

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Vendula Bérová

**Faktory rodičovské péče ovlivňující přežívání mláďat a fitness rodičů u ptáků**

**– význam rodičovské péče po opuštění hnízda**

Factors of parental care affecting survival of fledglings and parental fitness in birds

– importance of parental care in post-fledging period

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultant: prof. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2024

Poděkování:

Děkuji své školitelce RNDr. Evě Landové, Ph.D. za cenné rady a připomínky při psaní této bakalářské práce.

Prohlášení:

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

V Praze dne: 7. 8. 2024

Vendula Běrová

## **Abstrakt:**

Rodičovská péče má zásadní vliv jak na individuální úspěch mláďat, tak na celkovou aktuální i budoucí zdatnost jejich rodičů. Většina prací studujících náklady vs benefity spojené s rodičovskou péčí u ptáků se zaměřuje na období inkubace a popřípadě následnou péči na hnízdě. Avšak z hlediska samotného přežívání mláďat, ale i další zvýšení „ceny“ rodičovské péče představuje kritický bod období, kdy mláďata opouštějí hnízdo a nabývají samostatnosti. Úspěch v tomto období je spojován se zvýšenou pravděpodobností dožití se následujícího roku. V této práci se zaměřím na vliv rodičovské péče u ptáků v období po vylétnutí z hnízda a na konkrétní parametry ilustrující změny fitness rodičů a mláďat. U jednotlivých druhů budu výsledky interpretovat s přihlédnutím k různým ekologickým faktorům (altriciální vs precociální ptáci, krátkověkost vs dlouhověkost, typ přijímané potravy) ovlivňujícím délku rodičovské péče a její podobu (krmení, ochrana před predátory, sociální podpora apod).

Klíčová slova: péče po opuštění hnízda, konflikt mezi rodiči a potomky, přežívání mláďat, rodičovská investice, fitness

## **Abstract:**

Parental care has plays a crucial role in both the individual success of the chicks and the overall current and future fitness of their parents. Most studies examining the costs versus benefits of parental care in birds focus on the incubation period and the subsequent care at the nest. However, in terms of chick survival and further increasing the "cost" of parental care, the critical period comes when chicks leave the nest and become independent (the post-fledging period). Success during this time is associated with an increased likelihood of surviving to the following year. In this paper, I will focus on the impact of parental care on birds during the post-fledging period and the specific parameters illustrating changes in the fitness of parents and their offspring. For each species, I will interpret the results considering various ecological factors (altricial vs. precocial birds, short-lived vs. long-lived species, feeding strategy etc.) that influence the duration and form of parental care (feeding, protection from predators, social support, etc.).

Keywords: post-fledging, parent-offspring conflict, offspring survival, parental investment, fitness

## Obsah

<b>Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>Evoluce parentální péče u ptáků a příbuzných skupin</b> .....	<b>2</b>
<b>Ontogeneze mláďat a různé formy rodičovské péče</b> .....	<b>4</b>
Rozdělení mláďat z hlediska ontogeneze .....	4
Vývoj v hnízdě a v pohnízdním období .....	5
<b>Spor o délku trvání péče – dlouhodobé investice</b> .....	<b>7</b>
Současná a budoucí investice a její vliv na přežívání rodičů .....	7
Přenosový efekt u rodičů – vliv péče na fitness .....	7
<b>Spor o délku trvání péče – krátkodobé investice</b> .....	<b>11</b>
Hypotéza rodičovské manipulace .....	12
Hypotéza kompetice mezi mláďaty .....	15
Hypotéza příbuzenské selekce .....	15
Hypotéza volby ptáčete .....	16
<b>Klíčové life-history parametry ovlivňující přežívání mláďat</b> .....	<b>17</b>
Tělesná hmotnost a délka křídel .....	17
Dostupnost potravy a potravní ekologie druhu .....	18
Lokalita a typ hnízda .....	18
<b>Rodičovská péče v období po opuštění hnízda</b> .....	<b>20</b>
Druhy s dlouhou péčí v období po opuštění z hnízda .....	20
Druhy se zkrácenou péčí v období po opuštění z hnízda .....	23
<b>Diskuze a závěr práce</b> .....	<b>27</b>
<b>Seznam použité literatury</b> .....	<b>31</b>

# Úvod

Zkoumáním rodičovské péče se zabývají generace vědců. Nejstarší prameny sahají do starověkého Řecka. Už Aristoteles se ve svém díle *Historia Animalium* snažil zdokumentovat složité aspekty rodičovské péče, od stavění hnízda po starostlivost o ptáčata (Aristoteles, překlad D. M. Balme 2002). Těmto jevům přikládal velký význam a svými pozorováními položil základy ornitologie.

Oblast rodičovské péče se dotýká několika široce studovaných témat v oblasti behaviorální ekologie, např. „přenosový efekt“ rodičovské péče u migrujících ptáků (Jones 2022), vliv pohlaví rodiče na intenzitu poskytované péče (Draganoiu et al. 2005, Wheelwright et al. 2003, Eldegard a Sonnerud 2011), vztah mezi velikostí snůšky a přežíváním rodičů a potomků (Dijkstra et al. 1990) nebo péče u druhů s dvěma snůškami (Grüebler a Naef-Daenzer 2008, Parejo a Danchin 2006). Rodičovské investici během inkubace a během péče o mláďata v hnízdě byla věnována velká pozornost a pojednává o nich několik shrnujících review a knih (Mock 2022, Cockburn 2006, Clutton-Brock 1991). Ovšem období po výletu hnízda, které je zlomovým bodem v životě ptáka, není věnována taková pozornost. Toto téma není plně prostudováno a zůstává mnoho nezodpovězených otázek (Rozhodují o odletu z hnízda rodiče nebo mláďata? Jaký vliv má péče v období po vylétnutí z hnízda na fitness u migrujících druhů? Jak potravní ekologie ovlivňuje péče v období po vylétnutí z hnízda, jaké jsou rozdíly v délce péče o mláďata druhů s podobnou ekologickou nikou v tropech a mimo ně?).

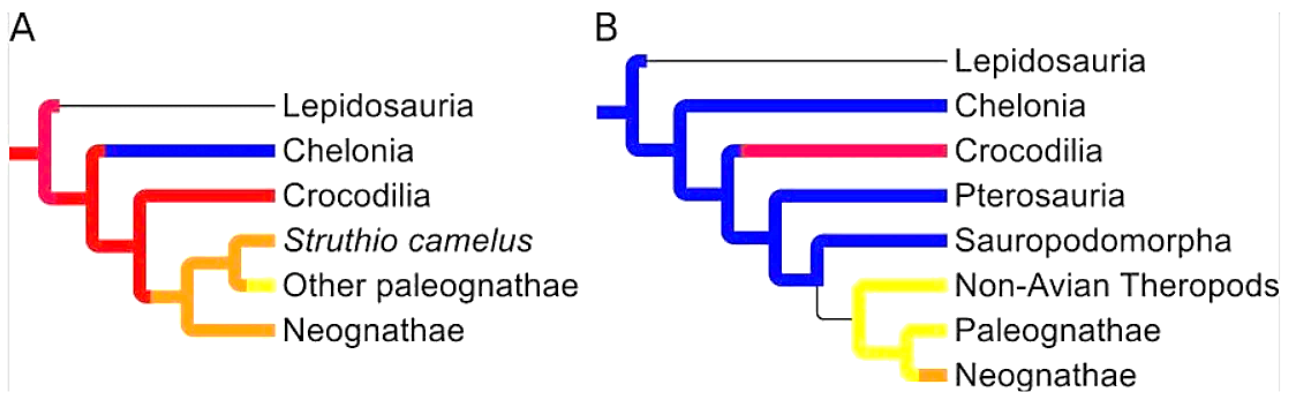
V současné době toto téma opět nabírá na atraktivitě, což lze doložit množstvím nových studií zabývajících se touto problematikou (Pigniczki 2022, Elliott 2021, Jones a Ward 2020, Sunde a Naundrup 2016). V této práci se zaměřím na optimalizaci investic rodičů období po vylétnutí z hnízda, jejich vliv na vlastní fitness a fitness mláďat a na druhou stranu na optimalizaci mezi krátkodobou a dlouhodobou investicí do potomstva z pohledu rodičů. Na závěr se budu věnovat zjištěným life-history parametrům i vnějším faktorům prostředí, které významně ovlivňují trvání péče a přežívání mláďat u studovaných druhů ptáků

Obecným cílem této práce je shrnout studie sledující období, kdy mláďata opouští hnízdo a rodičovskou péči v tomto období a v období následujícím (po vylétnutí z hnízda). Jedním z dílčích cílů této práce je na základě relevantní literatury prozkoumat kompromisy mezi krátkodobými a dlouhodobými investicemi do potomstva a jejich dopady na fitness rodičů a přežívání mláďat. Dalším dílčím cílem je identifikovat klíčové faktory ovlivňující přežívání

mláďat. Třetím dílčím cílem je porovnat rozdíly v životních strategiích mezi druhy se zkrácenou a prodlouženou péčí po výletu z hnízda.

## **Evoluce parentální péče u ptáků a příbuzných skupin**

Rodičovská péče se vyvinula několikrát nezávisle na sobě napříč živočišnou říší (Kokko a Jennions 2008). V současné době se stále vedou diskuze ohledně evolučního původu tohoto jevu. Poslední paleobiologické výzkumy naznačují, že péče o potomstvo jakožto evoluční strategie vznikla ještě před nástupem ptáků v rámci skupiny Diapsida (Carpenter 1999, Horner 2000). Existence alespoň nějaké formy rodičovské péče bychom potom mohli považovat za sdílený ancestrální znak (Varricchio et al. 2008), záleží ovšem na tom, jaké skupiny jsou do analýzy ancestrálního stavu znaků zahrnuty (Moore a Varricchio 2016, obr. 1). Starání se o potomstvo je fenomén týkající se téměř všech recentních linií Archosaurů (*Archosauria* je monofyletická skupina do které řadíme ptáky (*Aves*), krokodýli (*Crocodylia*), dinosaury (*Dinosauria*) a pterosauiry (*Pterosauria*) (Janke a Arnason 1997)). Pouze ptákům a krokodýlovitým se podařilo přežít vymírání na přelomu Terciéru a tudíž o nich máme jako u extantních skupin nejlepší evidenci o stavu rodičovské péče. U obou skupin byla opakovaně pozorována péče o potomstvo (Grigg a Kirshner 2015, Trutnau a Sommerlad 2006), nicméně u krokodýlů se vyskytuje častěji maternální péče a ta se zřejmě vyvinula nezávisle znovu (Moore a Varricchio 2016). U recentních ptáků je biparentální péče o potomstvo převládajícím jevem, nalezneme ji u 75% dosud známých druhů (Cockburn 2006). Podrobná metanalýza pak hovoří o 81 % druhů ptáků žijících v sociální monogamii s běžnou biparentální péčí, zatímco uniparentální péče ze strany samice je poměrně vzácná (8-9%) (Cockburn 2006). Pokud ovšem do fylogenetické analýzy ohledně evoluce parentální péče zahrneme i vymřelé linie ze skupiny Diapsida, jeví se jako ancestrální stav rodičovské péče forma samčí uniparentální péče, dnes existující hlavně u taxonu Paleognathe (běžci, tinamy). Biparentální péče se pak vyvinula až u taxonu Neognathae (nadřád zahrnující většinu řádů ptáků s moderním typem patra), ačkoliv je tento stav dnes nejběžnějším typem rodičovské péče u většiny druhů ptáků, viz níže (rekonstrukce ancestrálního stavu rodičovské péče u ptáků, viz obr 1., podle Moore a Varricchio 2016).



**Obr. 1** Přehled rekonstrukce ancestrálního stavu modu rodičovské péče u vybraných liniích taxonů Diapsida se zahrnutím pouze recentních taxonů (A) i vymřelých skupin (B).

A = Extantní taxony, B = Extinktní a extantní taxony.

modrá = žádná péče, červená = maternální péče, oranžová = biparentální péče, žlutá = parentální péče, bez barvy = nejasné/neurčité.

Díky různým evolučním tlakům se napříč druhy vyvinuly různé strategie rodičovské péče, přizpůsobené specifickým ekologickým podmínkám, životnímu cyklu a potřebám potomstva. Mimo přímou investici samice do velikosti vajec či snůšky patří mezi nejčastější způsoby poskytované rodičovské péče v úzkém slova smyslu nejčastěji hlídání snůšky, inkubování vajec, krmení a ochrana před predací (Cockburn 2006). Podrobnější analýzu benefitů, které v různých fázích života přináší mláďatům rodičovská péče rozebírá práce Klug a Bonsall. Důležité je zejména rozlišit v kterých zásadních ontogenetických či životních stádiích rodiče do svých potomků investují. Rodiče mohou zvýšit přežití potomků: (1) ve fázi, kdy rodiče a potomci žijí společně a mláďata jsou na nich do značné míry závislá; rodiče mohou (2) zlepšit kvalitu potomků způsobem, který povede ke zvýšení přežití potomků a/nebo reprodukce v budoucnu (další investice do růstu a kondice mláďat v pohnízním období), a mohou tak tedy činit i v době, kdy rodiče již nejsou s potomky na hnízdě, a/nebo mohou rodiče (3) přímo zvýšit reprodukční úspěšnost potomků tím, že rodiče a mláďata zůstanou spolu až do dospělosti (tolerance mláďat v teritoriu, doprovod při migraci, podpora v rámci sociální hierarchie). Dále v této práci autoři zdůrazňují, že rodiče mohou významně manipulovat s rychlostí vývoje potomků, což může představovat podstatný, avšak nedoceněný aspekt rodičovské péče (Klug a Bonsall 2014).

Výjimku z nejčastějšího typu biparentální péče tvoří druhy s kooperativním hnízděním (viz Cockburn 2006b), a dále pak obligátní hnízdní parazité, jako jsou například zástupci rodu kukaček (*Cuculus*) nebo čeledi vlhovců (*Icteridae*), kteří svá vejce kladou do pečlivě vybraných hnízd jiných druhů a nákladnou péči tak přesunou na svého hostitele (Davies 2000). Další

významnou odchylku tvoří čeleď tabonovitých (*Megapodiidae*), ti si vyvinuli unikátní strategii – svá vejce kladou do hromady tlejícího rostlinného materiálu (případně jiného exotermního materiálu), jehož teplo za ně inkubuje vejce. Jejich mláďata označujeme jako *superkociální* - ihned po vylíhnutí jsou plně nezávislá na svých rodičích.

## Ontogeneze mláďat a různé formy rodičovské péče

### Rozdělení mláďat z hlediska ontogeneze

Konkrétní podoba péče se odvíjí od toho, zda jsou mláďata spíše prekociální nebo altriciální (Gill 2007), s tím, že mezi těmito formami existují další přechody (viz Moore a Varriccio 2016). Ptačí mláďata se podle ontogenetického stupně dosaženého při vyklubání dají rozdělit na dvě hlavní skupiny – prekociální a altriciální. Studium z pohledu rodičovských investic se zpravidla zabývá altriciálními ptáky. Investice do mláďat se ale vyskytuje i u druhů s prekociálními mláďaty. Tyto vývojové módy se liší ve vícero aspektech, zde však budou nejvíce popsány rozdíly ve formě poskytované péče (Boos et al. 2007).

Prekociální mláďata jsou po vyklubání poměrně vyvinutá. Přichází na svět opeřená s otevřenými očima. Brzy po opuštění skořápky jsou schopná samostatného pohybu. Rodiče je zahřívají, ochraňují před predátory a vodí k potravě, nakrmit se ale zvládají sama (Dreitz 2009). U druhů s prekociálními mláďaty je častější uniparentální péče (Starck a Ricklefs 1998). Jako příklad lze uvést mláďata kasuárovitých (*Casuariidae*) (Winkler 2020). Také u celé řady vrubozobých se projevuje význam biparentální péče jako je hlídání mláďat před nebezpečím (zvýšená bdělost) (Williams et al. 1994), sociální zázemí, které nedovoluje vyhnat „rodinu z pastvy“ a podpora samce, která zvýší přežití samice a tím i celé skupiny (Schneider a Lamprecht 1990), či sociální podpora mláďat při případných konfliktech s jinými členy skupiny během zimního období (Scheiber et al. 2005).

Ve srovnání s mláďaty prekociálních ptáků jsou altriciální ptáčata po vyklubání zpravidla slepá, holá a naprosto bezbranná. Kvůli absenci izolujícího opeření nejsou schopná regulovat svou tělesnou teplotu a vyžadují neustálé zahřívání. Na své rodiče jsou na začátku svého vývoje plně odkázána, mimo jiné i přísunem potravy. Péče o ně je tak výrazně náročnější. Altriciální mláďata najdeme například v řádu pěvců (*Passeriformes*), ale i mimo u řady nepěvčích skupin jako jsou měkkozobí (*Columbiformes*), kukačky (*Cuculiformes*) a řada skupin vodních ptáků (distribuce altriciálního typu vývoje u ptáků shrnuto v Chen et al. 2019).



U druhů pečujících o altriciální mláďata, je častá biparentální péče ve formě krmení, zahřívání i obrany hnízda (Starck a Ricklefs 1998).

## Vývoj v hnízdě a v pohnízním období

Pro porozumění vývoji ptáku je třeba seznámit se s některými běžně používanými pojmy, které nemají české ekvivalenty. Vývoj mláďat začíná po snesení snůšky, v momentě, kdy rodiče začnou vajíčka zahřívát. Zahřívání je nutné po celou dobu inkubace a někdy se na něm podílí jen jeden z rodičů, jindy se střídají oba. Po určité inkubační době se vylíhnou ptáčata, která jsou bezprostředně po vyklubání potřebují od rodičů zahřívání a ochranu, u mláďat s altriciálním modem vývoje pak i potravu po celou dobu, kdy zůstávají v hnízdě rodičů a dále se vyvíjejí. Zde má role rodičů největší význam, neboť často jde o nejdelší etapu v ontogenetickém vývoji ptáčete s velice rychlým růstem. Jakékoli zanedbání v této fázi vývoje se projeví sníženou kondicí mláděte, v krajních případech může způsobit zakrnění růstu nebo dokonce úhyn jedince (Cockburn a Green 2001). V této fázi vývoje se mláďata ve společné snůšce dělí o rodičovskou péči a mohou mezi sebou do určité míry kompetovat o pozornost rodičů (žebrání, angl. „*begging*“) a některá mláďata jsou pak v rámci jedné snůšky silnější a v lepší kondici než jiná. Ale i žebrání jako forma kompetice o rodičovskou péči bývá energeticky náročná a může zde docházet k pozitivní zpětné vazbě (Neuenschwander et al. 2003). Nicméně existují studie, které tvrdí opak. McCartyho výzkum naznačuje, že žebrání není pro ptáčata energeticky náročná aktivita. Při srovnání metabolismu při aktivitě (angl. „*active metabolic rate*“) a odpočinku (angl. „*resting metabolic rate*“) je žadonění o potravu svou namáhavostí srovnatelné např. s energií kterou vydá dospělec na péči o peří (McCarty 1996). Potvrzení tohoto předpokladu by přineslo značné změny v porozumění dynamičnosti kompetice o zdroje mezi rodiči a potomky či mezi potomky samotnými.

Kompetice mezi mláďaty a kompenzační role rodičovské péče byla podrobně studována např. u amerického pěvce (*Passeriformes, Turdus migratorius*), kde se prokázalo, že rodiče jednoho pohlaví (samice) mohou tento negativní efekt kompetice mezi mláďaty kompenzovat. Samice se selektivně snaží krmit vždy nejslabší z mláďat a pokud je její podíl na rodičovské péči větší než u samce je schopna nerovnost mezi mláďaty kompenzovat. Naopak samci tohoto druhu upřednostňovali spíše větší a silnější mláďata. Pokud byla v rámci páru role parentální rodičovské péče vyšší, byla vyšší i nerovnost mezi mláďaty co se týče kondice (Slagvord 1997). U sýkor koňader (*Passeriformes, Parus major*) byla zase prokázána vyšší kompetitivní schopnost mláďat samčího pohlaví o míru rodičovské péče, ale pouze v raném období vývoje, později byla tato nerovnost mezi oběma pohlavími mláďat kompenzována (Oddie 2000). Pohlaví mláděte a jeho reprodukční výhledy do budoucna mohou být tedy dalším faktorem ovlivňujícím distribuci rodičovské péče v tomto

období (Hasselquist a Kempenaers 2002). Vidíme tedy, že v této fázi vývoje je parentální investice ovlivněna jak celkovou velikostí snůšky, tak i rozdílnými zájmy obou pohlaví a to i v rámci jediného druhu.

Kompetice mezi mláďaty mohou vyústit až v zabití jednoho ze sourozenců (siblicidě), což je z evolučního hlediska vysvětlováno jako výhodné pro zbývající mláďata, která tím zvýší svou šanci na přežití v budoucnu. Toto chování bylo studováno u některých druhů vodních ptáků a dravců (shrnutí v Mock 1987, Morandini a Ferrer 2015, Allen et al. 2020).

Další důležité stádium z pohledu rodičovské investice je období, kdy mláďata opouštějí hnízdo, případně se jinak osamostatňují. Míra poskytované rodičovské péče v tomto posledním vývojovém a následné přežívání mláďat, která již vylétla z hnízda, se v poslední době z evolučního (větší význam pro fitness u tropických ptáků ve srovnání s temperátními, Tarwater a Brawn, 2010, kritické období pro období po opuštění hnízda vzhledem k modu vývoje i faktorům prostředí shrnuje ve srovnací studii např. Naef-Daenzer a Gruebler, 2016) i proximálního pohledu (Boos et al. 2007) daného jevu publikovalo několik komplexních studií. Právě poznatky studií zabývajících se rodičovskou péčí v tomto období budou podrobně rozebrány v dalších kapitolách této práce.

Několikrát jsme již zmínili, že rodičovská péče v období po opuštění hnízda zvyšuje jak kondici, tak budoucí fitness mláďat. Srovnávací studie (Naef-Daenzer a Gruebler 2016) ukázala, že pro druhy hnízdící nad zemí je první týden po opuštění nejkritičtější (efekt hrdla lahve) z hlediska přežívání a to zejména díky riziku predace. Riziko mortality pak ve čtvrtém týdnu po opuštění hnízda významně klesá. Právě kondice mláďat v době opuštění hnízda a krátce po něm (hmotnost, délka křídla) jsou důležité „proxy“ parametry ukazující na individuální variabilitu v schopnosti mláďat uniknout predaci a přežít. Tím je v tomto kritickém období zajištěna budoucí zdatnost nebo-li fitness úspěšných jedinců. Rodiče jsou ovšem touto prodlouženou a energeticky náročnou investicí do již vylétlých mláďat omezováni, redukují si tak možnost budoucích investic do dalšího hnízdění, či si přímo snižují vlastní kondici a možnosti přežití (jak bude rozebráno v následující kapitole).

V předchozím i následujícím textu pojednávám o vlivu parentální péče na fitness mláďat i rodičů. Samotný pojem fitness ovšem vyžaduje určité vysvětlení vzhledem k tomu, že se ve většině studií nestuduje přímo. Pojem fitness (mláďat ale i rodičů) tedy obecně označujeme celkovou kondici jedince, jeho schopnost přežít a předávat geny do další generace (Trivers 1974). Jelikož je však fitness sama o sobě komplexním a do jisté míry abstraktním pojmem, používají se při zhodnocování fitness tzv. proxy data – měřitelné hodnoty, které ukazují na kondici jedince (ať už mláďete nebo dospělého jedince). Nejčastěji

využívanými koreláty jsou například vývoj peří (rychlost růstu nebo kvalita opeření) (Davies 1976) nebo tělesná váha a velikost křídla či běháku (Green 2001), množství vajec ve snůšce (Gow 2014) nebo hmotnost vajec (Fayet 2016). Tyto parametry fitness důležité pro stanovení nákladů a benefitů parentální péče budou používány dále v následujících kapitolách.

## **Spor o délku trvání péče – dlouhodobé investice**

### **Současná a budoucí investice a její vliv na přežívání rodičů**

Z hlediska optimalizací mezi zvýšením investic do rodičovské péče v jedné sezoně (čímž je myšlena i případná péče navíc v období při a po vylétnutí z hnízda) a budoucí fitness rodičů je zásadní především vliv na přežívání samotných rodičů. Vlivu na přežívání rodičů samců a samic se věnovala metaanalýza (Santos a Nakagawa 2012) zahrnující 19 druhů ptáků ze 13 čeledí (řády *Anseriformes*, *Charadriiformes*, *Falconiformes*, *Piciformes*, *Passeriformes*) se 125 reportovanými velikostmi efektu (zvýšení i snížení rodičovské investice v dané sezoně s následky na přežívání do sezony další). Ukázalo se, že pouze u samců má zvýšená rodičovská investice vliv na jejich mortalitu, u samic nebyl tento efekt prokázán. U samic byl při snížené současné investici pozorován trend ve zvýšení přežívání v následujícím roce, ale tento již nebyl statisticky průkazný (Santos a Nakagawa 2012). Celá situace může být tedy složitější a role prodražující se rodičovské péče v období při a po vylétnutí z hnízda nebyla dosud ve srovnávacích studiích u ptáků speciálně testována.

### **Přenosový efekt u rodičů – vliv péče na fitness**

Při intenzivní péči o potomstvo se může u rodičů vyskytnout „přenosový efekt“ (angl. „carry-over effect“) kdy rozhodnutí v jedné sezoně ovlivní průběh sezony další (Catry et al. 2013). Nejvíce studií zkoumající přenosový efekt se v současnosti zabývá migrujícími druhy, neboť je díky náročným přesunům na dlouhé vzdálenosti (často následující po přepeření, které je též vysoce energeticky náročné) u stěhovavých ptáků tento jev výraznější a jednodušší na pozorování. Delší péče o potomstvo může znamenat pozdější odlet na zimoviště (Gatt et al. 2020) a spustit domino efekt, kdy dojde k opoždění dalších navazujících událostí, jakými jsou návrat na hnízdiště, začátek hnízdění apod. (Saino et al. 2017). Pokud se rodič příliš vyčerpal, odlétá na zimoviště v horší kondici, což může ovlivnit snůšku (její načasování, početnost, váha vejce atd.) a úspěšnost odchovu v roce následujícím. Může se stát, že kvůli špatné kondici rodiče nepřežijí vůbec (Wheelwright et al. 2003). V současné době stále panují

neshody ohledně konkrétního projevu přenosového efektu na úspěšnost rozmnožování nebo chování spojené s migrací a zimováním a to zejména u dlouhověkých druhů.

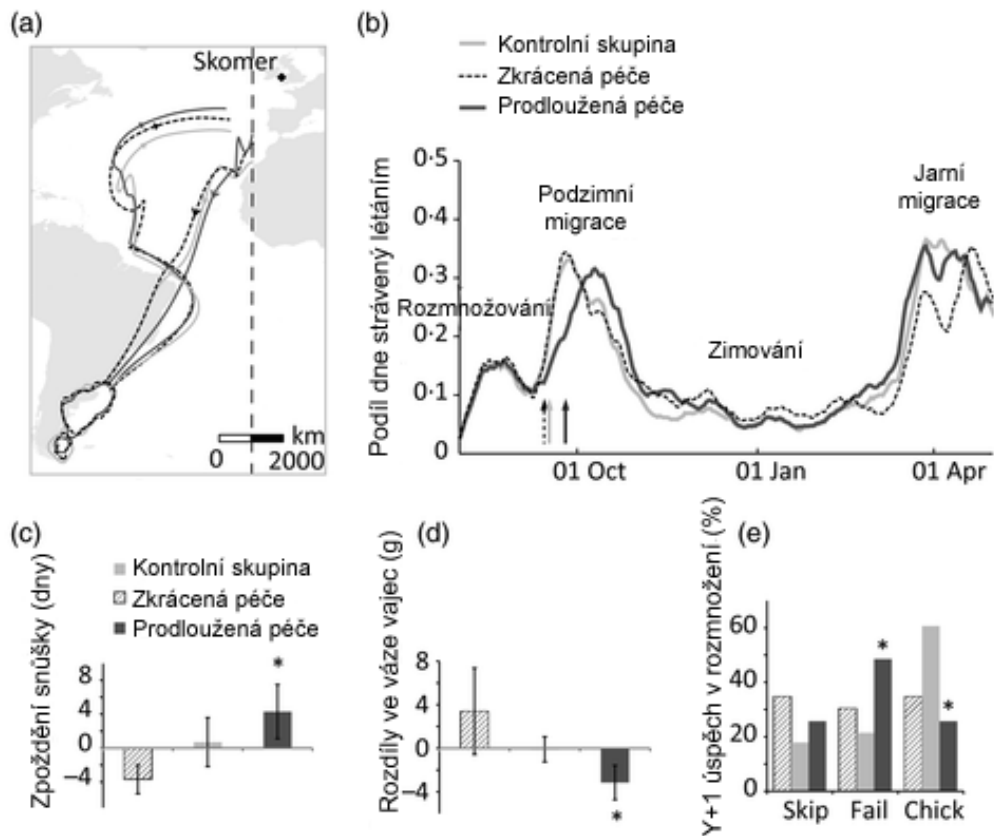
U samců buřňáka atlantského (*Procellariiformes*, *Calonectris borealis*) se intenzivní reprodukční úsilí v rámci jednoho hnízdění může projevit opožděným přiletem na zimoviště a posléze návrat na hnízdiště v následujícím roce, aniž by se následky promítly do jejich fyzické kondice (Gatt et al. 2020). Nicméně pozdní návrat do hnízdní kolonie může mít za následek menší šanci na opětovné zahnízdění (zejména pro druhy vykazující teritorialitu v době hnízdění (Carty et al. 2013 podle Kokko 1999)) v krajním případě může způsobit úplné vynechání pokusu o zahnízdění (Carty et al. 2013). Neúspěšné hnízdění může uspišit průběh roku. Jedinci, kteří nevyvedli mládě se přepeřili dříve než úspěšní rodiče, dříve odlétli na zimoviště a následně se dříve dostavili na hnízdiště. V další hnízdní sezoně tak měli lepší vyhlídky na zahnízdění a úspěšnou reprodukci (Carty et al 2013). Avšak při dalším pozorování téhož druhu za použití obdobné metodiky nebyl pozorován signifikantní vliv reprodukčního úsilí na časování následujícího hnízdění. V obou pokusech bylo vybraným párům ukončeno hnízdění v průběhu sezení na vejci (navození neúspěšné inkubace). Mezi úspěšnými a neúspěšnými rodiči v následující sezóně nebyl v tomto pozorování patrný výrazný rozdíl. Autoři studie navrhuji, že dopady úsilí vynaloženého hnízdění se u dlouhověkých druhů mohou vyrovnávat během nehnízdícího období a dopady na budoucí reprodukci mohou být mírnější, než se dosud očekávalo (Ramos et al. 2018).

V jiném experimentu (Fayet et al. 2016) s buřňáky severními (*Procellariiformes*, *Puffinus puffinus*), dlouhověkými mořskými koloniálně žijícími stěhovavými ptáky (Lee et al .2023) došlo k manipulaci délky rodičovské péče poté, co byla metodou tzv. „křížového odchovu“. Čtyřiceti dvěma hnízdícím párům byla zaměněna jejich vlastní ptáčata za ptáčata jiného stáří. Jedna skupina tak obdržela mládě výrazně starší, druhá výrazně mladší. Tím se první skupině rodičů doba rodičovské péče zkrátila zhruba o 25%, druhé skupině s mladšími mláděty se naopak o 25% prodloužila. Do pokusu byla pro srovnání zahrnuta i kontrolní skupina rodičů s netknutými mláděty.

V této studii se všichni rodiče starali o svá mláděta až do opuštění hnízda a žádný z rodičů nedezertoval (dezerce jednoho nebo obou rodičů je častá reakce na neúměrně vysokou vyžadovanou rodičovskou investici). Páry s uměle prodlouženou péčí byly tedy nuceny odložit odlet na zimoviště, kde v porovnání s následujícími lety strávily méně času odpočinkem a více času věnovali shánění potravy (Fayet et al. 2016). V následující hnízdní sezóně páry s uměle prodlouženým obdobím rodičovské péče také zahnízdily později a jejich vejce byla lehčí. Oba tyto parametry ukazují na sníženou kondici rodiče (Green 2001) v tomto následujícím hnízdním období. Zároveň byl jejich reprodukční úspěch v tomto následujícím období menší než v kontrolní skupině a mnoho párů nedokázalo úspěšně odchovat mládě (viz

obr. 2). Páry kterým byla doba péče zkrácena neodlétly dříve, ale na zimovišti věnovali více času odpočinku. Načasování odletů a snůšek bylo velmi podobné kontrolní skupině Fayet et al. 2016).

Většina studií zabývajících se dlouhodobými dopady péče se zabývá pouze inkubací nebo celkovou délkou péče, konkrétní vliv péče v období po vylétnutí z hnízda období je v současnosti stále ještě nedostatečně probádaným sektorem.



**Obr. 2 Grafy k experimentu s křížovým odchovem u buňňáků severních (*Puffinus puffinus*)**

a) Znárodnění migračních tras (jarní a podzimní) a zimoviště kontrolní a pokusné skupiny během nehnízdňího období, navazující na období ve kterém byl proveden křížový odchov. Světle šedá zobrazuje kontrolní skupinu, tmavě šedá skupinu s prodlouženou péčí, černobílým šrafováním je vyznačena skupina se zkrácenou péčí. Vertikální značí začátek podzimní migrace, černý kosočtverec označuje hnízdňí kolonii.

b) Průměrná denní doba strávená létáním po záměně mláďat vyznačena zvlášť pro každou skupinu. Šipky vyznačují začátek podzimní migrace.

c) Rozdíl v kladení vajec v rámci stejného páru mezi Y0 (rok provedení záměny) a Y+1 (rok následující).

d) Rozdíl v mohutnosti vejce v rámci stejného páru mezi Y0 a Y+1

e) Úspěšnost odchovu v následujícím roce (vyjma jedinců které se nepodařilo znovu odchytit).

„Skip“ označuje skupinu ptáků kteří byli přítomni v kolonii, ale daný rok se nemnožili; „Fail“ označuje skupinu které se nepodařilo vysedět vejce nebo neodchovali mláďě do výletu z hnízda; „Chick“ označuje skupinu které se podařilo úspěšně odchovat ptáče do výletu z hnízda.

Hvězdičky označují signifikantní rozdíly ( $P \leq 0.05$ )

Převzato z práce Fayet et al. (2016).

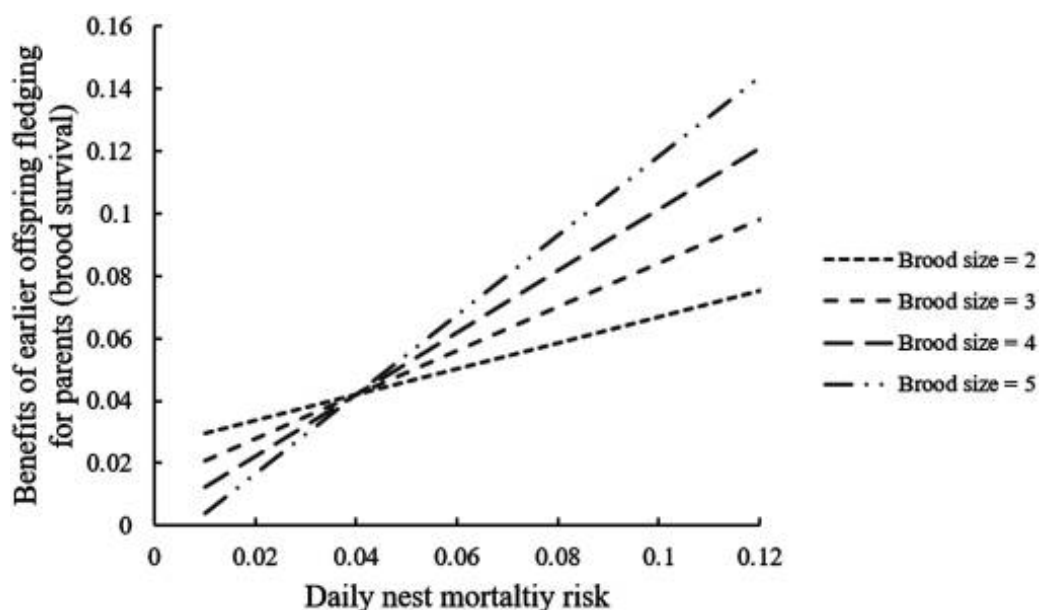
## Spor o délku trvání péče – krátkodobé investice

Dalším konfliktem spojeným s rodičovskou péčí je konflikt o míře poskytovaných investic popsany R. Triversem v roce 1974. Podle této teorie existuje střet zájmu mezi rodičem a potomky ohledně míry rodičovské investice. Pro mládě je výhodnější, když do něj rodič investuje co nejvíce může a tak čerpat péči co nejdéle – kvůli maximalizaci vlastní fitness. Mládě je se svými sourozenci geneticky příbuzné jen napůl, zatímco se sebou je příbuzné ze 100%, a prioritizuje svoji fitness na úkor rodičů i sourozenců (Trivers 1974). Naproti tomu rodiči se vyplatí poskytovat pouze takovou míru péče, která je nutná pro jejich přežití, zároveň je samotné nevyčerpá natolik, aby ohrozili svou budoucí reprodukční schopnosti. Rodič se podle této teorie snaží investovat rovnoměrně do všech svých mláďat, protože s každým z nich je příbuzný stejnou měrou. Nerovnoměrná investice by mohla snížit počet přeživších potomků, čímž by se snížila jeho vlastní fitness (Trivers 1974). Toto je původní a základní teorie, od které byly v průběhu času zjištěné mírné odchylky, jako je například výše popsaná rozdílná strategie samců a samic do silnějších a slabších mláďat v období krmení na hnízdě u drozda stěhovavého (*Passeriformes, T. migratorius*) (Slagsvold 1997). Zároveň je pro rodiče výhodnější, když se mládě co nejdříve osamostatní, což jim umožňuje další reprodukci a šetří jejich zdroje, které mohou investovat do dalších potomků (Trivers, 1974). Tento konflikt je obzvláště patrný u druhů hnízdících několikrát do roka, jelikož delší péče o potomstvo negativně koreluje s možností další snůšky, kdy s průběhem hnízdního období nabývá na intenzitě (Verhulst a Hut 1996).

Krátkodobými investicemi myslíme investice v rámci jednoho hnízdního období, případně investice do jedné snůšky. V rámci krátkodobých investic probíhá kompromis mezi vlastní kondicí rodiče a fitness mláďat. Nejčastěji jde o rozhodování ohledně intenzity krmení, délky poskytované péče a momentální výhodnosti současné investice pro rodiče. Rodiče používají různé strategie k minimalizaci ztrát, například přizpůsobování krmení za využití odhadnutí kondice ptáčete (Fayet 2016), urychlení vylétnutí ptáčat z hnízda (Davies 1976) nebo naopak prodloužení péče v návaznosti na potřeby mláděte (Feare 1975).

Delší pobyt v hnízdě bývá spojen s vyšším rizikem predace, starší mláďata intenzivněji žadoní o potravu a vyžadují častější krmení rodiči – obě aktivity přivádí pozornost k hnízdu a zvyšují riziko odhalení, s větším počtem mláďat v hnízdě riziko opět stoupá. Tato situace může rodiče vést ke snahám o urychlení výletu mláďat (viz obr 3.). Predace v hnízdě znamená ztrátu celé snůšky, predace mimo něj ztrátu jednoho jedince.

Vliv predace bude podrobněji rozebrán v dalších kapitolách.



**Obr.3** Vztah mezi výhodností brzkého vylétnutí mláďat z hnízda pro budoucí fitness rodičů (osa Y) a rizikem hnízdní mortality (osa X). Výsledky byly vypočítány z dat 18 druhů pěvců. Tento vztah je však samozřejmě ovlivněn velikostí snůšky. Přerušované čáry značí počet jedinců ve snůšce (2-5).

Převzato z práce Jones et al. (2020).

## Hypotéza rodičovské manipulace

Jak bylo ukázáno, prodloužená péče o potomstvo v prvním období po vylétnutí z hnízda je pro mláďata mnoha druhů rozhodující z hlediska přežívání (Remeš a Martin 2002) a tím i možné pozdější fitness (Sunde 2008, Gruebler a Naed-Daenzer 2008). Naopak rodiče zvýšenou investicí do současného hnízdění redukuje svou investici budoucí a někdy i vlastní přežívání. Obecně s rostoucím věkem ptáček klesá intenzita rodičovské péče, což se nejčastěji projevuje snižováním frekvence krmení (Corell et al. 2023). Mnohé výzkumy naznačují, že mláďata často vylétají dříve, než je jejich morfologické optimum – jejich křídla jsou mnohdy nedovyvinutá, což omezuje jejich schopnost letu a vystavuje jednotlivce riziku predace (Jones a Ward 2020). Vzniká tedy otázka: Proč vylétají tak brzy?

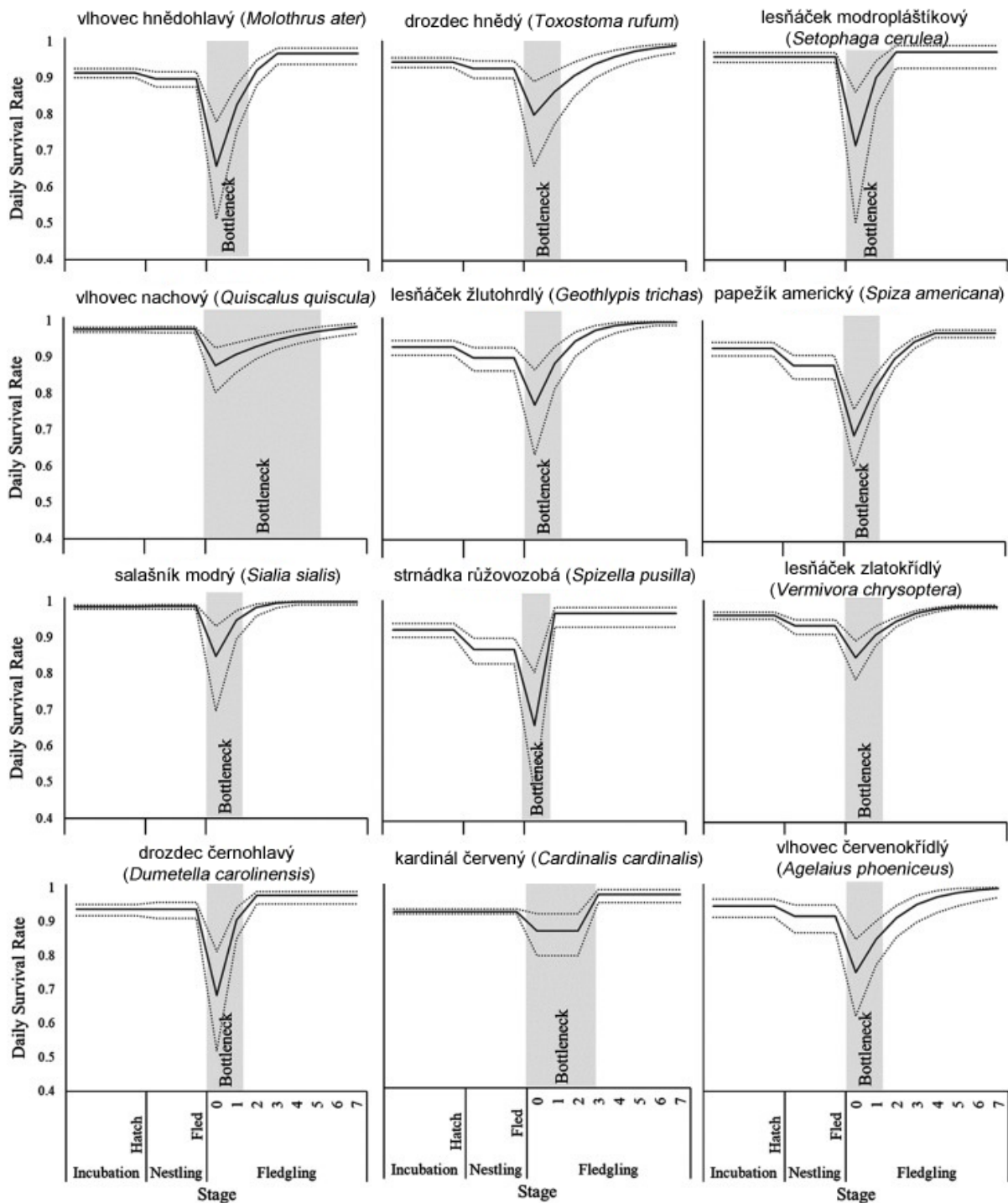
Jako jednu z možných odpovědí se nabízí hypotéza rodičovské manipulace. Ta se zakládá na předpokladu, že o délce trvání péče rozhodují rodiče tím, že manipulují své potomky k předčasnému opuštění hnízda. Jako podklady k této variantě se nabízí pozorování manipulativního chování dospělých jedinců, například pokusy o vylákání potomka z hnízda



použitím potravy nebo naopak snižování množství dovezeného krmení či jeho úplné zastavení (Bustamante a Hiraldo 1990). Některé studie toto vysvětlení odmítají a označují tato pozorování za špatnou a nepřesnou interpretaci projevu dospělých jedinců (Ribic et al. 2019). Dosud není doposud jasné jak konkrétně rodiče manipulují své potomky nicméně prokázaná existence efektu hrdla lahve v období po vylétnutí z hnízda je velmi dobrým podkladem pro existenci tohoto jevu (Jones et al. 2020).

Někdy může být výhodná i synchronizace vylétnutí všech mláďat ve stejném období, jak bylo například pozorováno ve Švédsku u mláďat bělořita šedého (*Passeriformes, Oenanthe oenanthe*). Mláďata ze všech sedmi sledovaných snůšek opustila hnízdo 15 den a rodiče o ně pečovali následujících 14 dní. Po tuto dobu se mláďata z jedné rodiny vždy držela pospolu, dále od mláďat z jiných rodin a usnadňovala tak rodičům krmení (Moreno 1984). Taková míra synchronizace v rámci „rodiny“ může být významná jak pro rodiče, kterým usnadňuje péči, tak i pro přežití samotných mláďat. Mechanismus tohoto chování však v práci nebyl studován.

Jelikož je pro různé druhy péče o mláďata různě náročná a čelí různému riziku predace je reálné předpokládat, že druhy ptáků pro něž je prodloužení péče riskantnější budou manipulovat tak, aby zkrátily dobu péče na hnízdě. Pokud by rodiče neovlivňovali délku pobytu v hnízdě, byl by průměrný den odletu stejný nezávisle na druhu. Nicméně výsledky ukazují, že věk výletu se výrazně liší v závislosti na zkoumaném druhu a mírně se liší i období těsně po vylétnutí z hnízda, kdy je zvýšená mortalita mláďat (Jones et al. 2020). Vysoká úmrtnost ptáčat těsně po výletu z hnízda je velmi častý jev pozorovaný napříč mnoha druhy (viz obr.4) a jeden z důvodů proč se uvažuje o existenci rodičovské manipulace a snaze o uspíšení výletu z hnízda a zkrácení celkové péče o potomstvo (Jones et al. 2020). Ve srovnávací studii sledující 18 druhů pěvců (Jones et al. 2020) byl podle očekávání nalezen silný efekt hrdla lahve hned po výletu. Mezi sledovanými druhy byl i vlhovec hnědohlavý – hnízdní parazit s více než 200 známých hostitelských druhů (Peer et al. 2017). Jeho ptáčata vylétala v různém věku a stádiu vývoje, doba opuštění hnízda se pravděpodobně odvíjí od hostitelského druhu. Tato variabilita napříč hostitelskými druhy podporuje existenci rodičovské manipulace.



**Obr. 4 Míra přežívání za den na potomka (daily survival rate per-offspring)**

Na ose X je vyznačen interval od inkubace do vylétnutí z hnízda. *Hatch* značí den vyklubání, *Fled* (zkráceně „fledging“) den výletu z hnízda. Grafy ukazují jasný efekt hrdla lahve (pokles přežívání >5%) krátce po opuštění hnízda. Konfidenční hladina je stanovena na 95% (přerušovaná čára).

Převzato z práce (Jones et al. 2020).

## Hypotéza kompetice mezi mládřaty

I když je pro mládřata celkově výhodné co nejvíce protáhnout dobu po kterou o ně rodiče pečují, v některých případech se jim zřejmě vyplatí opustit hnízdo dříve (riziko predace hnízda nebo při vysoké kompetici mezi sourozenci). Právě nevýhody plynoucí z vysoké kompetice mezi sourozenci vysvětluje hypotéza založená na představě, že vylétnutí z hnízda (angl. „fledging“) zahájí nejméně zdatné mládě, které ke konci období na hnízdě již nedokáže konkurovat svým sourozencům. Tato hypotéza by mohla fungovat za situace, kdy rodiče přednostně krmí již vylétnutá mládřata, například u sýkory koňadry (*Passeriformes, Parus major*) (Lemel 1989). Neduživé ptáče by si tím mohlo kompenzovat svůj existenční deficit a zvednout si šanci na přežití. Ale i v případě, kdy rodiče neupřednostňují mládřata již vylétlá z hnízda se mohou slabší mládřata pokusit získat potravu sama mimo hnízdo, jak to funguje například u rorýse obecného (*Apodiformes, Apus apus*) (Martins 1997). Tato strategie je velmi riziková, ale často bývá jedinou nadějí na zlepšení situace méně zdatného jedince (Litovich a Power 1992).

## Hypotéza příbuzenské selekce

Tato hypotéza tvrdí, že nejvíce vyvinuté mládě oddálí začátek odletu z hnízda a poskytne tak sourozencům více času na růst, čímž zároveň zvýší svoji inkluzivní fitness. Na druhou stranu doba ztrávená na hnízdě může v některých případech znamenat zvýšené riziko predace či parazitismu a její protažení může být někdy i rizikové (Martin 1995, Remeš 2006). Tento předpoklad by mohl fungovat pokud jsou mládřata plnými sourozenci a u málo promiskuitních druhů. Experimentálně byl tento předpoklad testován u střízlíka zahradního (*Passeriformes, Troglodytes aedon*). Tam kde byl větší věkový (vývojový) rozdíl mezi mládřaty starší mládě prodloužilo pobyt na hnízdě a iniciovalo později vylétnutí všech mládřat z hnízda. Byl proveden i manipulativní experiment, kdy bylo k mladším mládřatům přidáno mládě starší a výsledek byl obdobný – doba pobytu všech mládřat na hnízdě se prodloužila a posunula se doba vylétnutí z hnízda (Bowers et al. 2013). Starší mládě ovšem podstupuje větší riziko predace na hnízdě (Jones a Ward 2020) navíc riskuje snížení své inkluzivní fitness – oddálením výletu snižuje šanci rodičů na další zahníždění a tím možné snížení počtu budoucích sourozenců (Bowers et al. 2013).

Pro tuto hypotézu není tolik podkladů jako pro ostatní zmíněné hypotézy.

## Hypotéza volby ptáčete

Hypotéza volby ptáčete případně „hypotéza prahové velikosti“– která naopak tvrdí, že mláďata vylétnou po dosažení určitého bodu v jejich vývoji, který umožňuje jejich přežití mimo hnízdo. Zpravidla se jedná o dosažení určité nejčastěji velikosti křídel nebo konkrétní hmotnosti, může však jít i o osvojení potřebné dovednosti. Tato hypotéza předpokládá, že zde hrají roli primárně jiné faktory než je konflikt mezi optimální rodičovskou investicí a požadavky mláďat (shrnutí v Jones et al. 2020). Tedy po dosažení kritického stádia vývoje mládě opouští hnízdo, protože žadonění o potravu je energeticky náročné a s časem se i významně zvyšuje riziko predace (McCarty 1996). Tato hypotéza se často zmiňuje u druhů, u kterých rodiče nosí potravu pravidelně po vylétnutí a sami nesnižují frekvenci přínosu potravy, například u orlovce říčního (*Accipitriformes*, *Pandion haliaetus*). Při tomto pozorování samice dezertovala po výletu mláďat, jejich otec se staral o krmení. Přinášení potravy omezoval pouze kvůli snížené poptávce ze strany mláďat (Bustamante 1995). Mladí orlovci tráví v období po výletu spoustu času hraním s různými předměty a pokusy o chytání ryb. Lze předpokládat, že otce opustili poté, co se byli schopní samostatného obstarávání potravy (Bustamante 1995). Výzkumy naznačují, že může jít o častou strategii zejména mezi dravci, ať již z důvodu jednoduššího obstarávání potravy po osvojení loveckých dovedností.

Ze současných dat vyplývá, že všechny strategie jsou možné. Jejich uplatnění závisí na druhu, životní historii a na různých ekologických faktorech.

# Klíčové life-history parametry ovlivňující přežívání mláďat

## Tělesná hmotnost a délka křídel

Delší pobyt na hnízdě je spojen s vyšší hmotností (Hudson 1979). Předpokládá se, že ptáčeti větší váha pomůže lépe překonat období těsně po vylétnutí z hnízda, kdy se mláďe musí samo uživit, ale teprve si osvojuje efektivní techniku shánění potravy (Hudson 1979, Corbel et al. 2009). Ptáčata která vylétnou s vyšší hmotností mívají větší šanci na přežití mimo hnízdo (Boos et al. 2007, Green a Cockburn 2001) a dožití do reprodukčního věku (Covas et al. 2002). Tělesná velikost může ovlivňovat délku péče po opuštění hnízda nezávisle na potravě, například u poštolek (*Falconiformes*, *Falco tinnunculus*) byla hlavním určovatelem délky péče po vylétnutí z hnízda poskytovanou rodiči (Boileau a Bretagnolle 2014)

S rostoucím rozpětím křídel se jednotlivým ptáčatům zvyšuje šance na přežití (Green and Cockburn 2001, Jones a Ward 2020). Tento efekt byl v různé míře zaznamenán u různých druhů (Thavarajak a Fenkes 2022, Jones a Ward 2022). Při předčasném opuštění hnízda má ptáče nedovyvinutá křídla, což značně ovlivňuje schopnost letu a tím významně ztěžuje shánění potravy a schopnost útěku před predátory (Jones a Ward 2020). Souvisejícím faktorem je celková zátěž křídla (poměr váhy ku délce křídla). Nižší zátěž křídla bývá spojen s lepším přežíváním (Harris 1978). Obecně platí že čím větší je zátěž křídla, tím náročnější (jak energeticky tak i fyzicky, díky odlišné aerodynamice) je let pro daného jedince (Thavarajak a Fenkes 2022). Ptáci vylétající s vyšší hmotností mohou čelit zvýšenému riziku predace, kvůli horší pohyblivosti a zhoršené schopnosti manévrovat při létání (Lind et al. 2010). Mezi nejčastější příčinu smrti vylétnutých ptáků je predace (Naed-Daenzer a Gruebler 2016, Sullivan 1989).

Tropičtí ptáci se s tímto problémem vypořádali zmenšením snůšky a zvýšením intenzity krmení jednotlivých mláďat, což jim umožnilo proporčně rychlejší růst křídel a následně dřívější vylétnutí z hnízda. U pěvců (*Passeriformes*) mírného pásu je mortalita mláďat a juvenilů vyšší, což je možná jedním z důvodů, proč do nich rodiče investují méně prostředků (Martin 2015) Ptáčata druhů žijících v tropech rostou stejnou úměrností jako temperátní, ale jejich křídla rostou disproporčně rychleji. Tato intenzivní péče je pravděpodobně důvodem, proč mají tropičtí pěvci obecně malé snůšky (Martin 2015).

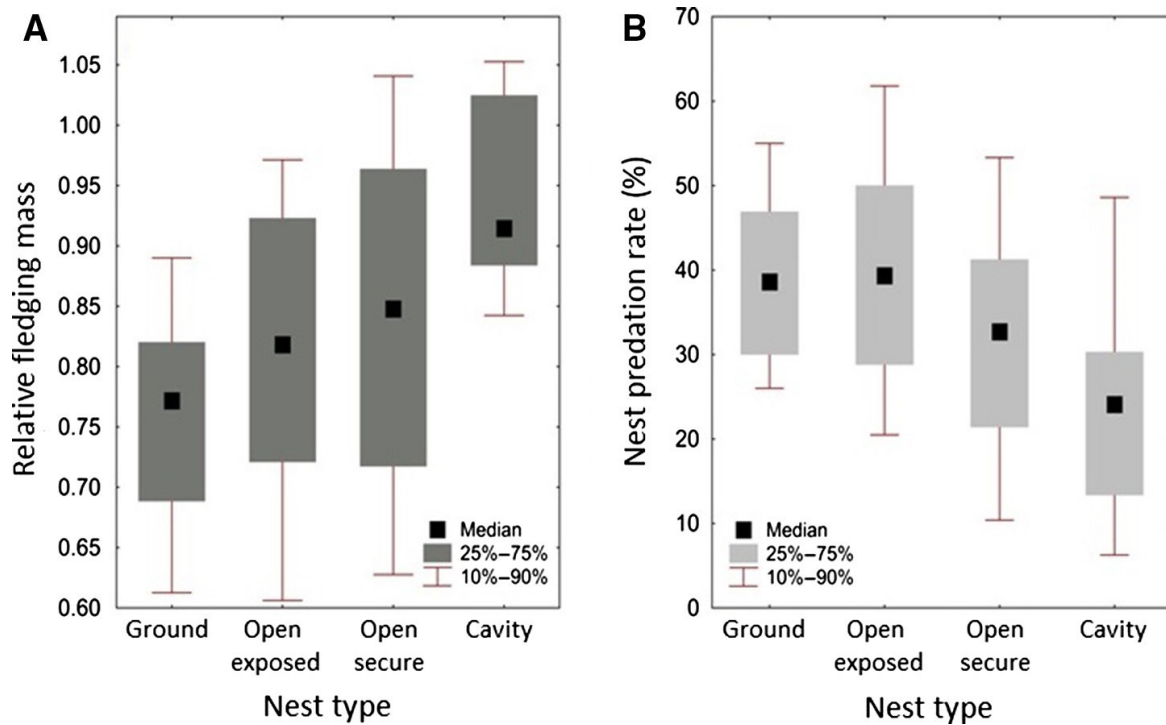
## Dostupnost potravy a potravní ekologie druhu

Množství dostupné potravy náročnost jejího získání patří mezi zásadní proměnné určující délku péče v období po vylétnutí z hnízda a přežívání mláďat po opuštění hnízda (Todd et al. 2003). Nedostupnost potravy může vest ke zpomalení vývoje mláďat a nutnosti prodloužení péče o ně jak v hnízdě, tak mimo něj. To se může odrazit na budoucí kondici (Kitaysky 1999, Covas et al. 2002) a rychlosti nástupu reprodukční aktivity mláďat (Ridley a Raihani 2007). Při pozorování poštolek (*Falconiformes, Falco tinnunculus*) vyšlo najevo, že v letech s nízkou dostupností potravy rodiče dokrmují vylétlá mláďata déle. Důvodem může být snaha mláďat kompenzovat potravní deficit delší závislostí na rodičích (Arroyo et al. 2002). U jiného druhu poštolky (*Falconiformes, Falco sparverius*) bylo naopak pozorováno snížení frekvence krmení (Corell et al. 2023). V nepříznivých podmínkách se rodiče často neřídí potřebami mláďat (signalizované intenzitou žebrání), ale orientují se podle celkového fyzického stavu potomka, přičemž v krmení upřednostňují větší, zdatnější jedince na úkor menších sourozenců (Caro et al. 2016). (Pignicczki 2022, Donaghey a Donaghey 2017). V krajních případech může nedostatek potravy vést k urychlení disperze mláďat (Kenward et al. 1993).

## Lokalita a typ hnízda

Hustota zalesnění areálu, typ hnízda nebo jeho poloha můžou významně ovlivnit růst a přežívání mláďat (O'Connor 1977), zároveň jsou jedním z určujících faktorů pro rozhodování délky péče (Remeš a Martin 2002). Důvodem je riziko predace, která je nejčastější příčinou smrti vylétlých ptáků (Naef-Daenzer a Gruebler 2016, Sullivan 1989). Čím skrytější a méně dostupné hnízdo, tím déle mohou mláďata setrvat v hnízdě (Remeš a Martin 2002). Pokud dojde k predaci v době, kdy jsou ptáčata v hnízdě, přijdou rodiče o celou snůšku (predátoři často zkonzumují celý obsah hnízda), po vylétnutí pouze o konkrétního jedince (Sunde 2008). V rizikovějších podmínkách se tak může vyplatit uspíšit opuštění hnízda co nejdříve i za cenu velké mortality mláďat. V méně bezpečných podmínkách ptáčata vylétají výrazně dříve, než by pro ně bylo optimální – často s nedovyvinutými křídly a omezenou schopností letu – to výrazně limituje jejich šanci na přežití (Sullivan 1989), nicméně data naznačují že rostou rychleji než v bezpečnějších podmínkách (Naef-Daenzer a Gruebler 2016). Se zvyšujícím se počtem dní strávených v hnízdě narůstá i riziko jeho odhalení predátorem (Remeš a Matysioková 2016). Riziko predace se odvíjí od polohy a typu hnízda (Haskell 1994), což naznačuje že den výletu je přizpůsoben riziku predace (Naef-Daenzer a Gruebler 2016). Nejvíce ohrožená jsou hnízda na otevřených, málo zalesněných lokalitách. Typově nejméně bezpečná jsou hnízda pozemní (mláďata vylétají s -60% hmotnosti dospělého), naopak hnízda vysoko v dutinách stromů jsou považována za nejbezpečnější, ptáci žijící v dutinách si mohou

dovolit strávit více času v hnízdě a opustit ho lépe vyvinutá (74% a 93% hmotnosti dospělé), s větší šancí na přežití (Martin 1995, Remeš a Martin 2002, Naef-Daenzer a Gruebler 2016).



**Obr. 5:** Vztah typu hnízda vůči relativní hmotnosti v době vylétnutí

(A) relativní hmotnost vylétnutých mláďat, (B) procento ztracených hnízd (predace mláďat před vylétnutím z hnízda)

Na ose X zleva typ hnízda: pozemní, otevřené odhalené, otevřené kryté a dutinové

Převzato z práce Naef-Daenzer a Gruebler (2016).

## Rodičovská péče v období po opuštění hnízda

### Druhy s dlouhou péčí v období po opuštění z hnízda

Prodloužená péče v období po vylétnutí z hnízda se vyskytuje napříč ekologickými nikami. Je možné, že se vyvinula jako kompenzační strategie pro v prostředí, které vyžaduje vysokou dovednost a flexibilitu při obstarávání potravy (Shaefer et al. 2004). Například ptáčata aktivních dravců (*Accipitriformes*, *Falconiformes*) si před osamostatněním musí osvojit techniku lovu. Vylétnutá mláďata věnují spoustu času hrám, které pravděpodobně slouží k rozvoji letového a úchopového svalstva nebo nácviku manipulace s kořistí, jejich rodiče je v tomto období stále zásobují potravou (viz. Tabulka 1).

Nácvik lovu formou hry byl zpozorovaný u rybáka černořbetého (*Charadriiformes*, *Onychoprion fuscatus*) a faetonů červenoocasých (*Phaethontiformes*, *Phaethon rubricauda*) (Feare 1975). Pro oba tyto druhy je typická malá snůška, náročné obstarávání potravy a dlouhá před i po hnízdní péče (Ainley et al. 1986). Prodloužená péče je častější u mořských ptáků lovcích v tropech – kde je shánění potravy náročnější než ve studených vodách, jelikož je zde menší množství ryb než ve studených vodách (Ainley et al. 1986).

Rodiče motáka lužního (*Accipitridae*, *Circus pygargus*) se mnohdy aktivně účastní výcviku svých potomků, se kterými nacvičují chytání bezobratlých (Kitowski 2004). kdy rodič při tréninku pouštěl svému potomkovi saranče, který se jej snažil chytit. Pokud mládě své saranče ztratilo na zemi, rodič ho zvedl a opakoval předání ve vzduchu. Nabízení živé kořisti bylo pozorováno i například u ostřížů novozélandských (*Falconiformes*, *Falco novaeseelandiae*) (Lawrence and Gay 1991) poštolek skvrnitých (*Falconiformes*, *Falco punctatus*), luňáků australských (*Accipitriformes*, *Lophoictinia isura*), sokolců volavých (*Falconiformes*, *Herpetotheres cachinnans*) a mnoha dalších dravých ptáků (Spofford a Adamon 1993). Předpokládá se, že vypuštění živé poraněné kořisti před svými potomky má za cíl povzbudit mláďata k loveckým dovednostem (Lawrence and Gay 1991, Kitowski 2004).

Při vypouštění uměle odchovaných poštolek vyšlo najevo, že se osamostatní podle podobného vzorce, jako poštolky odchované přirozeně. I přes v podstatě neomezenou dostupnost potravy vylétly z hnízda a nakonec se osamostatnily. Mladé poštolky pravděpodobně mají jakési vlastní „ontogenetické hodiny“ podle kterých se řídí a délka péče po vylétnutí z hnízda není kontrolována pouze rodičem (Thavarajah a Fenkes 2020).

U supa mrchožravého (*Accipitriformes*, *Neophron percnopterus*) byla také pozorována delší péče v období po vylétnutí z hnízda, což může souviset s faktem, že pro mrchožrouty není



obstarávání potravy tolik náročné, na rozdíl od aktivních lovců (Ellis et al. 1993). Nicméně se lze setkat s odlišným názorem, který tvrdí, že v prostředí kde je potrava nepředvídatelným zdrojem a je výhodná delší rodičovská péče (Schaefer et al. 2004, Arroyo et al. 2002). Je nutné zmínit, že v tomto období nejsou potomci aktivně krmeni. Rodiče odrostlým potomkům dovolují setrvat v jejich blízkosti a sledovat je při provádění běžných činností které mládě posléze napodobuje. Hlavní teorií spojené s tímto jevem je nácvik sociálních dovedností (Ceballos a Donazar 1990).

Poměrně dlouhá péče po vylétnutí z hnízda byla pozorována i u afrických pěvců – pěnice pestré (*Passeriformes, Sylvia boehmi*) a pěnice hnědé (*Passeriformes, Sylvia lugens*). Mláďata byla konzistentně krmena průměrně 30 dní po výletu z hnízda. Průměrná doba osamostatnění (kdy mládě nebylo krmeno) byla 37 dní pro *S. lugens*, pro *S.boehmi* 58 dní. Nejdéle krmené mládě se osamostatnilo až po 90 dnech po opuštění hnízda. Pro tyto druhy je charakteristická malá snůška, dlouhá péče před i po vylétnutí a také časté setrvávání mláďat s rodiči nějakou dobu po osamostatnění (Schaefer et al. 2004). Toto chování zatím zůstává neobjasněno, nejspíše však souvisí s náročností získávání potravy

<b>Pěvci</b>	<b>Passeriformes</b>	
rehek domácí <sup>1</sup>	<i>Phoenicurus ochruros</i>	rozdělení snůšky, rozdíly v pohlaví rodičů a intenzitě péče
vlhovec hnědohlavý <sup>2</sup>	<i>Molothrus ater</i>	mortalita o výletu, rodičovská manipulace
šafránka velká <sup>3</sup>	<i>Sicalis flaveola</i>	intenzita rodičovská investice, reprodukční úspěch, velikost snůšky
lejsek šedý <sup>4</sup>	<i>Muscicapa striata</i>	délka péče po výletu, konflikt o ukončení péče
sýkora koňadra <sup>5,6</sup>	<i>Parus major</i>	konflikt o ukončení péče
sýkora modřínka <sup>7</sup>	<i>Cyanistes caeruleus</i>	intenzita rodičovské péče, délka péče, druhá snůška
lejsčík říční <sup>8</sup>	<i>Monachella muelleriana</i>	péče po výletu z hnízda, skupinová péče o mláďata
lejsčík šedohnědý <sup>8</sup>	<i>Microeca fascians</i>	redukce snůšky, srovnání s temperátními a tropickými pěvci
střízlíkovec rudooký <sup>9</sup>	<i>Acanthiza pusilla</i>	péče po výletu z hnízda
lesňáček zlatokřídly <sup>10</sup>	<i>Vermivora chrysoptera</i>	rozdělení snůšky, intenzita rodičovské investice
kanár divoký <sup>11</sup>	<i>Serinus canaria</i>	rozdíly v pohlaví rodičů a krmení mláďat v hnízdě
medosavka hvízdavá <sup>12</sup>	<i>Notiomystis cincta</i>	mortalita v různých etapách života
bělořit šedý <sup>13</sup>	<i>Oenanthe oenanthe</i>	péče po výletu z hnízda
strnadec žlutooký <sup>14</sup>	<i>Junco phaenotus</i>	mortalita před a po výletu z hnízda
strnadec luční <sup>15</sup>	<i>Passerculus sandwichensis</i>	péče po výletu z hnízda, dvě snůšky, fitness rodičů
kruhoočko austrálopacifické <sup>16</sup>	<i>Zosterops lateralis chlorocephalus</i>	rodičovská investice po výletu z hnízda
<b>Dravci</b>	<b>Accipitriformes</b>	
orel královský <sup>17</sup>	<i>Aquila heliaca</i>	délka a ukončení péče
luňák hnědý <sup>18, 19</sup>	<i>Milvus migrans</i>	délka a ukončení péče, migrace, rodičovská investice
sup mrchožravý <sup>20</sup>	<i>Neophron percnopterus</i>	délka a ukončení péče, prodloužení péče, setrvání s rodiči do migrace
orlovec říční <sup>21</sup>	<i>Pandion haliaetus</i>	délka a ukončení péče, učení mláďat, hraní s předměty
jestřáb lesní <sup>22</sup>	<i>Accipiter gentilis</i>	délka a ukončení péče, enviromentální faktory
moták lužní <sup>23</sup>	<i>Circus pygargus</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat, hry
<b>Sokoli</b>	<b>Falconiformes</b>	
poštolka obecná <sup>24, 25</sup>	<i>Falco tinnunculus</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat, umělé odchovy
poštolka pestrá <sup>26</sup>	<i>Falco sparverius</i>	délka péče po výletu, přežívání mláďat po výletu
<b>Sovy</b>	<b>Strigiformes</b>	
sýc rousný <sup>27,28</sup>	<i>Aegolius funereus</i>	pohlaví rodičů a intenzita péče po vylétnutí, přežívání mláďat po vylétnutí
puštík obecný <sup>29,30</sup>	<i>Strix aluco</i>	spor o ukončení péče, vliv potravy na přežívání
sýček králičí <sup>31</sup>	<i>Athene cunicularia</i>	přežívání mláďat po výletu, vliv dostupnosti potravy
<b>Dlouhokřídli</b>	<b>Charadriiformes</b>	
Rybák černohřbetý <sup>32,33</sup>	<i>Onychoprion fuscatus</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat
rybák rajský <sup>34</sup>	<i>Sterna dougallii</i>	pohlaví rodičů a intenzita péče před a po vylétnutí
Rybák chocholatý <sup>33</sup>	<i>Thalasseus bergii</i>	prodloužená péče po výletu, hry, učení mláďat
Rybák obecný <sup>35</sup>	<i>Sterna hirundo</i>	přežívání mláďat po výletu
racek západní <sup>36,37</sup>	<i>Larus occidentalis</i>	péče po vylétnutí, náročnost potravy a délka péče po výletu
papuchalk severní <sup>38,39,40</sup>	<i>Fratercula arctica</i>	krátkodobé a dlouhodobé investice rodičů, následky pro rodiče a potomky
alkoun severní <sup>41</sup>	<i>Uria aalge</i>	přežívání mláďat po výletu, faktory ovlivňující růst a přežívání
<b>Faetoni</b>	<b>Phaethontiformes</b>	
Faeton červenoocasý <sup>32</sup>	<i>Phaethon rubricauda</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat
<b>Trubkonosí</b>	<b>Procellariiformes</b>	
buňáček severní <sup>42</sup>	<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	fitness rodiče, načasování snůšky a péče
buňák severní <sup>43,44</sup>	<i>Puffinus puffinus</i>	překrmování, vliv krmení na vývoj mláďat

**Tabulka 1: Vybrané druhy a zkoumané oblasti v rámci rodičovské péče po opuštění hnízda**

<sup>1</sup> <i>Draganoiu et al. (2005)</i>	<sup>16</sup> <i>Wilson a Kikkawa (1988)</i>	<sup>31</sup> <i>Todd et al. (2003)</i>
<sup>2</sup> <i>Jones a Ward (2020)</i>	<sup>17</sup> <i>Alonso et al. (1987)</i>	<sup>32</sup> <i>Ainley et al. (1986)</i>
<sup>3</sup> <i>Burnham a Cruz-Bernate (2020)</i>	<sup>18</sup> <i>Bustamante a Hiraldo (1990)</i>	<sup>33</sup> <i>Feare (1975)</i>
<sup>4</sup> <i>Davies (1976)</i>	<sup>19</sup> <i>Bustamante a Hiraldo (2008)</i>	<sup>34</sup> <i>Watson et al. (2011)</i>
<sup>5</sup> <i>Verhulst a Hut (1996)</i>	<sup>20</sup> <i>Ceballos a Donazar (1990)</i>	<sup>35</sup> <i>Braasch et al. (2008)</i>
<sup>6</sup> <i>Davies (1978)</i>	<sup>21</sup> <i>Bustamante (1952)</i>	<sup>36</sup> <i>Spear et al. (1986)</i>
<sup>7</sup> <i>Parejo a Danchin (2006)</i>	<sup>22</sup> <i>Kenward et al. (1993)</i>	<sup>37</sup> <i>Spear a Nur (1994)</i>
<sup>8</sup> <i>Donaghey (2017)</i>	<sup>23</sup> <i>Kitowski (2004)</i>	<sup>38</sup> <i>Johnsen et al. (1994)</i>
<sup>9</sup> <i>Green a Cockburn (2001)</i>	<sup>24</sup> <i>Thavarajah a Fenkes (2022)</i>	<sup>39</sup> <i>Hudson (1979)</i>
<sup>10</sup> <i>Peterson et al. (2022)</i>	<sup>25</sup> <i>Boileau a Bretagnolle (2014)</i>	<sup>40</sup> <i>Harris (1978)</i>
<sup>11</sup> <i>Kilner (2002)</i>	<sup>26</sup> <i>Corell et al. (2023)</i>	<sup>41</sup> <i>Harris et al. (1992)</i>
<sup>12</sup> <i>Low a Pärt (2009)</i>	<sup>27</sup> <i>Eldegard a Sonnerud (2011)</i>	<sup>42</sup> <i>Elliot et al. (2021)</i>
<sup>13</sup> <i>Moreno (1984)</i>	<sup>28</sup> <i>Kouba et al. (2023)</i>	<sup>43</sup> <i>Hudson (1979)</i>
<sup>14</sup> <i>Sullivan (1989)</i>	<sup>29</sup> <i>Sunde (2008)</i>	<sup>44</sup> <i>Lee et al. (2023)</i>
<sup>15</sup> <i>Wheelwright et al. (2003)</i>	<sup>30</sup> <i>Sunde a Naundrup (2016)</i>	

## Druhy se zkrácenou péčí v období po opuštění z hnízda

Krátká péče po vylétnutí z hnízda je typická zejména pro r-strategie. Pro zvířata využívající r-strategii je klíčová schopnost rychlé reprodukce (často vícero snůšek za rok), mají obvykle krátký životní cyklus, menší velikost a malá investice do potomstva. Tato strategie je typická pro mnoho druhů pěvců (*Passeriformes*) např.: sýkora koňadra (*Parus major*), rehek domácí (*Phoenicurus ochrurus*) atd. Zkracování péče probíhá nejčastěji kvůli riziku predace (Remeš a Martin 2002). Péče po vylétnutí z hnízda však může být zkrácena i díky migraci, která efektivně zkrátí i hnízdní sezónu. Před samotnou migrací je často nutná výměna peří, která je také poměrně energeticky náročná.

Ptáci, kteří svá mláďata krmí sporadicky (pouze několik málo návštěv za den) se vyvinula speciální strategie. Rodiče ke konci péče své mládě v hnízdě překrmí (v některých případech je až o 60% těžší než dospělec) a pak ho opustí. Mládě několik dní hladoví a poté hnízdo opustí a osamostatní se. Tato strategie se nejčastěji vyskytuje u mořských koloniálních druhů (např. buňák severní *Procellariiformes*, *Puffinus puffinus*). Nejpravděpodobnější vysvětlením pro toto chování je tvrzení, že rodiče kteří krmí mládě takto zřídka (v porovnání s druhy které tuto strategii nemají) nedokážou spolehlivě odhadnout jeho váhu ani kondici a překrmení je adaptace na tento nedostatek (Johnsen a Erikstad 1994). Zajímavým faktem je, že takto překrmené mládě musí několik dní hladovět, aby se dostalo na váhu slučitelnou s letem (Johnsen et al. 1994, Mulard a Danchin 2008, Weimerskirch et al. 2000). Jako důkazem pro

tuto hypotézu slouží poznatky z pozorování papuchalka severního (*Charadriiformes, Fratercula arctica*), kdy bylo několika hnízdícím párům v rámci experimentu zaměněno mládě za výrazně mladší nebo starší. Rodiče kteří se starali o mladší ptáče po uplynutí standardní doby péče' opustili. Na druhou stranu rodiče kteří obdrželi mládě starší ukončili péči dříve. (Johnsen a Erikstad 1994)

Péče o potomstvo může být zkrácená kvůli druhému hnízdění. Ptáci hnízdící dvakrát za sezónu volí mezi vlastní fitness, fitness první a druhé snůšky. Delší péče o potomstvo také zmenšuje okno pro uskutečnění dalšího úspěšného odchovu (Parejo and Danchin 2006), rodiče mohou péči po vylétnutí z hnízda předčasně ukončit založit snůšku druhou (Verhulst a Hut 1996). Čím déle se rodiče věnují první snůšce, tím více musí odložit začátek další snůšky, případně podstupují riziko, že druhou snůšku už nestihnou a sníží si tak vlastní fitness. Založením nové snůšky se pro rodiče sníží reprodukční hodnotá snůšky předcházející (Verhulst 1995).

V současné době se více studií zaměřuje na tropy, výzkumy naznačují, že tropičtí pěvci mají jinou strategii při vyvádění dvou snůšek. Například rodiče mravenčíka západního (*Passeriformes, Thamnophilus atricula*) nemají tendenci zkracovat péči o potomky z první snůšky, ale naopak odloží druhou snůšku. Také jejich potomci přežívají ve výrazně větší míře (až o 75%) než jejich temperátní protějšky (Tarwater a Brawn 2010). Mají menší snůšky do kterých investují více zdrojů. Nejnovější výzkumy naznačují, že by to mohla být dominantní strategie v této oblasti (Martin 2015, Tarwater a Brawn 2010).

<b>Pěvci</b>	<b>Passeriformes</b>	
rehek domácí <sup>1</sup>	<i>Phoenicurus ochruros</i>	rozdělení snůšky, rozdíly v pohlaví rodičů a intenzitě péče
vlhovec hnědohlavý <sup>2</sup>	<i>Molothrus ater</i>	mortalita o výletu, rodičovská manipulace
šafránka velká <sup>3</sup>	<i>Sicalis flaveola</i>	intenzita rodičovská investice, reprodukční úspěch, velikost snůšky
lejsek šedý <sup>4</sup>	<i>Muscicapa striata</i>	délka péče po výletu, konflikt o ukončení péče
sýkora koňadra <sup>5,6</sup>	<i>Parus major</i>	konflikt o ukončení péče
sýkora modřinka <sup>7</sup>	<i>Cyanistes caeruleus</i>	intenzita rodičovské péče, délka péče, druhá snůška
lejsčik říční <sup>8</sup>	<i>Monachella muelleriana</i>	péče po výletu z hnízda, skupinová péče o mláďata
lejsčik šedohnědý <sup>8</sup>	<i>Microeca fascians</i>	redukce snůšky, srovnání s temperátními a tropickými pěvci
střízlíkovec rudooký <sup>9</sup>	<i>Acanthiza pusilla</i>	péče po výletu z hnízda
lesňáček zlatokřídý <sup>10</sup>	<i>Vermivora chrysoptera</i>	rozdělení snůšky, intenzita rodičovské investice
kanár divoký <sup>11</sup>	<i>Serinus canaria</i>	rozdíly v pohlaví rodičů a krmení mláďat v hnízdě
medosavka hvízdavá <sup>12</sup>	<i>Notiomystis cincta</i>	mortalita v různých etapách života
bělořit šedý <sup>13</sup>	<i>Oenanthe oenanthe</i>	péče po výletu z hnízda
strnavec žlutooký <sup>14</sup>	<i>Junco phaenotus</i>	mortalita před a po výletu z hnízda
strnavec luční <sup>15</sup>	<i>Passerculus sandwichensis</i>	péče po výletu z hnízda, dvě snůšky, fitness rodičů
kruhoočko austrálopacifické <sup>16</sup>	<i>Zosterops lateralis chlorocephalus</i>	rodičovská investice po výletu z hnízda
<b>Dravci</b>	<b>Accipitriformes</b>	
orel královský <sup>17</sup>	<i>Aquila heliaca</i>	délka a ukončení péče
luňák hnědý <sup>18, 19</sup>	<i>Milvus migrans</i>	délka a ukončení péče, migrace, rodičovská investice
sup mrchožravý <sup>20</sup>	<i>Neophron percnopterus</i>	délka a ukončení péče, prodloužení péče, setrvání s rodiči do migrace
orlovec říční <sup>21</sup>	<i>Pandion haliaetus</i>	délka a ukončení péče, učení mláďat, hraní s předměty
jestřáb lesní <sup>22</sup>	<i>Accipiter gentilis</i>	délka a ukončení péče, environmentální faktory
moták lužní <sup>23</sup>	<i>Circus pygargus</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat, hry
<b>Sokoli</b>	<b>Falconiformes</b>	
poštolka obecná <sup>24, 25</sup>	<i>Falco tinnunculus</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat, umělé odchovy
poštolka pestrá <sup>26</sup>	<i>Falco sparverius</i>	délka péče po výletu, přežívání mláďat po výletu
<b>Sovy</b>	<b>Strigiformes</b>	
sýc rousný <sup>27, 28</sup>	<i>Aegolius funereus</i>	pohlaví rodičů a intenzita péče po vylétnutí, přežívání mláďat po vylétnutí
puštík obecný <sup>29, 30</sup>	<i>Strix aluco</i>	spor o ukončení péče, vliv potravy na přežívání
sýček králičí <sup>31</sup>	<i>Athene cunicularia</i>	přežívání mláďat po výletu, vliv dostupnosti potravy
<b>Dlouhokřídí</b>	<b>Charadriiformes</b>	
rybák černohřbetý <sup>32, 33</sup>	<i>Onychoprion fuscatus</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat
rybák rajský <sup>34</sup>	<i>Sterna dougallii</i>	pohlaví rodičů a intenzita péče před a po vylétnutí
rybák chocholatý <sup>33</sup>	<i>Thalasseus bergii</i>	prodloužená péče po výletu, hry, učení mláďat
rybák obecný <sup>35</sup>	<i>Sterna hirundo</i>	přežívání mláďat po výletu
racek západní <sup>36, 37</sup>	<i>Larus occidentalis</i>	péče po vylétnutí, náročnost potravy a délka péče po výletu
papuchalk severní <sup>38, 39, 40</sup>	<i>Fratercula arctica</i>	krátkodobé a dlouhodobé investice rodičů, následky pro rodiče a potomky
alkoun severní <sup>41</sup>	<i>Uria aalge</i>	přežívání mláďat po výletu, faktory ovlivňující růst a přežívání
<b>Faetoni</b>	<b>Phaethontiformes</b>	
faeton červenoocasý <sup>32</sup>	<i>Phaethon rubricauda</i>	prodloužená péče po výletu, učení mláďat
<b>Trubkonosí</b>	<b>Procellariiformes</b>	
buřňáček severní <sup>42</sup>	<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	fitness rodiče, načasování snůšky a péče
buřňák severní <sup>43, 44</sup>	<i>Puffinus puffinus</i>	překrmování, vliv krmení na vývoj mláďat

**Tabulka 1:** Vybrané druhy a zkoumané oblasti v rámci rodičovské péče po opuštění hnízda

<sup>1</sup> <i>Draganoiu et al. (2005)</i>	<sup>16</sup> <i>Wilson a Kikkawa (1988)</i>	<sup>31</sup> <i>Todd et al. (2003)</i>
<sup>2</sup> <i>Jones a Ward (2020)</i>	<sup>17</sup> <i>Alonso et al. (1987)</i>	<sup>32</sup> <i>Ainley et al. (1986)</i>
<sup>3</sup> <i>Burnham a Cruz-Bernate (2020)</i>	<sup>18</sup> <i>Bustamante a Hiraldo (1990)</i>	<sup>33</sup> <i>Feare (1975)</i>
<sup>4</sup> <i>Davies (1976)</i>	<sup>19</sup> <i>Bustamante a Hiraldo (2008)</i>	<sup>34</sup> <i>Watson et al. (2011)</i>
<sup>5</sup> <i>Verhulst a Hut (1996)</i>	<sup>20</sup> <i>Ceballos a Donazar (1990)</i>	<sup>35</sup> <i>Braasch et al. (2008)</i>
<sup>6</sup> <i>Davies (1978)</i>	<sup>21</sup> <i>Bustamante (1952)</i>	<sup>36</sup> <i>Spear et al. (1986)</i>
<sup>7</sup> <i>Parejo a Danchin (2006)</i>	<sup>22</sup> <i>Kenward et al. (1993)</i>	<sup>37</sup> <i>Spear a Nur (1994)</i>
<sup>8</sup> <i>Donaghey (2017)</i>	<sup>23</sup> <i>Kitowski (2004)</i>	<sup>38</sup> <i>Johnsen et al. (1994)</i>
<sup>9</sup> <i>Green a Cockburn (2001)</i>	<sup>24</sup> <i>Thavarajah a Fenkes (2022)</i>	<sup>39</sup> <i>Hudson (1979)</i>
<sup>10</sup> <i>Peterson et al. (2022)</i>	<sup>25</sup> <i>Boileau a Bretagnolle (2014)</i>	<sup>40</sup> <i>Harris (1978)</i>
<sup>11</sup> <i>Kilner (2002)</i>	<sup>26</sup> <i>Corell et al. (2023)</i>	<sup>41</sup> <i>Harris et al. (1992)</i>
<sup>12</sup> <i>Low a Pärt (2009)</i>	<sup>27</sup> <i>Eldegard a Sonnerud (2011)</i>	<sup>42</sup> <i>Elliot et al. (2021)</i>
<sup>13</sup> <i>Moreno (1984)</i>	<sup>28</sup> <i>Kouba et al. (2023)</i>	<sup>43</sup> <i>Hudson (1979)</i>
<sup>14</sup> <i>Sullivan (1989)</i>	<sup>29</sup> <i>Sunde (2008)</i>	<sup>44</sup> <i>Lee et al. (2023)</i>
<sup>15</sup> <i>Wheelwright et al. (2003)</i>	<sup>30</sup> <i>Sunde a Naundrup (2016)</i>	

## Diskuze a závěr práce

Mezi studované skupiny z hlediska konfliktu mezi rodiči a potomky patří pěvci, poté kolonálně žijící mořské druhy a dravci (viz Tabulka 1). Studie zaměřující se na dlouhodobé dopady péče (míněno v rámci více sezon, popřípadě celého života jedince) o mláďata se převážně věnují dlouhověkým migrujícím druhům. Studií o dopadech prodloužené rodičovské péče u prekocialních ptáků je v této oblasti minimum, i když i tam prodloužená péče přináší mláďatům výhody ve smyslu vyššího přežívání a následně sociální podpory.

I v této práci se potvrdil všeobecně známý fenomén, že aktuální i budoucí investice rodičů do péče o potomstvo zásadně ovlivňuje přežívání a fitness samotných rodičů. Zejména u migrujících druhů může příliš intenzivní péče o potomstvo negativně ovlivnit reprodukční úspěch následujících hnízdních sezón. I v této práci se potvrdil všeobecně známý fenomén, že aktuální i budoucí investice rodičů do péče o potomstvo zásadně ovlivňuje přežívání a fitness samotných rodičů. Zejména u migrujících druhů může příliš intenzivní péče o potomstvo negativně ovlivnit reprodukční úspěch následujících hnízdních sezón, nicméně podle některých zdrojů jsou však u dlouho žijících stěhovavých ptáků negativní dopady intenzivní péče na fitness rodiče tlumeny v nehnízdícím období a do období dalších se nepřenáší (Ramos et al. 2018). Tato oblast si jistě zaslouží více pozornosti při budoucích výzkumech.

V rámci zkoumání délky trvání a ukončení péče bylo vysloveno několik hypotéz, z nichž nejvíce důkazů podporuje hypotézu rodičovské manipulace, nicméně se nejedná o univerzální strategii a může se lišit v rámci druhů. Četnost podkladů pro tuto hypotézu může být způsobena nepoměrně velkým zastoupením pěvců (*Passeriformes*) (viz. Tabulka 1), u kterých je snaha o uspíšení opuštění hnízda častá kvůli predačnímu tlaku (Remeš a Martin 2002). U některých druhů se v ideálních podmínkách mláďata odstaví sama. Například výzkum vypouštění uměle odchovaných poštolek (*Falconiformes*, *Falco tinnunculus*) poukazuje na existenci jakýchsi vnitřních hodin, které ovlivňují délku některých etap v ptačím životě (Thavarajah a Fenkes 2020). Mechanismů ovlivňujících vývoj mláďate k samostatnosti a délku rodičovské péče tak může být více.

Dostupnost potravy a náročnost jejího obstarání jsou další faktory výrazně ovlivňující trvání péče těsně před a po vylétnutí u hnízda. Stoupající náročnost nalezení či ulovení potravy pozitivně koreluje s rostoucí délkou péče po výletu z hnízda. Mláďata aktivně lovících dravých ptáků jako je například luňák hnědý (*Accipitiformes*, *Milvus migrans*) nebo poštolka obecná (*Falconiformes*, *Falco tinnunculus*) se před osamostatněním musí naučit techniky lovu a manipulace s kořistí. Aktivním podílením se na rozvíjení loveckých schopností svých potomků rodiče zvyšují šanci na přežití, i tak je mortalita dravců během prvních několika let vysoká. V

této oblasti chybí studie porovnávající přežívání a úspěšnost přirozeně odchovaných mláďat, která byla učena rodiči, a mláďat uměle odchovaných a navracených do přírody.

Přežívání mláďat se odvíjí od mnoha faktorů. Zejména u altriciálních druhů se intenzita rodičovské péče a kvalita potravy odrazí na kondici mláďat, neboť jsou svou existencí na rodiče plně odkázána. Faktory jako hmotnost, délka křídel, délka běháků nebo kvalita opeření při opouštění hnízda jsou dobrými indikátory momentální fitness jedince, zároveň jsou dobrým prediktorem pravděpodobnosti přežití daného potomka.

Krátká péče po vylétnutí z hnízda je typická pro druhy, které kladou důraz na rychlou reprodukci, mají krátký životní cyklus a méně investují do potomstva. Tato strategie je běžná typická pro pěvce mírného pásu. Péče o potomstvo před a po výletu z hnízda se často zkracuje kvůli riziku predace. Může však být zkrácena i migrací, kdy rodiče zejména na konci hnízdního období musí volit mezi investicí do potomstva a zachováním vlastní fyzické kondice. Odlet na zimoviště je energeticky náročný proces, kterému obvykle předchází obdobně náročná výměna peří a pokud rodiče investují tuto energii dříve, při přepeřování a migraci jim tyto energetické rezervy chybí.

Některé druhy koloniálně hnízdících ptáků vázaných na moře krmí svá mláďata v dlouhých intervalech, o svá mláďata se starají poměrně fixní dobu, po které ho ponechají svému osudu (Corbel et al. 2009). Vykrmené mládě má v době svého osíření vyšší váhu než dospělec, po několikadenní hladovce zhubne a je schopné letu, načež též opustí hnízdo. Nejpravděpodobnějším vysvětlením této strategie je tvrzení, že dospělci navštěvující svého potomka zřídka nedokážou odhadnout jeho kondici a tak nedokáží náležitě přizpůsobit své investice. Výsledky pokusů se záměnou ptáčat těchto druhů poukazují na existence jakéhosi "investičního stropu", neboli maximální investice kterou jsou rodiče ochotni svým potomkům poskytnout. Rodiče pečující o výrazně mladší mládě ho často dezertují. Pokud ne, činí tak na úkor vlastní kondice. Nicméně rodiče pečující o starší mláďata ukončili svou péči dříve, což by mohlo naznačovat určitou flexibilitu v přizpůsobování se potřebě mláďat.

Péče o potomstvo může být zkrácena kvůli druhému hnízdění, což znamená, že rodiče volí mezi fitness první a druhé snůšky. Delší péče o první snůšku zkracuje okno pro další úspěšné odchovy. Rodiče mohou péči po vylétnutí z hnízda předčasně ukončit a založit druhou snůšku. V tropických oblastech mají pěvci odlišné strategie při vyvádění dvou snůšek. Například mravenčiči západní (*Passeriformes*, *Thamnophilus atrinucha*) nezanedbávají péči o první snůšku, ale naopak odloží druhou. Tropičtí pěvci mají menší snůšky, do kterých investují více zdrojů. V současné době se výzkum rodičovské péče rozšiřuje na tropickou oblast. Tropy se jeví jako velmi zajímavá oblast, bohatá na různé rodičovské strategie. Tropy jsou obecně co se týče rodičovské péče neprobádanou oblastí, nabízí se tak spousta možností pro výzkum.



Celkové přežívání po opuštění hnízda se špatně sleduje. Monitorování komplikují migrační tahy a disperze vylétnuvších jedinců širokého okolí, což má za následek častou nemožnost opakovaného odchyty. Samotná nutnost zvíře označit představuje další překážku. Pro úspěšné okroužkování mláďat je potřeba dostat se k hnízdu, které bývá na špatně přístupných místech, a u mnoha druhů je to omezeno časovým oknem. Pokud se sleduje více hnízd na větším prostoru, je to další komplikace, která limituje množství možných pozorování.

Nicméně k získání kvalitních a relevantních dat o pohnízdni rodičovské péči je nutné umět od sebe rozlišit sledované jedince, v ideálním případě tak, aby je mohli poznat i další pozorovatelé a mohli na výzkum navázat. Prosté rozeznání okem, ač možné v případě výrazně odlišných morfologických znaků jedinců není vhodné pro pozorování po delší období, zejména pokud se jedná o druhy primárně žijící v hejnech. V současné době je nejspolehlivější a nejrozšířenější metodou značení jedinců stále ještě kroužkování. Značení kroužkem je koncipováno tak, aby vydrželo po celý život jedince, což je pro účely etologických výzkumů ideální. Mezi přednosti této metody patří nízká cena a minimální zásah do welfare označeného živočicha. Nevýhodou je nutnost odchyty, který ptáky do značné míry stresuje. Hlavním limitem je viditelnost – jedince nelze rozpoznat v koruně stromu nebo hustší vegetaci. U ptáků trávících většinu dne ve vodě komplikuje pozorování skutečnost, že mají pro plavání nohy pod hladinou a kroužek nejde vidět. Podobný problém je i u ptáků aktivních v noci (například sovy *Strigiformes*).

Jako možné řešení se nabízí využití elektronických vysílacích zařízení, které umožňují sledování jedince i na dlouhé vzdálenosti. Donedávna byla velikost a váha těchto zařízení hlavním limitujícím faktorem této metody, kvůli čemuž byla aplikovatelná jen na velká zvířata. Nicméně díky technologickému pokroku je možné vyrábět vysílačky s nižší hmotností a menšími rozměry, čímž se otevírají příležitosti k sledování menších druhů ptáků. Drobné vysílače už se používají při monitorování drobných pěvců, záporem této metody je nízká výdrž baterie.

Další neméně závažný problém vzniká během samotného pozorování. Při vyhodnocování chování hrozí zkreslení hodnocení sledovaného projevu, ať už vlivem antropomorfizace nebo potvrzovacího zkreslení (lidská tendence si přednostně všimnout jevů, které očekávají, že uvidí). Vzniká tak problém s interpretací pozorovaných jevů – dva různí lidé mohou pod stejným chováním vidět něco jiného, je tedy těžké prokázat skutečnou motivaci jedince.

Přítomnost a míra konfliktu mezi rodiči a dětmi závisí na mnoha faktorech. Ač byl tento jev široce studovaný, stále zůstává řada nezodpovězených otázek. Napříč vědeckou komunitou se stále vedou spory o to, kdo je iniciátorem výletu z hnízda i o celkových dopadech

tohoto konfliktu na fitness populace. Nelze opomenout značný vliv potravní ekologie a rozdělení nik v rámci lokálních populací na období po vylétnutí z hnízda.

Vzhledem k rostoucímu počtu ohrožených druhů stoupá zájem o hlubší porozumění ptačímu životu a chování – v souvislosti s tím roste popularita témat jako je ptačí rodičovská péče, či její absence. Tyto poznatky by mohly být zvláště cenné při konzervačních snahách. Například hlubší výzkum rodičovské péče a přežívání mláďat supa mrchožravého (*Accipitriformes*, *Neophron percnopterus*) by mohl přinést hodnotné poznatky a pomoci současným projektům snažícím se posílit současnou populaci těchto kriticky ohrožených supů v Jižní Evropě vypouštěním uměle odchovaných jedinců. Tento druh je známý používáním nástrojů (například rozbíjení pštrosích vajec spuštěním kamene z výšky), nicméně není známo, zda používání nástrojů ‚odkoukají‘ od rodičů nebo je používají sami od sebe.

I v mé práci se potvrdil původní předpoklad, že studie zabývající se rodičovskou péčí se většinou zaměřují na jiné etapy než na období po výletu z hnízda. Nejčastěji se zaměřují na vývoj mláďat v hnízdě, občas inkubaci, jindy se soustředí na rodiče a jejich fitness a obecné strategie. Nicméně závěry těchto studií tvoří vstupní předpoklad pro pochopení důvodů proč některé druhy (skupiny s určitou ekologií) za určitých podmínek svoji rodičovskou péči prodlužují. Současný stav našeho poznání v této věci je ale takový, že pokud už se některá studie zmiňuje péče po výletu z hnízda, bývá jako sekundární záměr a neřeší se to do detailu. Studií, které toto téma řeší podrobněji není mnoho a druhy, které studují jsem shrnula v tabulce 1.

## Seznam použité literatury

- Ainley, D. G., Spear, L. B., & Boekelheide, R. J. (1986, February). Extended Post-Fledging Parental Care in the Red-Tailed Tropicbird and Sooty Tern. *The Condor*, 88(1), 101. <https://doi.org/10.2307/1367765>
- Allen, M. L., Inagaki, A., & Ward, M. P. (2020). Cannibalism in raptors: a review. *Journal of Raptor Research*, 54(4), 424-430.
- Balme, D. M. & Gotthelf, Allan (eds.) (2002). Aristotle: 'Historia Animalium': Volume 1, Books I-X: Text. Cambridge University Press
- Boileau, N., & Bretagnolle, V. (2014, September). Post-fledging Dependence Period in the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) in Western France. *Journal of Raptor Research*, 48(3), 248–256. <https://doi.org/10.3356/jrr-11-70.1>
- Boos, M., Zimmer, C., Carriere, A., Robin, J. P., & Petit, O. (2007, November). Post-hatching parental care behaviour and hormonal status in a precocial bird. *Behavioural Processes*, 76(3), 206–214. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2007.05.003>
- Bowers, E. K., Sakaluk, S. K., & Thompson, C. F. (2013). Sibling cooperation influences the age of nest leaving in an altricial bird. *The American Naturalist*, 181(6), 775-786.
- Braasch, A., Schaub, C., & Becker, P. H. (2008, November 27). Post-fledging body mass as a determinant of subadult survival in Common Terns *Sterna hirundo*. *Journal of Ornithology*, 150(2), 401–407. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0362-2>
- Burnham, H., & Cruz-Bernate, L. (2020, November). Parental investment does not directly affect reproductive success in the saffron finch. *Journal of Avian Biology*, 51(11). <https://doi.org/10.1111/jav.02489>
- Bustamante, J. (1995, March). The duration of the post-fledging dependence period of Ospreys *Pandion haliaetus* at Loch Garten, Scotland. *Bird Study*, 42(1), 31–36. <https://doi.org/10.1080/00063659509477145>
- Bustamante, J., & Hiraldo, F. (1990, January). Factors influencing family rupture and parent-offspring conflict in the Black Kite *Milvus migrans*. *Ibis*, 132(1), 58–67. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1990.tb01016.x>
- Bustamante, J., & Hiraldo, F. (2008). *Factors influencing family rupture and parent-offspring conflict in the Black Kite Milvus migrans*. *Ibis*, 132(1), 58–67. doi:10.1111/j.1474-919x.1990.tb01016.x
- Cam, E., Monnat, J.-Y. and Hines, J.E. (2003), Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology*, 72: 411-424. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00708.x>
- Caro, S. M., Griffin, A. S., Hinde, C. A., & West, S. A. (2016, March 29). Unpredictable environments lead to the evolution of parental neglect in birds. *Nature Communications*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/ncomms10985>
- Carpenter, K. Eggs, nests and baby dinosaurs: a look at dinosaur reproduction (Indiana University Press, 1999).
- Catry, P., Dias, M. P., Phillips, R. A., & Granadeiro, J. P. (2013). Carry-over effects from breeding modulate the annual cycle of a long-distance migrant: an experimental demonstration. In *Ecology* (Vol. 94, Issue 6, pp. 1230–1235). Wiley. <https://doi.org/10.1890/12-21>

- Ceballos, O., & Donazar, J. A. (1990, January 12). Parent-offspring Conflict during the Post-fledging Period in the Egyptian Vulture *Neophron percnopterus* (Aves, Accipitridae). *Ethology*, 85(3), 225–235. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00402.x>
- Chen, C. K., Chuang, H. F., Wu, S. M., & Li, W. H. (2019). Feather evolution from precocial to altricial birds. *Zoological Studies*, 58.
- Clutton-Brock, T. H. (1991, May 29). The Evolution of Parental Care. <https://doi.org/10.2307/j.ctvs32ssj>
- Cockburn, A. (2006, February 16). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Corbel, H., Morlon, F., Geiger, S., & Groscolas, R. (2009, October). State-dependent decisions during the fledging process of king penguin chicks. *Animal Behaviour*, 78(4), 829–838. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.019>
- Corell, A., Fowler, M. A., Zimmerman, C., Khaku, Z., & Therrien, J. F. (2023, April 18). The Role of Food Quantity and Prey Type in Nestling Development of American Kestrels. *Journal of Raptor Research*, 57(2). <https://doi.org/10.3356/jrr-22-10>
- Cormier, D. A., & Taylor, P. D. (2019, December). Contrasting patterns of post-fledging movements of two sympatric warbler species with different life-history strategies. *Journal of Avian Biology*, 50(12). <https://doi.org/10.1111/jav.02182>
- Covas Rita, Brown Charles R., Anderson Mark D. and Brown Mary Bomberger (2002) Stabilizing selection on body mass in the sociable weaver (*Philetairus socius*) *Proc. R. Soc. Lond. B*.2691905–1909 <http://doi.org/10.1098/rspb.2002.2106>
- Cox, W. A., Thompson, F. R., Cox, A. S., & Faaborg, J. (2014, February). Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *The Journal of Wildlife Management*, 78(2), 183–193. <https://doi.org/10.1002/jwmg.670>
- Davies, N. B. (1976). Parental Care and the Transition to Independent Feeding in the Young Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*). *Behaviour*, 59(3/4), 280–295. <http://www.jstor.org/stable/4533786>
- Davies, N. B. (1978, October). Parental Meanness And Offspring Independence: An Experiment With Hand-Reared Great Tits (*Parus Major*). *Ibis*, 120(4), 509–514. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1978.tb06815.x>
- Davies, N. B. Cuckoos, Cowbirds and other Cheats. London, UK: T. & A. D. Poyser, 2000.
- Dijkstra, C., Bult, A., Bijlsma, S., Daan, S., Meijer, T., & Zijlstra, M. (1990). Brood Size Manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on Offspring and Parent Survival. *Journal of Animal Ecology*, 59(1), 269–285. <https://doi.org/10.2307/5172>
- Donaghey, R. (2017). Observations of nesting in the Papuan Flyrobin and the Olive Flyrobin, and post-fledging care in the Torrent Flycatcher, all endemic to New Guinea. *Australian Field Ornithology*, 34, 111–115. <https://doi.org/10.20938/af034111115>
- Donaghey, R., & Donaghey, C. (2017). Parental care and breeding strategies of the Jacky Winter and its life-history traits compared with other Australasian robins, and northern temperate and tropical songbirds. *Australian Field Ornithology*, 34, 98–110. <https://doi.org/10.20938/af034098110>
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., Musseau, R., & Kreutzer, M. (2005). Parental care and brood division in a songbird, the black redstart. *Behaviour*, 142(11–12), 1495–1514. <https://doi.org/10.1163/156853905774831828>

- Dreitz, V. J. (2009, July). Parental behaviour of a precocial species: implications for juvenile survival. *Journal of Applied Ecology*, 46(4), 870–878. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01658.x>
- Eldegard, K., & Sonerud, G. A. (2011, September 9). Sex roles during post-fledging care in birds: female Tengmalm's Owls contribute little to food provisioning. *Journal of Ornithology*, 153(2), 385–398. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0753-7>
- Elliott, L. H., Grady, J., Cerchiara, J., Haussmann, M. F., & Mauck, R. A. (2021). Evidence of incubation trade-offs in Leach's Storm-Petrel (*Oceanodroma leucorhoa*): ptilochronology as a measure of reproductive investment in a long-lived seabird. *Ibis* (163(3), 1004–1016. <https://doi.org/10.1111/ibi.12912>
- Ellis, D. H., Bednarz, J. C., Smith, D. G., & Flemming, S. P. (1993). Social Foraging Classes in Raptorial Birds. *BioScience*, 43(1), 14–20. <https://doi.org/10.2307/1312102>
- Erikstad, K.E., Sandvik, H., Fauchald, P. and Tveraa, T. (2009), Short- and long-term consequences of reproductive decisions: an experimental study in the puffin. *Ecology*, 90: 3197-3208. <https://doi.org/10.1890/08-1778.1>
- Fayet, A.L., Freeman, R., Shoji, A., Kirk, H.L., Padget, O., Perrins, C.M. and Guilford, T. (2016), Carry-over effects on the annual cycle of a migratory seabird: an experimental study. *J Anim Ecol*, 85: 1516-1527. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12580>
- Feare, C. J. (1975, October). Post-Fledging Parental Care in Crested and Sooty Terns. *The Condor*, 77(3), 368–370. <https://doi.org/10.2307/1366255>
- Gatt, M. C., Versteegh, M., Bauch, C., Tieleman, B. I., Granadeiro, J. P., & Catry, P. (2020). Costs of reproduction and migration are paid in later return to the colony, not in physical condition, in a long-lived seabird. *Oecologia*, 195(2), 287–297. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04775-w>
- GILL, Frank B., Ornithology. 3rd edition New York: W. H. Freeman and Company, 2007. 758 p. ISBN 978-0-7167-4983-7
- Gow, E. A., & Wiebe, K. L. (2014, February 5). Determinants of parental care and offspring survival during the post-fledging period: males care more in a species with partially reversed sex roles. *Oecologia*, 175(1), 95–104. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2890-1>
- Green, A. J. (2001). MASS/LENGTH RESIDUALS: MEASURES OF BODY CONDITION OR GENERATORS OF SPURIOUS RESULTS? In *Ecology* (Vol. 82, Issue 5, pp. 1473–1483). Wiley. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1473:mlrmob\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1473:mlrmob]2.0.co;2)
- Green, D. J., & Cockburn, A. (2001, May). Post-fledging care, philopatry and recruitment in brown thornbills. *Journal of Animal Ecology*, 70(3), 505–514. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00503.x>
- Grigg, G. & Kirshner, D. *Biology and Evolution of Crocodylians* (Cornell University Press, 2015).
- Grüebler, M. U., & Naef-Daenzer, B. (2008, October). Fitness consequences of pre- and post-fledging timing decisions in a double-brooded passerine. *Ecology*, 89(10), 2736–2745. <https://doi.org/10.1890/07-0786.1>
- Grüebler, M. U., & Naef-Daenzer, B. (2010, February 5). Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 334–341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01650.x>

- Harris, M. P. (1978). Supplementary Feeding of Young Puffins, *Fratercula arctica*. *Journal of Animal Ecology*, 47(1), 15–23. <https://doi.org/10.2307/3919>
- Harris, M. P., Halley, D. J., & Wanless, S. (1992, October). The post-fledging survival of young Guillemots (*Uria aalge*) in relation to hatching date and growth. *Ibis*, 134(4), 335–339. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1992.tb08012.x>
- Haskell, D. (1994). Experimental Evidence that Nestling Begging Behaviour Incurs a Cost Due to Nest Predation. *Proceedings: Biological Sciences*, 257(1349), 161–164. <http://www.jstor.org/stable/50307>
- Hasselquist, D., & Kempenaers, B. (2002). Parental care and adaptive brood sex ratio manipulation in birds. *Philosophical transactions of the royal society of london. Series B: Biological sciences*, 357(1419), 363–372.
- Horner, J. R. Dinosaur reproduction and parenting. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 28, 19–45 (2000). <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12580>
- Hudson, P. J. (1979). The Parent-Chick Feeding Relationship of the Puffin, *Fratercula arctica*. *Journal of Animal Ecology*, 48(3), 889–898. <https://doi.org/10.2307/4201>
- Janke, A. & Arnason, U. The complete mitochondrial genome of *Alligator mississippiensis* and the separation between recent archosauria (birds and crocodiles). *Mol. Biol. Evol.* 14, 1266–1272 (1997).
- Johnsen, I., Erikstad, K. E., & Sæther, B.-E. (1994). Regulation of Parental Investment in a Long-Lived Seabird, the Puffin *Fratercula arctica*: An Experiment. *Oikos*, 71(2), 273–278. <https://doi.org/10.2307/3546276>
- Jones, T. M., & Ward, M. P. (2020, July 7). Pre- to post-fledging carryover effects and the adaptive significance of variation in wing development for juvenile songbirds. *Journal of Animal Ecology*, 89(10), 2235–2245. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13285>
- Jones, T. M., & Ward, M. P. (2022, January 15). Post-fledging behavioral ecology of migratory songbirds: how do fledgling activity rates vary across species? *Behavioral Ecology*, 33(2), 336–342. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab122>
- Jones, T. M., Brawn, J. D., Ausprey, I. J., Vitz, A. C., Rodewald, A. D., Raybuck, D. W., Boves, T. J., Fiss, C. J., McNeil, D. J., Stoleson, S. H., Larkin, J. L., Cox, W. A., Schwarzer, A. C., Horsley, N. P., Trumbo, E. M., & Ward, M. P. (2020). Parental benefits and offspring costs reflect parent–offspring conflict over the age of fledging among songbirds. In *Proceedings of the National Academy of Sciences* (Vol. 117, Issue 48, pp. 30539–30546). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2008955117>
- Jones, T. M., Chiavacci, S. J., Benson, T. J., & Ward, M. P. (2022, August 10). Nesting and post-fledging predation risk influence diel patterns of songbird fledging. *Ibis*. <https://doi.org/10.1111/ibi.13119>
- Kenward, R. E., Marcström, V., & Karlbom, M. (1993, August). Post-nestling behaviour in goshawks, *Accipiter gentilis*: I. The causes of dispersal. *Animal Behaviour*, 46(2), 365–370. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1198>
- Kilner, R. (2002, October 1). Sex differences in canary (*Serinus canaria*) provisioning rules. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(5), 400–407. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0533-8>
- Kitaysky, A. S. (1999, July). Metabolic and Developmental Responses of Alcid Chicks to Experimental Variation in Food Intake. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(4), 462–473. <https://doi.org/10.1086/316684>



- Kitowski, I. (2004, June 17). Play behaviour and active training of Montagu's harrier (*Circus pygargus*) offspring in the post-fledging period. *Journal of Ethology*, 23(1), 3–8. <https://doi.org/10.1007/s10164-004-0120-8>
- Klug, H., & Bonsall, M. B. (2014). What are the benefits of parental care? The importance of parental effects on developmental rate. *Ecology and evolution*, 4(12), 2330–2351. <https://doi.org/10.1002/ece3.1083>
- Kokko, H. (1999). Competition for early arrival in migratory birds. In *Journal of Animal Ecology* (Vol. 68, Issue 5, pp. 940–950). Wiley. <https://doi.org/10.1046/j.1365-265>
- Kokko, H., Jennions, M. D. (2008, July) Parental investment, sexual selection and sex ratios, *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4), 919–948, <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01540.x>
- Kouba, M., Bartoš, L., Tulis, F., Ševčík, M., Sovadinová, S., Bušina, T., Janouš, M., Kouba, P., Bartošová, J., Hongisto, K., & Korpimäki, E. (2023, March 23). Post-fledging survival of Tengmalm's owl offspring in boreal forests: Interactive effects of varying dynamics of main prey and habitat composition. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1151622>
- Lawrence, S.B. & Gay, C.G. 1991. Behaviour of fledgling New Zealand falcons (*Falco*
- Lazarus, J., & Inglis, I. (1986, December). Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Animal Behaviour*, 34(6), 1791–1804. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(86\)80265-2](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(86)80265-2)
- Lee, D. S., Haney, J. C., Carboneras, C., Jutglar, F., & Kirwan, G. M. (2023). Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*). In N. D. Sly (Ed.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.manshe.01.1>
- Lengyel, S. (2006, July). Spatial differences in breeding success in the pied avocet *Recurvirostra avosetta*: effects of habitat on hatching success and chick survival. *Journal of Avian Biology*, 37(4), 381–395. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2006.03501.x>
- Lessells, C. M. (2002, March 29). Parentally biased favouritism: why should parents specialize in caring for different offspring? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 381–403. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0928>
- Lindström, J. (1999, September). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(9), 343–348. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01639-0](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01639-0)
- Litovich, E., & Power, H. W. (1992, January). Parent-Offspring Conflict and Its Resolution in the European Starling. *Ornithological Monographs*, 47, 1–71. <https://doi.org/10.2307/40166796>
- López-Idiáquez, D., Vergara, P., Fargallo, J. A., & Martínez-Padilla, J. (2018, September 10). Providing longer post-fledging periods increases offspring survival at the expense of future fecundity. *PLOS ONE*, 13(9), e0203152. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203152>
- Low, M., & Pärt, T. (2009, June 4). Patterns of mortality for each life-history stage in a population of the endangered New Zealand stitchbird. *Journal of Animal Ecology*, 78(4), 761–771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01543.x>
- Maness, T. J., & Anderson, D. J. (2013, October). Predictors of Juvenile Survival in Birds. *Ornithological Monographs*, 78(1), 1–55. <https://doi.org/10.1525/om.2013.78.1.1>

- Martin, T. E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological monographs*, 65(1), 101-127.
- Martin, T. E. (2015, August 28). Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science*, 349(6251), 966–970.  
<https://doi.org/10.1126/science.aad1173>
- Matysioková B. & Grim T. 2005: Kdo určuje délku hnízdní péče u otevřeně hnízdicích pěvců: rodiče nebo potomci? *Sylvia* 41: 35–49
- McCarty, J. P. 1996. The energetic cost of begging in nestling passerines. *Auk*, 113, 178–188
- Mock, D. W. (1987). Siblicide, parent-offspring conflict, and unequal parental investment by egrets and herons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 247-256.
- Mock, D. W. (2022). Parental care in birds. *Current Biology*, 32(20), R1132-R1136.
- Moore, J. R., & Varricchio, D. J. (2016). The Evolution of Diapsid Reproductive Strategy with Inferences about Extinct Taxa. In M. C. Mhlbachler (Ed.), PLOS ONE (Vol. 11, Issue 7, p. e0158496). Public Library of Science (PLoS). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158496>
- Morandini, V., & Ferrer, M. (2015). Sibling aggression and brood reduction: a review. *Ethology Ecology & Evolution*, 27(1), 2-16.
- Moreno, J. (1984). Parental care of fledged young, division of labor, and the development of foraging techniques in the Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe* L.). *The Auk*, 101(4), 741-752.
- Mulard, H., & Danchin, T. (2008, September). The role of parent–offspring interactions during and after fledging in the Black-legged Kittiwake. *Behavioural Processes*, 79(1), 1–6.  
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.03.005>.
- Naef-Daenzer, B., & Gruebler, M. U. (2016, July 2). Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *Journal of Field Ornithology*, 87(3), 227–250.  
<https://doi.org/10.1111/jofo.12157>
- Neuenschwander, S., Brinkhof, M. W., Kölliker, M., & Richner, H. (2003). Brood size, sibling competition, and the cost of begging in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology*, 14(4), 457-462.
- Nicolai, C. A., & Sedinger, J. S. (2012, February 3). Are there trade-offs between pre- and post-fledging survival in black brent geese? *Journal of Animal Ecology*, 81(4), 788–797.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01952.x>
- O'Connor, R. J. (1977, April). Differential growth and body composition in altricial passerines. *Ibis*, 119(2), 147–166. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1977.tb03533.x>
- Oddie, K. R. (2000). Size matters: competition between male and female great tit offspring. *Journal of Animal Ecology*, 69(5), 903-912.
- Parejo, D., & Danchin, E. (2006, February 7). Brood size manipulation affects frequency of second clutches in the blue tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(2), 184–194.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-005-0155-z>
- Peer, B. D., Rivers, J. W., Merrill, L., Robinson, S. K., & Rothstein, S. I. (2017). The Brown-Headed Cowbird: A Model Species for Testing Novel Research Questions in Animal Ecology, Evolution, and Behavior. In *Fascinating Life Sciences* (pp. 161–187). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-73138-4\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-73138-4_9)



Peterson, S. M., Streby, H. M., Kramer, G. R., Feura, J. M., & Andersen, D. E. (2022, March 28). Patterns of parental care and movement in divided broods of golden-winged warblers. *Journal of Avian Biology*, 2022(6). <https://doi.org/10.1111/jav.02938>

Pigniczki, C. (2022, June 1). Observations on parental care of the Eurasian Spoonbill (*Platalea leucorodia*) during the post-fledging dispersal. *Ornis Hungarica*, 30(1), 146–157. ramons

Ramos, R., Llabrés, V., Monclús, L., López-Béjar, M., & González-Solís, J. (2018). Costs of breeding are rapidly buffered and do not affect migratory behavior in a long-lived bird species. In *Ecology* (Vol. 99, Issue 9, pp. 2010–2024). Wiley. <https://doi.org/10.1002/ecy.2435> 6.1999.00343.x77.1

Rehling, A., Spiller, I., Krause, E. T., Nager, R. G., Monaghan, P., & Trillmich, F. (2012). Flexibility in the duration of parental care: zebra finch parents respond to offspring needs. In *Animal Behaviour* (Vol. 83, Issue 1, pp. 35–39). Elsevier BV. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.003>

Remeš V., & Matysioková, B. (2016, April 4). Survival to independence in relation to pre-fledging development and latitude in songbirds across the globe. *Journal of Avian Biology*, 47(5), 610–618. <https://doi.org/10.1111/jav.00841>

Remeš, V. 2006. Growth strategies of passerine birds are related to brood parasitism by the brown-headed cowbird (*Molothrus ater*). *Evolution* 60:1692–170

Remeš, V., & Martin, T. E. (2002, December). Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution*, 56(12), 2505–2518. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00175.x>

Ridley, A. R., & Raihani, N. J. (2007, August 14). Variable postfledging care in a cooperative bird: causes and consequences. *Behavioral Ecology*, 18(6), 994–1000. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm074>

Royle, Nick J., Per T. Smiseth, and Mathias Kölliker, *The Evolution of Parental Care* (Oxford, 2012; online edn, Oxford Academic, 17 Dec. 2013), <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199692576.001.0001>

Saino, N., Ambrosini, R., Caprioli, M., Romano, A., Romano, M., Rubolini, D., Scandolara, C., & Liechti, F. (2017). Sex-dependent carry-over effects on timing of reproduction and fecundity of a migratory bird. In J. Dunn (Ed.), *Journal of Animal Ecology* (Vol. 86, Issue 2, pp. 239–249). Wiley. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12625>

Santos, E. S. A., & Nakagawa, S. (2012). The costs of parental care: A meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of evolutionary biology*, 25(9), 1911–1917.

Schaefer, H., Eshiamwata, G. W., Munyekenye, F. B., & Böhning-Gaese, K. (2004, March 3). Life-history of two African *Sylvia* warblers: low annual fecundity and long post-fledging care. *Ibis*, 146(3), 427–437. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2004.00276.x>

Scheiber, I.B.R., Weiß, B.M., Kingma, S.A. *et al.* The importance of the altricial – precocial spectrum for social complexity in mammals and birds – a review. *Front Zool* 14, 3 (2017). <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0185-6>

Schneider, J., & Lamprecht, J. (1990). The importance of biparental care in a precocial, monogamous bird, the bar-headed goose (*Anser indicus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 415–419. *Sciences*, 273(1592), 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>

- SLAGSVOLD, TORE. "Brood division in birds in relation to offspring size: sibling rivalry and parental control." *Animal Behaviour* 54.6 (1997): 1357-1368.
- Spear, L. B., Ainley, D. G., & Henderson, R. P. (1986, May). Post-Fledging Parental Care in the Western Gull. *The Condor*, 88(2), 194. <https://doi.org/10.2307/1368915>
- Spear, L., & Nur, N. (1994, April). Brood Size, Hatching Order and Hatching Date: Effects on Four Life-History Stages from Hatching to Recruitment in Western Gulls. *The Journal of Animal Ecology*, 63(2), 283. <https://doi.org/10.2307/5547>
- Spofford, W.R., & Amadon, D. (1993). LIVE PREY TO YOUNG RAPTORS - INCIDENTAL OR ADAPTIVE. *Journal of Raptor Research*, 27, 180-184.
- Starck, J. & Ricklefs, R.E.. (1998, January). Avian growth and development. Evolution in the altricial precocial spectrum. *Patterns of development: The altricial-precocial spectrum*. 3-30.
- Stupik, A. E., Sayers, T., Huang, M., Rittenhouse, T. A., & Rittenhouse, C. D. (2015, March). Survival and Movements of Post-Fledging American Kestrels Hatched from Nest Boxes. *Northeastern Naturalist*, 22(1), 20–31. <https://doi.org/10.1656/045.022.0108>
- Sullivan, K. A. (1989, February). Predation and Starvation: Age-Specific Mortality in Juvenile Juncos (*Junco phaeotus*). *The Journal of Animal Ecology*, 58(1), 275. <https://doi.org/10.2307/5000>
- Sunde, P. (2008, February 11). Parent-offspring conflict over duration of parental care and its consequences in tawny owls *Strix aluco*. *Journal of Avian Biology*, 39(2), 242–246. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0908-8857.04194.x>
- Sunde, P., & Naundrup, P. J. (2016, April 11). Spatial and begging behaviours of juvenile Tawny Owls (*Strix aluco*) from fledging to independence under contrasting food conditions. *Journal of Ornithology*, 157(4), 961–970. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1344-4>
- Tarwater, C. E., & Brawn, J. D. (2010, July). The post-fledging period in a tropical bird: patterns of parental care and survival. *Journal of Avian Biology*, 41(4), 479–487. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048x.2010.05006.x>
- Thavarajah, N., & Fenkes, M. (2022, October 7). Hacked kestrels (*Falco tinnunculus*) show similar patterns of post-fledging food dependency as wild reared birds: implications for best practice in release management of orphaned raptors. *Wildlife Rehabilitation Bulletin*, 40(1), 1–7. <https://doi.org/10.53607/wrb.v40.243>
- Todd, L. D., Poulin, R. G., Wellicome, T. I., & Brigham, R. M. (2003, July). Post-Fledging Survival of Burrowing Owls in Saskatchewan. *The Journal of Wildlife Management*, 67(3), 512.
- Townsend, H., Maness, T., & Anderson, D. (2007, June). Offspring growth and parental care in sexually dimorphic Nazca boobies (*Sula granti*). *Canadian Journal of Zoology*, 85(6), 686–694. <https://doi.org/10.1139/z07-047>
- Trivers, Robert. (1972). Parental Investment and Sexual Selection.
- Trivers. (1974). Parent-offspring conflict: Vol. 14. 249-264. *American Zoologist* .
- Trutnau, L. & Sommerlad, R. *Crocodylians: Their Natural History & Captive Husbandry* (Chimaira, 2006).
- Varricchio, D. J., Moore, J. R., Erickson, G. M., Norell, M. A., Jackson, F. D., & Borkowski, J. J. (2008, December 19). Avian Paternal Care Had Dinosaur Origin. *Science*, 322(5909), 1826–1828. <https://doi.org/10.1126/science.1163245>

- Verhulst, S., & HUT, R. A. (1996, May). Post-fledging care, multiple breeding and the costs of reproduction in the great tit. *Animal Behaviour*, 51(5), 957–966.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0099>
- Watson, M. J., Spendelov, J. A., & Hatch, J. J. (2011, June 12). Post-fledging brood and care division in the roseate tern (*Sterna dougallii*). *Journal of Ethology*, 30(1), 29–34.  
<https://doi.org/10.1007/s10164-011-0286-9>
- Weathers, W. W., & Sullivan, K. A. (1989, September). Juvenile Foraging Proficiency, Parental Effort, and Avian Reproductive Success. *Ecological Monographs*, 59(3), 223–246.  
<https://doi.org/10.2307/1942600>
- Weimerskirch, H., Barbraud, C., & Lys, P. (2000, February). Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology*, 81(2), 309–318. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0309:sdipia\]2.0.co;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0309:sdipia]2.0.co;2)
- Wheelwright, N. T., Tice, K. A., & Freeman-Gallant, C. R. (2003, March). Postfledging parental care in Savannah sparrows: sex, size and survival. *Animal Behaviour*, 65(3), 435–443. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2086>
- Wilson, S. M., & Kikkawa, J. (1988, June). Post-fledging Parental Investment in the Capricorn Silvereye. *Emu - Austral Ornithology*, 88(2), 81–87.  
<https://doi.org/10.1071/mu9880081>
- Winkler, D. W., S. M. Billerman, & I. J. Lovette (2020). Cassowaries and Emu (Casuariidae), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and T. S. Schulenberg, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.  
<https://doi.org/10.2173/bow.casuar1.01>