druhu *Crocodylus halli*, pouze se o tom v té době ještě nevědělo a tento druh nebyl uznáván. Podobně jsem postupoval například u *Osteolemus osborni*, kde jsem si musel dávat velký pozor, jelikož existuje poměrně velké území, kde může dojít k sympatrickému rozšíření obou druhů. Stejně tak i kontrola některých starších prací, ze kterých jsem čerpal informace, byla dosti důležitá. Ne vždy byly informace doopravdy dohledatelné ve zdrojích, které byly uváděny. Někdy se jednalo o informace, které již právě náleží jinému druhu krokodýla. Jinde zas byly napsané pouze domněnky a v některých pracích pak byly chybně interpretovány jako skutečná fakta. Každopádně vypracování této práce, i přes všechny obtíže, přineslo do mého života spoustu důležitých informací a zkušeností.

Doufám tedy, že tato práce přináší zajímavé a ucelené shrnutí dostupné literatury na téma parentální péče u krokodýlů. Krom samotného popisu rodičovského chování jsem se snažil zasadit tento typ chování i do evolučního kontextu celé skupiny Archosauria. 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 raného dětství. Nicméně doufám, že můj další přínos pro krokodýly nebude jen teoretický, ale i praktický v jejich ochraně.

Věřím, že se mi povedlo splnit vytyčené cíle bakalářské práce. V prvním bodu se mi povedlo shrnout veškerou dostupnou literaturu na téma rodičovské péče u krokodýlů, a to i s ohledem na to, jaké pohlaví se péči věnuje. V textu byly popsány typy akustické komunikace jako například akustické projevy při námluvách, řev v chóru, agonistické projevy, kontaktní volání či tíšňové volání. Také bylo popsáno, od koho a komu je tento typ akustických projevů mířen. Obvykle se jednalo o akustickou komunikaci, která probíhala mezi mládřaty, mládřaty směrem k dospělcům, či mezi dospělci navzájem, avšak mnohem méně je zmapovaná akustická komunikace směrem od dospělého k mláděti. Závěrem byly získané údaje namapovány na fylogenetický strom a pomocí analýzy rekonstrukce ancestrálního stavu znaku pro jednotlivé typy rodičovského chování sledována jejich distribuce a evoluce. Výsledky byly následně interpretovány v kontextu evoluce parentální péče jak u krokodýlů, tak v celé skupině Archosauria.

5. Seznam použité literatury

- Abercrombie, C. L. (1978). Notes on West African Crocodylians (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Herpetology*, 12(2), 260.
- 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)
- Allsteadt, J. (1994). Nesting Ecology of *Caiman crocodilus* in Cano Negro, Costa Rica. *Journal of Herpetology*, 28(1), 12.
- 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*.
- 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*. Evolution, 655-669.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Barragán-Contreras, L. A., Antelo, R., & Amézquita, A. (2021). Not only big bulls—Correlation between morphometry, reproductive success, and testosterone level in a flooded savannah population of the Spectacled Caiman (*Caiman crocodilus*). *Canadian Journal of Zoology*, 99(7), 580–587.
- 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*.
- 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.
- 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.
- Bonke, R., Whitaker, N., Roedder, D., & Boehme, W. (2015). Vocalizations in two rare crocodylian species: A comparative analysis of distress calls of *Tomistoma schlegelii* (Müller, 1838) and *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789). *North-Western Journal of Zoology*, 11(1), 151-162.
- 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.
- Borteiro, C., Gutiérrez, F., Tedros, M., Kolenc, F., & Martins Verdade, L. (2023). Capture methods of *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (Crocodylia, Alligatoridae) in northern Uruguay, with notes of defensive and feeding behaviours. *Revista de Biología Neotropical / Journal of Neotropical Biology*, 19(esp), 153–164.
- Brazaitis, P., & Watanabe, M. E. (2011). Crocodylian behaviour: A window to dinosaur behaviour? *Historical Biology*, 23(1), 73–90.
- 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.

- Britton, A. R. (2001). Review and classification of call types of juvenile crocodylians and factors affecting distress calls. *Crocodylian biology and evolution*, 18, 364–77.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Cintra, R. (1988). Nesting Ecology of the Paraguayan Caiman (*Caiman yacare*) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology*, 22(2), 219.
- 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.
- 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.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375–1383.
- Combrink, X., Warner, J. K., & Downs, C. T. (2017). Nest-site selection, nesting behaviour and spatial ecology of female Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*) in South Africa. *Behavioural Processes*, 135, 101–112.
- Da Silveira, R., Magnusson, W. E., & Campos, Z. (1997). Monitoring the distribution, abundance and breeding areas of *Caiman crocodilus crocodilus* and *Melanosuchus niger* in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia, Brazil. *Journal of herpetology*, 514–520.
- Davis, L. M., Glenn, T. C., Elsey, 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.
- Deitz, D. C., & Hines, T. C. (1980). Alligator Nesting in North-Central Florida. *Copeia*, 1980(2), 249.
- 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.
- Dobson, F. S., Correia, H. E., & Abebe, A. (2024). How much multiple paternity should we expect? A study of birds and contrast with mammals. *Ecology and Evolution*, 14(3), e11054.
- 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.
- Eaton, M. J. (2004). 2nd Annual Report on the WCS Central African Crocodile Research Program: Congo and Gabon. Global Crocodile Conservation Program. Wildlife Conservation Society, Bronx, NY.
- Edvardsson, M., Champion De Crespigny, F. E., & Tregenza, T. (2007). Mating Behaviour: Promiscuous Mothers Have Healthier Young. *Current Biology*, 17(2), R66–R67.
- Enax, J., Fabritius, H.-O., Rack, A., Prymak, O., Raabe, D., & Epple, M. (2013). Characterization of crocodile teeth: Correlation of composition, microstructure, and hardness. *Journal of Structural Biology*, 184(2), 155–163.
- 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.
- Faure-Brac, M. G., & Cubo, J. (2020). Were the synapsids primitively endotherms? A palaeohistological approach using phylogenetic eigenvector maps. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1793).
- 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.
- Ferguson, A. L., Varricchio, D. J., Piña, C. I., & Jackson, F. D. (2017). From eggs to hatchlings: nest site taphonomy of american crocodiles (*Crocodylus acutus*) and broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Palaios*, 32(5), 337–348.

- Fergusson, R. A. (2010). Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan, 3rd edn (eds Manolis SC, Stevenson C), 84–89.
- Fernández, G. J., & Reborada, 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.
- 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.
- Furness, A. I., & Capellini, I. (2019). The evolution of parental care diversity in amphibians. *Nature Communications*, 10(1), 4709.
- 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.
- Ghosh, S. (2020). Morphometry, Nutrition and Health of the Marsh Crocodile (*Crocodylus palustris*) Conserved in the Chittagong zoo, Bangladesh. Chattogram Veterinary and Animal Science University.
- Giddings, L. A. (2020). Behavioural Response to Juvenile Distress Calls as a Measure of Extended Care in Crocodylians (Doctoral dissertation, University of Bristol).
- Godoy, P. L., Benson, R. B. J., Bronzati, M., & Butler, R. J. (2019). The multi-peak adaptive landscape of crocodylomorph body size evolution. *BMC Evolutionary Biology*, 19(1), 167.
- Godoy, P. L., & Turner, A. H. (2020). Body Size Evolution in Crocodylians and Their Extinct Relatives. In Wiley, *Encyclopedia of Life Sciences* (1. vyd., s. 442–452). Wiley.
- Goodwin, T. M., & Marion, W. R. (2024). Aspects of the Nesting Ecology of American Alligators (*Alligator mississippiensis*) in North-Central Florida.
- 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). Biology and Evolution of Crocodylians str. 484.
- 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.
- 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.
- Hedrick, B. P., Schachner, E. R., & Dodson, P. (2022). Alligator appendicular architecture across an ontogenetic niche shift. *The Anatomical Record*, 305(10), 3088–3100.
- 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.
- 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.
- Hunt, R. H., & Watanabe, M. E. (1982). Observations on Maternal Behavior of the American Alligator, *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology*, 16(3), 235.
- 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 Australia scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs*, *17*(1), 145.
- Charrau, 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.
- Chih-Kuan Chen, Hao-Fen Chuang, Siao-Man Wu, & Wen-Hsiung Li. (2019). Feather Evolution from Precocial to Altricial Birds. *Zoological Studies*, (58).
- 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.
- Janes, D. E., Organ, C. L., Fujita, M. K., Shedlock, A. M., & Edwards, S. V. (2010). Genome Evolution in Reptilia, the Sister Group of Mammals. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, *11*(1), 239–264.
- 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.
- 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.
- 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 parental behavior in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *25*(1), 601–628.
- Khadka, B., Beshyal, 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.
- Khadka, B. B., Gairhe, K. P., Kharel, F., & Malla, S. (2013, May). Captive, semi-captive gharial management and husbandry techniques in Chitwan National Park, Nepal. In World crocodile conference. Proceedings of the 22nd working meeting of the IUCN-SSC Crocodile Specialist Group, Negombo, Sri Lanka (Vol. 21, No. 23, pp. 36–40).
- Kim, K. W., Roland, C., & Horel, A. (2000). Functional Value of Matrophagy 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 parental 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.
- Kofron, C. P. (1993). Behavior of Nile Crocodiles in a Seasonal River in Zimbabwe. *Copeia*, *1993*(2), 463.
- Kofron, C. P., & Steiner, C. (1994). Observations on the African Dwarf Crocodile, *Osteolaemus tetraspis*. *Copeia*, *1994*(2), 533.
- 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.
- 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.
- Lebuff, C. R. (2024). *Observations on Captive and Wild North American Crocodylians*.
- Lee, J. R., Burke, V. J., & Gibbons, J. W. (1997). Behavior of Hatchling *Alligator mississippiensis* Exposed to Ice. *Copeia*, *1997*(1), 224.
- Lang, J. W. (2017). Acoustic communication in Gharials (*Gavialis gangeticus*).
- Lang, J. W., & Andrews, H. V. (1994). Temperature-dependent sex determination in crocodylians. *Journal of Experimental Zoology*, *270*(1), 28–44.

- Lang, J. W., Andrews, H., & Whitaker, R. (1989). Sex determination and sex ratios in *Crocodylus palustris*. *American Zoologist*, 29, 935–952.
- Lang, J. W. (1987). Crocodilian behaviour: Implications for management. *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*, 1987, 273–294.
- 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.
- 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 zoológica 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.
- Lyson, T. R., & Bever, G. S. (2020). Origin and Evolution of the Turtle Body Plan. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51(1), 143–166.
- Magnusson, W. (1980). Habitat Required for Nesting by *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylidae). *Wildlife Research*, 7(1), 149.
- Magnusson, W. E. (1980). Hatching and Creche Formation by *Crocodylus porosus*. *Copeia*, 1980(2), 359.
- Magnusson, W. E., Sanaiotti, T. M., & Sanaiotti, 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.
- 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.
- 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.
- Matsubara, K., O'Meally, D., Azad, B., Georges, A., Sarre, S. D., Graves, J. A. M., Matsuda, Y., & Ezaz, T. (2016). Amplification of microsatellite repeat motifs is associated with the evolutionary differentiation and heterochromatinization of sex chromosomes in Sauropsida. *Chromosoma*, 125(1), 111–123.
- McVay, J. D., Rodriguez, D., Rainwater, T. R., Dever, J. A., Platt, S. G., McMurry, S. T., Forstner, M. R. J., & Densmore, L. D. (2008). Evidence of multiple paternity in Morelet's Crocodile (*Crocodylus moreletii*) in Belize, CA, inferred from microsatellite markers. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 309A(10), 643–648.
- Milián-García, Y., Jensen, E. L., Mena, S. R., Pérez Fleitas, E., Sosa Rodríguez, G., Guerra Manchena, L., Espinosa López, G., & Russello, M. A. (2016). Genetic evidence for multiple paternity in the critically endangered Cuban crocodile (*Crocodylus rhombifer*). *Amphibia-Reptilia*, 37(3), 273–281.
- Mobaraki, A., Abtin, E., Kami, H. G., & Kiabi, B. H. (2013). Reproductive biology of the Mugger Crocodile, *Crocodylus palustris*, in Iran (Reptilia: Crocodylidae). *Zoology in the Middle East*, 59(3), 207–213.
- Mock, D. W. (2022). Parental care in birds. *Current Biology*, 32(20), R1132–R1136.
- Modesto, S. P., & Anderson, J. S. (2004). The Phylogenetic Definition of Reptilia. *Systematic Biology*, 53(5), 815–821.
- Moller, A. P. (2000). The evolution of paternity and paternal care in birds. *Behavioral Ecology*, 11(5), 472–485.
- Møller, A. P., & Thornhill, R. (1998). Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour*, 55(6), 1507–1515.
- Montini, J. P., Piña, C. I., Larrera, 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.
- Moore, M. K., & Ball, R. M. (2002). Multiple paternity in loggerhead turtle (*Caretta caretta*) nests on Melbourne Beach, Florida: A microsatellite analysis. *Molecular Ecology*, 11(2), 281–288.
- Morales, M. B., Alonso, J. C., & Alonso, J. (2002). *Annual BlackwellScienceLtd productivity and individual female reproductive success in a Great Bustard Otis tarda population*.
- Murphy, J. B., Evans, M., Augustine, L., & Miller, K. (2016). Behaviors in the Cuban crocodile (*Crocodylus rhombifer*). *Herpetological Review*.
- Murray, C. M., Crother, B. I., & Doody, J. S. (2020a). The evolution of crocodilian 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.
- Nagar, V. (b.r.). *Zoo Outreach Organization*.
- 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.
- Ogden, J. C. (1978). Status and Nesting Biology of the American Crocodile, *Crocodylus acutus*, (Reptilia, Crocodylidae) in Florida. *Journal of Herpetology*, 12(2), 183.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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 observation of foraging behaviour of Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) in northern Belize.
- Platt, S. G., Rainwater, T. R., Thorbjarnarson, J. B., & McMurry, S. T. (2008). Reproductive dynamics of a tropical freshwater crocodilian: Morelet's crocodile in northern Belize. *Journal of Zoology*, 275(2), 177–189.
- Platt, S. G., & Thorbjarnarson, J. B. (2000). Nesting Ecology of the American Crocodile in the Coastal Zone of Belize. *Copeia*, 2000(3), 869–873.
- Ploeg, J., Rodriguez, D., Tarun, B., Guerrero, J., Balbas, M., Telan, S., ... & van Weerd, M. (2008). Crocodile, Rehabilitation, Observance and Conservation (CROC) project: the conservation of the critically endangered Philippine crocodile (*Crocodylus mindorensis*) in Northeast Luzon, the Philippines.
- 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].
- Reber, S. A. (2018). Crocodilia communication. *Encyclopedia of animal cognition and behavior*. Springer, Cham, 1-10.
- 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.
- Rossi Lafferriere, N. A., Antelo, R., Alda, F., Mårtensson, D., Hailer, F., Castroviejo-Fisher, S., Ayarzagüena, J., Ginsberg, J. R., Castroviejo, J., Doadrio, I., Vilá, C., & Amato, G. (2016). Multiple Paternity in a Reintroduced Population of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) at the El Frío Biological Station, Venezuela. *PloS one*, 11(3), e0150245.
- 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.
- 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.
- Saiya, H. G., & Heij, C. J. (2021). Conservation management rules for reconstructing Moluccan Scrubfowl (*Eulipoa wallacei*) egg-laying habitats. *Ornis Hungarica*, 29(1), 47–65.
- 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.
- Shapira, N. (2008). Prenatal Nutrition: A Critical Window of Opportunity for Mother and Child. *Women's Health*, 4(6), 639–656.
- Sicuro, F. L., lack-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.
- 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.
- 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. (2011a). Determinants of Habitat Selection by Hatchling Australian Freshwater Crocodiles. *Plos one*, 6(12), e28533.
- Somaweera, R., Webb, J. K., & Shine, R. (2011b). 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.
- Staniewicz, A. M. (2020). Acoustic communication of rare and threatened crocodylians and its use for population monitoring (Doctoral dissertation, University of Bristol).
- Stille, B., Madsen, T., & Niklasson, M. (1986). Multiple Paternity in the Adder, *Vipera berus*. *Oikos*, 47(2), 173.
- 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.
- Taborsky, B., & Taborsky, M. (1999). The Mating System and Stability of Pairs in Kiwi Apteryx spp. *Journal of Avian Biology*, 30(2), 143.
- 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.
- 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.
- 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., Aubin, T., Taylor, P., & Mathevon, N. (2011). Acoustic signals of baby black caimans. *Zoology*, 114(6), 313–320.
- 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.
- Villamarín-Jurado, F., & Suárez, E. (2007). Nesting of the Black Caiman (*Melanosuchus niger*) in Northeastern Ecuador. *Journal of Herpetology*, 41(1), 164–167.
- 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)
- 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.
- Vliet, K. A. (1989). Social Displays of the American Alligator (*Alligator mississippiensis*). *American Zoologist*, 29(3), 1019–1031.
- Waitkuwait, W. E. (1985). Investigations of the breeding biology of the West-african slender-snouted crocodile *Crocodylus cataphractus* Cuvier, 1824. *Amphibia-Reptilia*, 6(4), 387–399.

- Waitkuwait, W. E. (1986). Present knowledge on the West African slender-snouted crocodile, *Crocodylus cataphractus* Cuvier 1824 and the West African dwarf crocodile *Osteolaemus tetraspis*, Cope 1861. *Crocodyles. Their ecology, management, and conservation*, 260-275.
- 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.
- Webb, G. J., Manolis, S. C., & Buckworth, R. (1983). *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area N. T., VI. Nesting Biology. *Wildlife Research*, 10(3), 607-637.
- 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, G. J. W., Messel, H., & Magnusson, W. (1977). The Nesting of *Crocodylus porosus* in Arnhem Land, Northern Australia. *Copeia*, 1977(2), 238.
- 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.
- 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.
- Westergaard, B., & Ferguson, M. W. J. (1987). Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*. Later development in the lower jaws of embryos, hatchlings and young juveniles. *Journal of Zoology*, 212(2), 191–222.
- While, G. M., Uller, T., & Wapstra, E. (2009). Family conflict and the evolution of sociality in reptiles. *Behavioral Ecology*, 20(2), 245–250.
- Whittaker, D. J., & Hagelin, J. C. (2021). Female-Based Patterns and Social Function in Avian Chemical Communication. *Journal of Chemical Ecology*, 47(1), 43–62.
- 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.
- Whittaker, N. (2007). Extended parental care in the Siamese crocodile (*Crocodylus siamensis*). *Russian Journal of Herpetology*, 14(3), 203-206.
- Whittaker, R., & Daniel, RC (1982). Status of Asian crocodiles. In *Crocodyles: Proceedings of the 5th Working Meeting of Crocodile Specialist Group of the Species Survival Commission International Union for Conservation of Nature and Natural Resources* volané ve Florida State Museum, Gainesville, Florida, USA, August 12 to 16, 1980 (str. 237). IUCN.
- 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.
- Zhang, F., Messenger, K., & Wang, Y. (2015). Relationship between nest defence behaviours and reproductive benefits in Chinese alligators. *Amphibia-Reptilia*, 36(2), 141–147.
- 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. *Crocodyle Specialist Group Newsletter*, 26(3), 16-17.