

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Lucie Kopejtková

Intenzita biparentální péče u měkkozobých a dalších vybraných skupin ptáků: shrnutí
hlavních ultimátních a proximátních mechanismů

Intensity of biparental care in Columbiformes and other selected bird taxa: a summary of the
main ultimate and proximate mechanisms

Bakalářská práce

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

Praha, 2023

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 2. 5. 2023

Lucie Kopejtková

Abstrakt

Měkkozobí jsou nepříliš početný řád ptáků, jejich význam pro současnou vědu a obecně pro člověka je ale zásadní. Jedná se o jednu z nejčastěji studovaných skupin ptáků a znalosti, které dnes máme o parentální péči a proximálních mechanismech, které řídí její nástup u ptáků, byly zjištěny právě na této skupině.

Specificky budou v jednotlivých kapitolách nejprve rozebrány hlavní faktory související s rozvojem intenzivní rodičovské péče, péče biparentální a kooperaci mezi partnery v rámci rodičovské péče. Zmíněny budou hlavní evoluční omezení (constrains) a hlavní konflikty jak mezi pohlavími, tak mezi rodiči a mláďaty, které s evolucí rodičovské péče úzce souvisí. Zmíněno bude specifické postavení měkkozobých z pohledu ultimálních mechanismů. Další kapitoly by se měly věnovat nejdůležitějším proximálním mechanismům ovlivňujícím rodičovskou péči u měkkozobých.

Klíčová slova:

Biparentální péče, Columbiformes, kooperace v rámci parentální péče, parentální konflikt, konflikt mezi rodiči a mláďaty, prolaktin

Abstract

Order Columbiformes is not very numerous group of birds but their importance for recent science and for people in general is significant. They are one of the most studied group of birds and knowledge we now have of parental care and proximal mechanisms of its onset was obtained from this avian order.

The main factors related to the development of intensive parental care, biparental care and cooperation between partners in parental care will first be discussed in individual chapters. The main evolutionary constraints and the main conflicts both between the sexes and parent-offspring conflict, which are closely related to the evolution of parental care, will be mentioned. The specific position of Columbiformes from the point of view of ultimate mechanisms will be mentioned. Further chapters should be devoted to the most important proximate mechanisms influencing parental care in Columbiformes.

Keywords:

Biparental care, Columbiformes, cooperation in parental care, parental conflict, parent-offspring conflict, prolactin

Obsah

Úvod a stanovení cílů práce	1
1. Charakteristika měkkozobých (Columbiformes).....	3
1.1. Namlouvání.....	3
1.2. Stavba hnízda a hnízdění	3
1.3. Inkubace.....	4
1.4. Mláďata.....	4
2. Biparentální péče	5
3. Evoluční vznik rodičovské péče	7
4. Parentální investice	9
5. Sexuální konflikt	10
5.1. Intralokusový konflikt (intra locus conflict).....	11
5.2. Interlokusový konflikt (inter locus conflict).....	11
6. Parentální konflikt.....	12
6.1. Řešení konfliktu	15
6.1.1. Teorie her	15
6.1.2. Houston – Davies model	15
6.1.3. Vyjednávání.....	15
6.1.4. Podmínečná kooperace.....	16
7. Konflikt mezi rodiči a mláďaty	17
8. Kooperace	18
9. Prolaktin	21
9.1. Navýšení hladiny prolaktinu	22
9.2. Působení prolaktinu.....	26
9.3. Prolaktin u měkkozobých	26
9.4. Prolaktin a stres	28
Závěr	30
Použitá literatura:.....	32

Úvod a stanovení cílů práce

Parentální péče se u živočichů vyvinula mnohokrát z ancestrálního stavu bez péče a na tento vznik působilo mnoho faktorů. Parentální péče bude vznikat především v situacích, kdy je vysoká pravděpodobnost zániku vajíček, vysoká úmrtnost mláďat bez rodičovské péče, dále také nízká doba dožití a vysoká úmrtnost rodičů (Royle et al., 2012). Výhody parentální péče spočívají především ve vyšší pravděpodobnosti přežití potomstva a zajištění předání genů rodičovské generace do generace další. Zvláště důležitá je parentální péče u ptáků, kde se mláďata vyvíjí oproti jiným skupinám obratlovců velmi rychle, a kde by u většiny druhů mláďata bez pomoci rodičů vůbec nepřežila (Royle et al., 2012). Mezi projevy parentální péče u ptáků patří především výběr vhodného místa pro hnízdo, inkubace, zahřívání mláďat, krmení mláďat, jejich ochrana a další (Mock, 2022). Všechny tyto druhy rodičovské péče zvyšují fitness potomstva a snižují jejich úmrtnost (Trivers, 1974). Péče je ale pro rodiče velice náročná, stráví delší dobu sezením na hnízdě, zahříváním vajec a mláďat, ale také hledáním potravy. Tím vším zvyšují riziko vlastní predace (Ghalambor et al., 2013). Také zdroje, které našli předávají potomkům a sami tak mohou často strádat (Santos & Nakagawa, 2012). Rodiče zároveň během doby, kterou stráví péčí o mláďata, přicházejí o příležitosti k dalšímu páření (Wedell et al., 2006). O mláďata se může starat jeden rodič (uniparentální péče) nebo oba (biparentální péče) (Royle et al., 2012).

Biparentální péče je u živočichů poměrně výjimečný jev, ale u ptáků je v podstatě normou. Biparentální péče se napříč ptačími druhy vyskytuje u 90 % z nich a je tak nejzastoupenějším typem parentální péče (Cockburn, 2006). V rámci tohoto typu péče nastává často konflikt mezi partnery, který je v rámci každého pohlaví ovlivňován různými faktory (Houston et al., 2005). Každý z rodičů se snaží do péče věnovat co nejméně zdrojů, které by později mohl investovat do budoucí reprodukce (Wedell et al., 2006). I přes tento konflikt mezi rodiči je důležitou součástí biparentální péče také kooperace mezi rodiči v rámci rodičovské péče, která může být pro přežití potomků zcela zásadní, její míra se ovšem mezi různými druhy s různou ekologií může lišit (Remeš et al., 2015, Long et al., 2022).

V současné době se některé srovnávací studie zabývají evolucí rodičovské péče u ptáků a ekologickými faktory, které zvýšenou rodičovskou péčí ovlivňují (Remeš et al. 2015). Další srovnávací studie ukázaly, které čeledi mají v rámci této zintenzivněné rodičovské péče také zvýšenou koordinaci mezi partnery (Long et al. 2022, viz kap. 8). Mezi takovéto čeledi patří

právě měkkozobí (Columbiformes). V rámci skupiny měkkozobých však bylo studováno několik modelových druhů (zejména hrdličky zahradní, holubi domácí) z pohledu velmi podrobné analýzy proximálních mechanismů (zejména hormonálních), které přímo ovlivňují a řídí projevy a intenzitu jednotlivých chování v rámci rodičovské péče. Z tohoto pohledu se právě měkkozobí jeví jako ideální modelová skupina, na které lze ukázat hlavní mechanismy vedoucí k biparentální péči jak v obecné ultimátní rovině (faktory související se selekcí intenzivní rodičovské péče a vysoké kooperace mezi partnery a ekologická omezení), tak z pohledu analýzy konkrétních fyziologických pochodů. Tato analýza faktorů a mechanismů ovlivňujících intenzivní biparentální péči a koordinaci u měkkozobých by měla být doplněna srovnáním s jinými relevantními ptačími taxony, pokud je to pro kontext vysvětlování daného fenoménu vhodné.

1. Charakteristika měkkozobých (Columbiformes)

Řád měkkozobých (Columbiformes) se v dnešní době skládá z jediné čeledi holubovitých (Columbidae). V minulosti do této čeledi patřila ještě podčeleď drontovitých (Raphinae), která se skládala z pouhých dvou druhů: dronte mauricijský (*Raphus cuculatus*) a dronte samotářský (*Pezophaps solitaria*). Oba tyto druhy vymřely během 17. století (Janoo, 2005).

Do čeledi holubovitých patří přes 300 druhů žijících po celém světě kromě Antakritidy. Typičtí jsou svým měkkým zobákem, díky čemuž dostal řád svůj název. Všechny druhy se živí převážně rostlinnou stravou, především semeny (granivorní druhy) nebo ovocem (fruktivorní druhy).

Měkkozobí tvoří monogamní svazky, které trvají minimálně během celého reprodukčního období. Samci a samice jsou u většiny druhů na pohled nerozeznatelní, nepozorujeme tedy sexuální dimorfismus. U některých druhů přesto může docházet k velikostnímu sexuálnímu dimorfismu. V takových případech je samec o něco větší než samice (Gyimesi, 2015). Velikostní dimorfismus pozorujeme například u tropické hrdličky senegalské (*Spilopelia senegalensis*), u které je největší rozdíl mezi samcem a samicí v délce křídel a velikosti hlavy (Ayadi et al., 2016).

1.1. Namlouvání

Začátek namlouvání vždy iniciuje samec, který například u holuba skalního (*Columba livia*) tančí kolem samice, zpívá a neustále ji následuje. Také ji může rituálně předávat potravu. Samice na to odpovídá vrkáním. Během namlouvání se pár také „zobáčkuje“, tedy navzájem se otírají zobáky. U hrdliček kropenatých (*Streptopelia chinensis*) samec krouží kolem samice, zpívá a samice opět odpovídá. Také je pozorováno vyvrhování potravy samcem samicí (Saxena et al., 2008). U hrdliček senegalských (*Spilopelia senegalensis*) pozorujeme obdobné namlouvání jako u předchozích druhů. Samec se čepýří a s ocasem u země krouží kolem samice a vrká, samice se oproti tomu samci „klaní“ (Haba & Hasson, 2023).

Tvorba páru je u měkkozobých velice důležitý aspekt pro úspěšnou reprodukci a bylo dokázáno, že jedinci, kteří si mohou sami vybrat svůj protějšek mají vyšší reprodukční úspěšnost než jedinci, kteří byli uměle do páru přiděleni (Klint & Enquist, 1981).

1.2. Stavba hnízda a hnízdění

Většina druhů hnízí samostatně, včetně druhů, které tvoří kolonie. Výjimkou z tohoto pravidla je holub nikobarský (*Caloenas nicobarica*). Jedná se o ostrovní druh s výskytem v okolí

Indonésie, který tvoří několika tisícové kolonie. Na stromech celá kolonie buduje hnízda, jejichž počty opět sahají do tisíců (Putra, Murhun, Bashari, 2021). Většina druhů si svá hnízda buduje na stromech nebo srážech a samotná hnízda nebývají příliš propracovaná, jak můžeme vidět například u známého holuba skalního (*Columba livia*) (Chavan et al., 2018). Hnízdo typicky staví samice z materiálu, který jí nosí samec. Hnízda jsou stavěna převážně z větví a trávy (Saxena et al., 2008).

Všechny druhy snášejí jedno nebo dvě vejce. Toto omezení je způsobeno pro měkkozobé typickým krměním mláďat a to vyvrhováním „holubího mléka“ (Blockstein, 1989) (dále vysvětleno v kap. 7).

1.3. Inkubace

Inkubace u měkkozobých začíná s naklazením prvního vejce (Saxena et al., 2008). Druhé vejce je nakladeno během druhého dne a v některých případech bylo zjištěno, že druhé vejce má vyšší hmotnost než vejce první (Saxena et al., 2008). Délka trvání inkubace se u různých druhů liší. U holuba skalního (*Columba livia*) inkubace trvá přibližně 18 dní, u hrdličky kropenaté (*Streptopelia chinensis*) 14 dní (Saxena et al., 2008), u hrdliček senegalských (*Spilopelia senegalensis*) přibližně 15 dní (Haba & Hasson, 2023). Obecně se uvádí, že inkubace u měkkozobých trvá od 10 do 30 dní (Gyimesi, 2015).

Inkubace se účastní oba rodiče, samec i samice. U většiny druhů samec inkubuje během dne a během noci se těchto povinností ujímá samice. Například u holuba pikazuro (*Columba picazuro*), zástupce měkkozobých z Jižní Ameriky, dochází k výměnám na hnízdě kolem 8:00 ráno a 16:30 odpoledne, je tedy jasné, že u tohoto druhu samice vykonává mnohem větší díl inkubace v porovnání se samcem (Oniki, Willis, 2000). Je ale dobré si uvědomit, že samec podstupuje větší riziko spojené s predací při denní inkubaci (Schaaf et al., 2018).

1.4. Mláďata

Mláďata měkkozobých se líhnou altriciální, slepá a bezbranná, zcela závislá na péči ze strany svých rodičů. Z vajec se mláďata líhnou ve stejném pořadí, ve kterém byla nakladena, a to v rozmezí cca 43 hodin u holuba skalního (*Columba livia*) nebo 24 hodin u hrdličky kropenaté (*Streptopelia chinensis*) (Saxena et al., 2008). Mláďata jsou krmena tzv. „holubím“ mlékem, které vzniká ve voleti obou rodičů. Tato výživná substance zajišťuje rychlý vývin mláďat. Díky tomu jsou schopna opustit hnízdo v poměrně krátké době (Orr et al., 2021). Mláďata obecně

opouští hnízdo mezi 10–40 dny (Schultz, 2003 reviewed in Gyimesi, 2015). Během přibližně prvního týdne jsou slepá a o potravu žadoní natahováním krku a otevíráním zobáku vždy, když cítí dotek rodiče nebo pohyb na hnízdě, později jsou schopna rozlišit blízcího se rodiče a začít žebrať (Saxena et al., 2008).

Je velice zajímavé, že i mezi příbuznými druhy žijícími na jednom území jsou veliké rozdíly v úrovni vývinu mláďate ve chvíli, kdy opouští hnízdo. Studie v Oxfordshiru ve Velké Británii na zde žijících druzích měkkozobých (hrdlička zahradní (*Streptopelia decaocto*), holub hřivnáč (*Columba palumbus*), holub skalní (*Columba livia*), holub doupňák (*Columba oenas*)) ukázala, že mláďata všech těchto druhů opouští hnízdo s velice odlišnou hmotností a délkou křídel v porovnání s hmotností a rozměry dospělé daného druhu. Holub doupňák opouští hnízdo s téměř stejnou hmotností (96 %) a délkou křídel (83 %) jako dospělce. Holub skalní před opuštěním hnízda dosáhl 84 % hmotnosti a 77 % délky křídel dospělého. Hrdličky zahradní dosáhly jen 60 % hmotnosti a 73 % délky křídel, a nakonec holub hřivnáč dosáhl pouhých 56 % své budoucí hmotnosti a poloviční křídel (Robertson, 1988). Stejně tak jako na inkubaci se na zahřívání mláďat podílejí oba rodiče. Strídání je velice obdobné jako u inkubace, samec zahřívá během dne a samice v noci (Oniki, Willis, 2000).

2. Biparentální péče

Biparentální péčí se rozumí rodičovská péče, kterou vykonávají oba rodiče, samec i samice. O snůšku se tedy starají oba rodiče najednou. U ptáků je takováto forma parentální péče zdaleka nejčastější. Vyskytuje se přibližně u 90 % druhů ptáků (Cockburn, 2006). S tím souvisí i fakt, že nejčastějším párovacím uspořádáním u ptáků je sociální monogamie, popřípadě seriální monogamie (připustíme-li různou trvalost párů a rozvody). Uvádí se, že zhruba 91 % druhů ptáků je monogamní (Kempnaers 2022). Méně častou formou parentální péče u ptáků je péče vykonávána pouze samicí a nejméně častou formou je péče ze strany samce. Jen zcela výjimečně je u některých druhů ptáků parentální péče v případě inkubace velice redukována a je omezena na vytváření hromad rostlinného materiálu, jejichž rozkladem vzniká teplo nebo zahrabání vajec do země, kde jsou poté inkubovány geotermálně. Taková mláďata se nazývají superprekociální a hned po vylíhnutí jsou zcela samostatná. Tento atypický projev parentálního chování pozorujeme u tabonovitých (*Megapodiidae*) (Harris et al 2014). Dalším druhem parentální péče, kdy se rodiče nestarají o svá mláďata je hnízdní parazitismus. V tomto případě, jak je známo například u některých druhů kukaček, např. kukačky obecné (*Cuculus*

canorus) (Schulze-Hagen et al., 2009), samice naklade vejce do hnízda jiného druhu a kukaččí mládě tak parazituje na svých hostitelích. V jiných případech mohou někteří jedinci jednoho druhu snášet vajíčka do hnízd jiných jedinců, jak je tomu například u hohola islandského (*bucephala islandica*). Samice tohoto druhu navyšují počty svých potomků kombinovaným hnízdním parazitismem, kladou vajíčka jak do svého vlastního hnízda, tak do hnízd jiných samic a zneužívají tak jejich investici ve svůj prospěch (Andersson, Åhlund, 2001).

Podoba biparentální péče je různá, málokdy je role samce a samice zcela stejná. Obecně bychom si mohli myslet, že biparentální péče znamená rovné rozdělení rodičovských povinností mezi dva jedince v partnerském svazku. Skutečnost je ale o něco složitější, ani v rámci biparentální péče si úlohy vykonávané jednotlivými jedinci nejsou zcela rovné a míra investice obou rodičů se může lišit (Iserbyt et al., 2017). Ve většině případů jeden z rodičů do mláďat investuje více nebo každý z partnerů může vykonávat odlišnou roli v rámci rodičovských povinností (Remeš et al., 2015). Mezi projevy rodičovské péče u ptáků patří stavba hnízda (včetně výběru vhodného stanoviště), inkubace (zahřívání vajec), zahřívání mláďat „brooding“, krmení mláďat, ochrana mláďat a ochrana hnízda. Obecně se dá říct, že samice se většinou stará o mláďata a samec o stavbu hnízda a ochranu družky a mláďat, ale je samozřejmé, že takovéto zjednodušení nebude platit zdaleka u všech biparentálních druhů (Ketterson & Nolan, 1994).

S rodičovským chováním je spojeno značné množství fyziologických a morfologických změn pečujících rodičů, které jim umožňují adekvátní péči o mláďata. Patří mezi ně například vznik hnízdní nažiny (Redfern, 2010) nebo nárůst volete, které je obzvlášť u měkkozobých spojeno s krmením mláďat (Kierończyk et al., 2016). Zcela jistě dochází ke změnám chování, které jsou stejně jako změny morfologické koordinovány (způsobeny) hormonální činností (zapojují se jak aktivační, tak i organizační účinky příslušných hormonů). Mezi hlavní hormony ovlivňující různé aspekty rodičovského chování patří především prolaktin, testosteron, estrogen a další. Především testosteron může značně narušit průběh rodičovské péče. Studie na vrabci domácím (*Passer domestic*) ukázala, že při umělém navýšení testosteronu pomocí implantátu dochází u samců ke značnému snížení frekvence krmení mláďat a více se zapojují do kompetice s ostatními samci než kontrolní skupina samců (Hegner & Wingfield, 1987). Obdobná studie na monogamních druzích strnadci bělokorunkatém (*Zonotrichia leucophrys*) a strnadci

zpěvném (*Melospiza melodia*) ukázala, že samci s testosteronovým implantátem vykazovali teritoriální chování i během období parentální péče a inklinovali k polygamii (Wingfield, 1984).

Součástí biparentální péče je i tzv. nepřímá péče o mláďata ze strany samce. Tento typ péče má podobu například krmení samice v době, kdy sedí na vejcích nebo zahřívá již vylíhnutá mláďata. Tato taktika může přispívat k rychlejší inkubaci, jak bylo zjištěno u sýkorek modřinek, které byly během inkubace uměle přikrmovány a měly rychlejší inkubaci a vyšší reprodukční úspěch (Nilsson & Smith, 1988). Často opomíjenou rodičovskou povinností je také ochrana hnízda, která je opět zpravidla vykonávaná samcem. Příkladem takového chování je samčí ochrana hnízd u polygamního druhu vlvovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*). Samci tohoto druhu mají zpravidla několik snůšek z různými partnerkami najednou, a ne o všechna mláďata se přímo starají. Všechna hnízda samec ale chrání a nebyl rozdíl mezi hnízdy o která se samec staral a o která ne. Hlavní rozdíl v intenzitě samčí ochrany představovalo, zda byla snůška úspěšná či nikoli (Weatherhead, 1990).

3. Evoluční vznik rodičovské péče

Jak už bylo zmíněno výše, u ptáků převažuje biparentální péče a pokud vezmeme v úvahu i biparentální péči s pomocníky (helpery) jde celkově o 90 % všech ptačích druhů, pouze v 8 % druhů má výhradně samičí rodičovskou péči (Cockburn 2006). Celkem existují tři různé hypotézy o tom, jak nahlížet na vznik parentální péče u ptáků a na její ancestrální formu. Jedna teorie pojednává o možné evoluci parentální péče z ancestrální paternální péče (stav, kdy se o mláďata stará pouze samec) (Wesolowski, 1994). Druhá teorie tvrdí, že původním typem péče byla u ptáků péče maternální (mateřská péče) (Burley & Johnson, 2002). Třetí teorie považuje za ancestrální formu péče biparentální péči, ale v dnešní době není tato hypotéza příliš podporována (Wesolowski, 1994).

Wesolowski (1994) navrhuje, že se parentální péče u ptáků vyvinula z paternální péče. Argumentuje, že maternální péče se u ptáků nemohla vyvinout jako první, protože její distribuce napříč současnými taxonomickými skupinami nasvědčuje tomu, že se vyvinula hned několikrát, a to z biparentální péče, která se vyvinula před ní. Jeho hypotéza je založena na primitivnosti skupiny Eoaves a na taxonomické analýze ptačích druhů a jejich formy parentální péče. Všechny 60 druhů v této skupině až na jednu provozuje paternální péči. Tvrdí, že

biparentální péči nemůžeme považovat za ancestrální, protože je nepravděpodobné, že by ancestrální typ péče převažoval u Neoaves, tedy pokročilejší skupiny ptáků v porovnání s Eoaves. Paternální typ péče tedy musel být prvním typem parentální péče, který se u ptáků vyvinul a jelikož u plazů tento typ péče nepozorujeme, musela se vyvinout z původního stavu bez péče o mláďata. Samotná potřeba vzniku parentální péče vznikla s nárůstem velikosti vajec. Při vzniku větších vajec také došlo k redukci jejich počtu na snůšku, což zvýšilo jejich hodnotu. Větší vejce zároveň vyžadují delší dobu na vývin. Takováto změna vyžadovala ochranu vajec před predátory. Jeden z rodičů musel tedy začít střežit vejce. Tím rodičem se podle Weselowkého stal samec. Pro samici by péče o vejce byla velice náročná, především po snesení velkých vajec. Na druhou stranu pro samce by ochrana vajec neznamenal takovou ztrátu, především pokud byli teritoriální. Samice by přicházely do samcova teritoria, snesly by mu jeho vejce a samec by je ochraňoval. Z této paternální péče by postupně vznikla péče biparentální, ze které by se dále vyvinuly další formy péče.

Oproti této hypotéze existuje zcela opačná hypotéza podporována například Burley a Johnson (2002), podle které vznikla biparentální péče u ptáků z ancestrální maternální péče. Svou hypotézu zakládají na recentní fylogenezi, kde Eoaves nejsou ancestrální skupinou ptáků, a předpokládá, že se ptáci vyvinuli z archosaurů. Podle této hypotézy měli bazální archosauři maternální parentální péči omezenou pouze na střežení vajec. Následovně se z této formy péče vyvinula biparentální péče. Jedním důvodem proč Burley a Johnson (2002) předpokládají, že maternální péče vznikla před paternální a následovně biparentální je jistota paternity. Samec nemá svou paternitu jistou, a tak je z jeho strany nižší investice do mláďat. Samice na druhou stranu má ve většině případů svou maternitu jistou a můžeme předpokládat, že do potomstva bude investovat spíše ona. S tím je spojen fakt, že samice musí do mláďat vkládat prvotní investici, najít vhodné místo pro naklazení vajec, vejce naklást a schovat. Z toho důvodu se domnívají, že je pravděpodobnější ancestrální vznik maternální péče.

Jejich argumentem proti prvotní paternální péči je fakt, že pro samce by péče o potomstvo musela znamenat větší zisk fitness, aby se paternální péče vyvinula. Pro samce je většinou výhodnější po spáření hledat další sexuální partnerky a péči o potomstvo nechat na samici.

Burley a Johnson (2002) popisují etapy vzniku parentální péče u ptáků. V první etapě se zvýšila rodičovská investice samice v prekociální mláďata a samicím se zvýšily možnosti výběru sexuálního partnera. Ve druhé etapě dochází k tvorbě a navyšování trvání svazků samce a

samice. Dále díky vzniku endotermie dochází ke snížení schopnosti samice uchovávat spermie, a tak k oplodnění dochází v krátkém časovém horizontu po kopulaci. Tyto dvě změny způsobují, že nyní má samec vyšší jistotu paternity a začíná investovat do mláďat. Ve třetí etapě dochází k selekci samců, kteří se více starají o svá mláďata, a nakonec ve čtvrté etapě dochází k evoluci altriciality a ke zvyšování biparentální péče, což vede posléze i k monogamii jako převažujícímu párovacímu systému u ptáků (Kempenaers, 2022).

U různých druhů ptáků má biparentální péče jiné podoby a míra investice ze strany jednotlivých rodičů nemusí být shodná. Tímto se zabývají studie na míru kooperace mezi partnery, které jsou dále rozvedeny v kapitole 8.

4. Parentální investice

Investice do mláďat je jakákoli investice ze strany rodiče, která zvyšuje pravděpodobnost dožití mláďate (Trivers, 1972). Z pohledu behaviorálně ekologických teorií musí být tato investice vyvážená tak, aby byl zajištěn pro rodiče co nejvyšší zisk v podobě fitness z nynější snůšky a zároveň byly co nejméně ohroženy budoucí snůšky (Williams, 1966). To znamená, že investice do současné snůšky nesmí být tak vysoká, aby rodiči znemožnila budoucí rozmnožování (například z důvodu úhynu jedince), ale zároveň musí být co nejvyšší, aby zajistila přežití co nejvíce mláďat ze současné snůšky (Houston et al., 2005). Dosáhnout vyvážené investice do současných mláďat může být často velice náročné a samotní partneři můžou mít odlišné „představy“ o ideální míře investice (Houston et al., 2005).

Mezi hlavní nevýhody poskytování parentální péče patří ztráta fitness spojená s budoucí reprodukcí (Williams, 1966). Především pro samce parentální péče představuje ztrátu možných sexuálních partnerů, se kterými by mohli mít mláďata, a to i v jednom reprodukčním období. Znamená to tedy, že jak pro samce, tak pro samici musí výhody spojené s parentální péčí převyšovat nevýhody (Alonso-Alvarez & Velando, 2012).

Pro oba z partnerů by byl z pohledu fitness výhodnější stav, kdy by do mláďat investoval více druhý partner. Znamenalo by to pro ně zisk fitness ze současné snůšky díky investici druhého partnera a zároveň by pro ně nebyla ohrožena budoucí reprodukce. Obecně obě pohlaví mohou mít odlišná optima fitness, z toho důvodu i u ptáků s biparentální péčí vzniká mezi pohlavími sexuální konflikt o míru aktuální rodičovské investice (Houston et al., 2005). Tato

problematika je poměrně rozsáhlá, proto budou dále zmíněny jen ty nejdůležitější parametry tohoto konfliktu, ve vztahu k tématu této práce.

5. Sexuální konflikt

Sexuální konflikt vzniká ve chvíli, kdy obě pohlaví mají odlišná optima fitness v souvislosti s reprodukcí. Teorie sexuálního konfliktu byla poprvé formulována Robertem Triversem (1972).

G.A. Parker (1979) sexuální konflikt nedefinoval jako: „konflikt mezi evolučními zájmy jednotlivců opačného pohlaví“. To znamená, že sexuální konflikt nastává ve chvíli, kdy jednotlivci opačného pohlaví mají odlišně nastavené optimum fitness, co se reprodukce a parentální péče týče. Jako příklad lze uvést rozdíl v optimu frekvence páření pro samce a samici. Samec má vyšší optimální frekvenci páření, protože je schopen zplodit větší počet potomků s vícero partnerkami (Brouwer & Griffith, 2019). Toto může nastat i u řady skupin ptáků (včetně měkkozobých), kteří sice žijí a pečují o potomstvo v rámci sociální monogamie, ale obě pohlaví mohou nespokojenost s aktuálním sociálním partnerem (samice) nebo potřebu maximalizace sexuálních partnerů (kvalitní samci) řešit pomocí nevěry (tzv. extrapárové kopulace). Různá míra těchto extrapárových kopulací tedy existuje i u sociálně monogamních druhů a může zpětně ovlivňovat rodičovské investice sociálních partnerů samců do současné snůšky (Møller et al., 1993).

Samotný vznik sexuálního konfliktu tedy nevyžaduje žádné rozdíly mezi pohlavími, jednoduše se jedná o konflikt dvou nepříbuzných jedinců, kteří se každý snaží maximalizovat své fitness i na úkor druhého jedince. Díky tomuto konfliktu ale následně evolučně vznikají rozdíly mezi pohlavími, které vedou k dalším evolučním konfliktům. Tyto konflikty vznikají i na úrovni alel, které u jednoho pohlaví mohou způsobovat pozitivní vlastnost a u druhého pohlaví negativní. Znamená to tedy, že evolučně vznikají alely, které budou jen pro jedno pohlaví přínosné a pro druhé škodlivé (Wedell et al., 2006). Pouze u druhů, u kterých dochází k celoživotní monogamii (tj. i ke genetické monogamii) i v případě, kdy jeden z partnerů zemře je minimální míra sexuálních konfliktů (Wedell et al., 2006).

Z genetického pohledu hovoří některé práce studující evoluční pozadí sexuálního konfliktu o dvou typech, o tzv. interlokusovém a intralokusovém konfliktu (Pennell & Morrow, 2013).

Tyto dva typy rozlišujeme podle umístění alely pro daný znak. V případě, kdy se antagonické alely pro stejný znak nachází v jednom lokusu, hovoříme o intralokusovém konfliktu a v opačném případě, kdy se tedy dvě antagonistické alely nenachází ve stejném lokusu, hovoříme o interlokusovém konfliktu (Wedell et al. 2006). Umístění alely je důležité i vzhledem k selekci určitých morfologických znaků i výslednému chování v rámci rodičovské péče, což bude rozebráno dále.

5.1. Intralokusový konflikt (intra-locus conflict)

Intralokusový konflikt vzniká v případě, kdy jsou odlišné selektivní tlaky na různé alely u obou pohlaví. Obě pohlaví mohou mít odlišné optimální fitness pro jednu alelu (Lande, 1980), tím pádem dochází ke konfliktu mezi pohlavími o to, která alela převládne. Odlišnými selektivními tlaky pro jednotlivá pohlaví dochází k zamezení nebo zpomalení evoluce daného znaku u opačného pohlaví. Pohlaví si tak navzájem „škodí“ (Wedell et al., 2006). Z toho důvodu vznikají silné selekční tlaky na odstranění těchto překážek. K tomu může dojít například translokací daného genu na pohlavní chromozom.

Nejnápadnějším aspektem intralokusového konfliktu je rozdílná velikost samce a samice, tzv. velikostní sexuální dimorfismus. Pro samce je často výhodnější větší velikost těla pro lepší konkurenční schopnost při kompetici o samice nebo při obraně teritoria. Pro samici je důležitější její schopnost produkce velkých gamet a péče o mláďata (Wedell et al., 2006).

U měkkozobých velikostní sexuální dimorfismus pozorujeme jako jeden z mála rozdílů mezi samcem a samicí (Gyimesi, 2015).

5.2. Interlokusový konflikt (inter-locus conflict)

Interlokusový konflikt vzniká, i když mezi pohlavími nejsou zásadní rozdíly. Při reprodukci se oba jedinci snaží „zneužít“ svého partnera pro větší míru investice do svých potomků. Oba rozmnožující se jedinci si nejsou geneticky příbuzní a u obou existuje jiné optimum fitness z hlediska současných a budoucích investic do potomstva i z hlediska možných paternit. U samců je optimální individuální fitness zpravidla dosahováno při co nejvyšším počtu sexuálních partnerek (dochází k nejvyššímu nárustu fitness) a na rozdíl od toho u samic je optimální fitness dosaženo při vysoké investici do mláďat (opět dochází k nejvyššímu nárustu fitness). U samic ptáků totiž vyšší počet sexuálních partnerů z pravidla nezvýší počet snesených vajec a vychovaných potomků, výjimku tvoří např. běžci (*Ratitae*) nebo ostnáci (*Jacaniidae*) – tedy

skupiny s převahou samčí rodičovské péče (Székely & Reynolds., 1995; Handford & Mares, 1985). Tento rozdíl vidíme i na poměru pohlavních gamet u samců a u samic. Samec produkuje velké množství malých na výrobu nenáročných spermií schopných oplodnit velké množství samic, oproti tomu samice investují do velkých na výrobu náročných vajíček a jsou tedy vybíravější na partnera (Bateman 1948 reviewed in Wedell et al., 2006). Co se týče chování, předpokládá se, že interlokusový konflikt ovlivňuje především frekvenci páření a dobu, za kterou si jedinci najdou nového reprodukčního partnera (Wedell et al., 2006).

I v monogamních svazcích se samec snaží o vyšší frekvenci páření pro zajištění vlastní paternity. Této snahy zneužívají samice holuba skalního (*Columba livia*), které vyšší frekvenci páření vyměňují za ochranu ze strany jejich partnera. Pokud jim byli uměle jejich partneři odebráni, samice nejevily zájem o kopulace s cizími samci, kteří je bez ochrany jejich partnera obtěžovali (Lovell-Mansbridge, Birkhead, 1997).

6. Parentální konflikt

V rámci sexuálního konfliktu je pro nás nejdůležitější konflikt mezi partnery o rodičovskou péči tzv. parentální konflikt. Jak již bylo zmíněno, každý z nepříbuzných rodičů by preferoval stav, kdy by druhý rodič (jeho partner) převzal větší část (nebo zcela) péče o mláďata. Každý z rodičů těží z toho, když jeden z nich investuje do mláďat a zvyšuje tak rodičovské fitness i fitness mláďat, ale náklady vlastní péče platí každý sám za sebe (Houston et al., 2005). Je tedy samozřejmé, že každý z rodičů chce do svých potomků investovat co nejméně, ideálně ale tak, aby o ně stejně bylo postaráno. Parentální konflikt z toho důvodu vzniká právě v případě, kdy mládě těží z parentální péče obou rodičů, kteří tak mohou utrpět ztrátu ve smyslu redukce možnosti budoucí reprodukce (Houston et al., 2005).

Konkrétně u ptáků je intenzita parentálního konfliktu velice variabilní a odvíjí se od specifických potřeb mláďat daného druhu (tzn. altriciální nebo prekociální druhy) (Olson et al., 2008). Prekociální druhy jsou druhy u kterých se mláďata líhnou značně vyvinutá a schopná samostatného pohybu. Zpravidla krátce po vylíhnutí jsou schopna opustit hnízdo. Rodiče převážně investují do inkubace, hlídání (vodění mláďat), zahřívání a antipredační obrany (Boos et al., 2007). Narozdíl od toho u altriciálních druhů se mláďata líhnou značně nevyvinutá a vyžadují velkou míru péče (více zahřívání, krmení), než jsou schopna samostatně opustit hnízdo (Naef-Daenzer & Grüebler, 2016). S tím jsou spojeny nižší investiční náklady rodičů

prekociálních mláďat spojených s parentální péčí a oproti tomu vysoké náklady pro rodiče altriciálních mláďat. Vysoké náklady na péči o altriciální mláďata znamenají vyšší nároky na jednoho či oba rodiče (Gabriela Olea et al., 2016). Je důležité také poznamenat, že ptačí druhy se nedají striktně rozdělit na altriciální a prekociální. Pro zjednodušení se tak často děje, ale typ vývinu mláďat nelze vždy zařadit do dvou kolonek. Mluvíme o takzvaném spektru altriciality a prekociality. Existuje více různých pohledů na tuto škálu a různí autoři mají odlišné způsoby jejího rozdělení. Nejčastějším způsobem rozdělení je prekociální – semiprekociální – semialtriciální – altriciální, ale můžeme se setkat i s termíny jako je superprekocialita, která se vyskytuje, u již zmíněných tabanovitých (Harris et al., 2014), nebo s dalšími podstupněmi škály (Starck, 1998).

Měkkozobí jsou v rámci této škály zařazováni mezi altriciální nebo semialtriciální druhy. Toto zařazení se v různých zdrojích liší (Gabriela Olea et al., 2016; Saxena et al., 2008). Mláďata pro správný vývoj potřebují péči obou rodičů, i když jsou schopna přežít i s péčí ze strany jen jednoho rodiče, což může nastat v důsledku dezerce nebo predace, jejich růst je omezen a jsou značně menší v porovnání s mláďaty, která dostávala péči dvou rodičů (Booth et al., 2023). U holubů skalních (*Columba livia*) a hrdliček kropenatých (*Streptopelia chinensis*) jsou mláďata hned po vylíhnutí téměř holá, slepá a slabá tak, že nejsou schopna postavit se nebo posadit. Jsou schopna pouze natahovat krk a žebrať o potravu, jejich přežití je zcela závislé na jejich rodičích, kteří je musí krmit a zahřívát. Opustit hnízdo jsou schopna během přibližně tří týdnů (Saxena et al., 2008). Investice rodičů do mláďat je velice vyrovnaná, oba se účastní inkubace, zahřívání, ochrany a krmení mláďat. Experimentálně bylo ale ukázáno, že samci holuba skalního (*Columba livia*) přece jen do mláďat investují o něco více. Samice, které jsou v páru v porovnání se samci v páru a samicím a samcům, kteří se starají sami, investují ze všech zmíněných nejméně (Booth et al., 2023).

U prekociálních druhů při zvýšení reprodukčních možností dochází u obou partnerů ke snížení parentální péče, ale u altriciálních druhů je zajímavé, že samec nereaguje na zvýšení reprodukčních možností snížením parentální péče, ale v případě, kdy jsou samici zvýšeny reprodukční možnosti, parentální péče začíná být více na samici (Olson et al., 2008).

U sociálně monogamních druhů (tzn. druhy, které vytvářejí monogamní svazky, které nemusí být striktně sexuálně exkluzivní) není sexuální konflikt tak zřejmý, ale k absolutní absenci konfliktu by došlo jen v případě, kdy by druh byl striktně geneticky monoandrní, tedy v

případě, kdy by jedinci utvářeli celoživotní svazky a docházelo by k paření pouze mezi těmito dvěma jedinci (Griffith, 2019). Sexuální konflikt mezi sociálně monogamními jedinci způsobují právě ty aspekty, které je odklánějí od striktní monoandrie, například extrapárové kopulace nebo rozvody (Griffith, 2019). Tyto aspekty mají za následek, že i u monogamních druhů dochází k sexuálním a parentálním konfliktům. Každý z partnerů může mít odlišné optimum fitness spojené se současnou reprodukcí a možnou budoucí reprodukcí. I když sociálně monogamní druhy tvoří trvalé svazky, tyto svazky nemusí být tak stálé, jak bychom si mohli myslet. U mnoha druhů ptáků může dojít, jak už bylo zmíněno výše k tzv. „rozvodu“ partnerů, který je způsoben právě odlišnými optimy fitness nebo nízkou reprodukční úspěšností současného páru (Griffith, 2019). Reprodukční úspěšnost páru může být tedy do značné míry kompenzována extrapárovou paternitou. Ta vzniká skrze kopulace samice se samcem, který není jejím partnerem nebo samce se samicí, která není jeho partnerkou. Extrapárová paternita zajišťuje samici jistotu oplodnění (Brouwer & Griffith, 2019), ale může ji také zajistit lepší geny pro svá mláďata, než by ji mohl poskytnout její partner (Blomqvist et al., 2002). Pro kvalitní samce extrapárová kopulace zase představuje možnost, jak navýšit své fitness skrze větší množství potomků během jediného reprodukčního období. Extrapárové kopulace mohou být jedním z důvodů konfliktu mezi partnery a také jejich „rozvodů“ (Brouwer & Griffith, 2019).

Konkrétně u holubů skalních (*Columba livia*) nedochází k extrapárovým kopulacím tak často jako u jiných druhů. Podle studie (Patel & Siegel, 2005) byla v testované skupině 13 sociálních párů s celkem 43 potomky pouze 4 mláďata s odlišnou genetickou informací od samce, který byl ve svazku s jejich matkou. Tato data nám ukazují, že pouze ~ 9 % mláďat z této studie byla z extrapárových kopulací.

I u holubů stabilita svazku zásadně závisí na reprodukční úspěšnosti páru. Wosegien (1997) provedl studii, kdy experimentálně manipuloval reprodukční úspěšnost a délku trvání svazku holubích párů. Jedinci z páru byli na maximálně 60 dní odloučeni. Po této době měli na 4 hodiny možnost dvořit se novému jedinci, a nakonec byli vystaveni novému i starému partnerovi/partnerce a měli na výběr ke komu se přidají. Samice, které neměly reprodukční úspěch se starým partnerem, nejevily velký zájem o starého partnera. Oproti tomu u samic, které měly reprodukční úspěch se starým partnerem, záleželo na předchozí délce trvání svazku. Všechny samice, které byly ve svazku se starým partnerem alespoň 200 dní, preferovaly starého samce. U samic, jejichž svazek trval méně než 152 dní, většina volila

nového samce. 40 % samců s reprodukčním úspěchem se starou partnerkou preferovalo partnerku novou, ale v situaci, kdy se nacházeli ve známé voliére, okamžitě obsadili své hnízdo, aniž by se dvořil jedné z možných partnerek. Jeho partnerkou se stala ta, která obhájila své hnízdní místo u daného samce a tou byla vždy stará partnerka (Wosegien, 1997)

6.1. Řešení konfliktu

Parentální konflikt znamená, že oba partneři očekávají od druhého větší investici, než je schopen poskytnout. Takový konflikt je ale potřeba vyřešit pro udržitelné fungování biparentální péče (Lessells & McNamara, 2012).

6.1.1. Teorie her

Způsob, jakým lze dosáhnout evolučně stabilní strategie popisuje teorie her. Teorie her říká, že každý z „hráčů“ si volí vlastní strategii ve snaze maximalizovat své fitness nebo naopak ve snaze minimalizovat ztráty. Výsledek každé strategie, kterou si jedinec zvolí, vždy záleží i na volbě jeho protihráče. Klasická teorie her se zapisuje jako matice o dvou řádcích a dvou sloupcích, kdy jeden hráč volí první nebo druhý řádek a druhý hráč volí první nebo druhý sloupec. V případě parentální péče, oba rodiče mají na výběr, zda se budou starat o mládě nebo jej opustí. Pro oba rodiče je výhodnější mládě opustit a hledat další reprodukční partnery, ale v případě, kdy mládě opustí oba rodiče, znamená to pouze plýtvání zdroji, které byly využity na vznik mláděte a oba rodiče utrpí ztrátu. Alespoň jeden rodič tedy musí zvolit parentální péči. V případě, kdy jen jeden partner zvolí parentální péči, vzniká péče uniparentální (maternální nebo paternální). Když oba rodiče zvolí parentální péči, vzniká péče biparentální (Houston et al., 2005).

6.1.2. Houston – Davies model

Houston – Davies navrhli model vzniku parentální péče s předpokladem, že všichni jedinci si jsou kvalitativně rovni. V tomto modelu si obě pohlaví volí míru investice do mláďat a jejich volba není nijak ovlivněna investiční volbou partnera. Výsledkem je, že oba rodiče získají fitness na základě celkové péče poskytnuté mláděti (investice samce + investice samice) /počet mláďat (Lessells & McNamara, 2012).

6.1.3. Vyjednávání

M. McNamara a kolegové (1999) navrhují, že oproti klasické teorii her, kde si každý hráč volí jednu strategii, by se mělo na řešení konfliktů, v tomto případě konkrétně parentální péči, nahlížet jako na sérii rozhodnutí na základě jednání druhého hráče a snažit se pochopit

pravidla podle kterých jedinci tímto způsobem vyjednávají. Tento model předpokládá, že jedinci jednoho pohlaví mají různou kvalitu a nejsou identičtí. Oba jedinci se střídají v dělení rozhodnutí o své investici do mláďat a jejich volba je vždy ovlivněna rozhodnutím druhého jedince. Tímto způsobem zjišťují svou kvalitu navzájem, a nakonec se ustálí stabilní forma investice obou jedinců na základě jejich kvality. Během fáze vyjednávání nedochází k žádným ziskům ani ztrátám, fitness je ovlivněno až ve chvíli, kdy se hodnoty investice obou jedinců ustálí.

6.1.4. Podmínečná kooperace

Dalším způsobem, jak řešit parentální konflikt je přímá reciprocita nebo podmíněčná kooperace. Jednoduše to znamená, že jedinec se stará o mláďata, pokud vidí, jak se jeho partner stará o mláďata. Příkladem tohoto chování je střídání se při krmení mláďat. Investice jedince se zvýší, pokud jeho partner byl poslední, kdo mláďata krmil, ale jeho motivace je naopak nižší, pokud sám byl na hnízdě poslední. Tímto způsobem se střídají a jejich investice je teoreticky vyvážená. Je ale otázka, zda tímto způsobem je skutečně možné dosáhnout vyvážené investice obou partnerů. Důležité je také zmínit, že ne vždy se do těchto modelů zahrnuje i nepřímá investice do mláďat a investice především samce se tak může zdát mnohem nižší, než ve skutečnosti je. Zároveň je nutné si uvědomit, že ne všechny aspekty péče mohou být rovnocenně vykonávány oběma rodiči, tzn. některé aspekty péče mohou být pohlavně specifické (Iserbyt et al., 2017). Tento model byl studován na kanárech divokých (*Serinus canaria*). Tento druh nevykazuje tak silnou kooperaci mezi partnery jako je tomu například u měkkozobých. Samice především inkubuje vejce a zahřívá mláďata, samec oproti tomu věnuje více času zpěvu a ochraně družky. Samec i samice se věnují krmení mláďat, díky tomu bylo možné pozorovat, jakým způsobem se střídají na hnízdě. Při této studii bylo zjištěno, že podmíněčná kooperace se navyšuje s věkem mláďat. Během doby těsně po vylíhnutí bylo krmení nerovnoměrně rozděleno mezi partnery, s rostoucím věkem mláďat se tyto rozdíly snižovaly, až úplně zmizely (Iserbyt et al., 2017).

Rodičovská investice z pohledu teorie her u měkkozobých nebyla přímo studována, ale mohli bychom říci, že oba rodiče si „volí“ vysokou investici do svých mláďat a vzniká tak intenzivní kooperace mezi partnery. To může být především pro samce způsobeno tím, že v populacích měkkozobých bývá vyvážený poměr pohlaví a v období reprodukce je tak velice nízká

pravděpodobnost toho, že by byl schopen najít si jinou partnerku pro navýšení svého fitness v podobě většího počtu mláďat (Remeš et. al., 2015).

7. Konflikt mezi rodiči a mláďaty

Dalším konfliktem souvisejícím s parentální péčí je konflikt mezi rodičem a mládětem. Konflikt mezi rodiči a mláďaty formuloval Robert Trivers (1974). Podle této teorie dochází mezi rodičem a mláďaty k rozporu o míru investice ze strany rodiče do mláďat. Je samozřejmé, že pro mládě je nejvýhodnější situace, kdy investice rodiče do konkrétního mláděte je co nejvyšší a zajišťuje mu tak nejvyšší pravděpodobnost přežití. Mládě se tedy snaží získat co nejdéle trvající péči, největší možnou investici rodiče a zároveň větší péči než jeho sourozenci. Pro rodiče je na druhou stranu výhodnější poskytovat mláďatům nižší míru investice, která je dostatečná k přežití, ale nevyčerpá rodiče natolik, aby ohrozil svou budoucí schopnost reprodukce. Rodič se zároveň snaží investovat do každého ze svých mláďat stejně, protože ke každému mláděti je stejnou mírou geneticky příbuzný a nevyváženou investicí mezi mláďaty snižuje počet možných přeživších a tím pádem své vlastní fitness. Mládě je svým sourozencům geneticky příbuzné jen z poloviny nebo méně a sobě stoprocentně, požaduje proto pro sebe co nejvíce péče i na úkor svých sourozenců. Tento konflikt zpravidla graduje od vylíhnutí mláďat až po dobu, kdy mláďata opustí hnízdo. Mláďata se snaží zůstat u starostlivých rodičů co nejdéle. Pro rodiče je naopak výhodnější, když se mláďata osamostatní co nejdříve, což jim umožňuje další reprodukci a nečerpá jejich zdroje, které by bylo možné investovat do dalších mláďat (Trivers, 1974).

Konflikt mezi rodičem a mládětem můžeme rozdělit na dva typy: v rámci jedné snůšky (intra-brood conflict) a mezi různými snůškami (inter-brood conflict).

Konflikt mezi rodičem a mládětem o investici v jedné snůšce nastává, protože mládě by preferovalo vyšší investici do svého fitness i na úkor svých sourozenců, ale rodič se snaží investovat do všech svých mláďat stejně.

Přece jen mládě o svých potřebách ví více než rodič, a tak evolučně vznikly způsoby komunikace mezi rodičem a mládětem, jak tyto informace předat a rodič je pozorný k těmto signálům. Hlavním způsobem, jak mláďata dávají najevo své potřeby je žebrání, vokalizace jejich potřeb. Se vznikem takových signálů může dojít k jejich zneužití. Mládě může žebrat i ve

chvíli, kdy nehladoví, ale jen se snaží získat více potravy, než přímo potřebuje. Rozdíly mezi těmito dvěma situacemi se musí rodič naučit rozeznat a s každou novou snůškou získává více zkušeností (Trivers, 1974). Pro to, aby žebrání mohla být evolučně stabilní strategie, musí být žebrání energeticky náročné. Mláďata jsou tedy odkázána k žebrání jen ve chvíli, kdy skutečně potřebují nakrmit. Je jasné, že kdyby žebrání nebylo pro mládě náročné, zneužívalo by ho k získávání většího množství potravy, než skutečně potřebuje a kolik je rodič ochoten poskytnout (Godfray, 1995).

U holubů a hrdliček je investice do jednotlivých mláďat velice vyrovnaná. Samice snášejí pouze dvě vejce což je maximální počet mláďat, které jsou schopni rodiče spolehlivě uživit. Tyto druhy jsou specifické krmením mláďat holubím mlékem tvořeným ve voleti obou rodičů. Tato substance je tvořena epiteliálními buňkami a její množství tak nelze navýšit vyšším sběrem potravy. Mláďata jsou tak v průběhu prvních přibližně 3 dní zcela závislá na rodiči produkovaném holubím mléce. Toto omezení vyústilo v typickou snůšku s pouze dvěma mláďaty. V případech, kdy se v hnízdě nachází více než dvě vejce, k čemuž může dojít pokud cizí samice naklade vejce do hnízda, mohou všechna mláďata přežít a úspěšně opustit hnízdo, ale jejich tělesná hmotnost bude značně nižší v porovnání s mláďaty z hnízd s dvěma vejci (Blockstein, 1989).

8. Kooperace

Kooperace mezi partnery je zásadní aspekt pro úspěšnou reprodukci obou rodičů. Míra kooperace zpravidla udává, jak moc oba rodiče investují do svých mláďat a jak mají společně rozdělené jednotlivé úlohy péče. Druhy s nízkou kooperací jsou uniparentální tzn. jen jeden z rodičů poskytuje péči mláďatům, a naopak druhy s vysokou kooperací jsou biparentální (oba rodiče poskytují péči). Kooperace mezi partnery je kontinuum, a i v rámci biparentální péče jsou u druhů odlišné způsoby rozdělení rolí a míry investice jednotlivých partnerů (Remeš et al., 2015). Parentální kooperace se projevuje ve všech aspektech péče, během inkubace, zahřívání mláďat, krmení mláďat, učení mláďat, ochrany hnízda a také v nepřímé formě péče jako je krmení družky při inkubaci.

Některé aspekty péče jsou pohlavně specifické, vykonává je pouze nebo převážně jedno pohlaví. Obecně můžeme říct, že samci se v průměru starají o mláďata méně než samice.

(Webb et al., 2010). U měkkozobých toto „pravidlo“ tak úplně neplatí. I když víme, že oba rodiče se u měkkozobých starají o mláďata téměř stejným dílem, samice přece jen tráví mimo hnízdo a pryč od mláďat více času než samec (Booth et. al., 2023).

Studie na kanárcích zaměřená na rozdělení rolí parentální péče mezi rodiči ukázala, že v šesti hlavních aspektech rodičovských aktivit (krmení mláďat, krmení partnera, inkubace/zahřívání mláďat, sběr potravy, odpočinek a zpěv) jsou zásadní rozdíly mezi samcem a samicí. Tři z těchto aktivit byli téměř úplně pohlavně specifické. Inkubace a zahřívání mláďat byly činnosti téměř výhradně provozované samicí, oproti tomu samec se především staral o družku a zpíval. Ostatní činnosti byly pozorovány u obou pohlaví, ale samice spíše krmila mláďata a samec sbíral a odpočíval. Důležitým poznatkem této studie je, že poslední zmiňované rozdíly mezi pohlavími týkající se krmení, obstarávání a odpočinku se s věkem mláďat stíraly. Znamená to tedy, že rozdíly mezi pohlavími v aktivitách, které nejsou pohlavně specifické, pozorované během rané fáze ontogeneze mláďat se s narůstajícím věkem potomků zásadně snižují. Rozdíl byl pozorován i u pohlavně specifických aktivit. Při snížení rozdílů mezi pohlavími v rozdělení rolí docházelo ke „střídání“, tzn. partneři se ve starání o mláďata střídali a s vlastní návštěvou čekali až po návštěvě svého partnera (Iserbyt et al., 2017).

Ráda bych představila dvě studie, které se přímo zaměřily na kooperaci mezi partnery v rámci velkého počtu různých skupin ptáků.

První studie je *The evolution of parental cooperation in birds* (Evoluce parentální péče u ptáků) z roku 2015 zaměřená na vznik kooperace mezi partnery a jaké vlivy určují míru kooperace. Studie pracuje s hypotézou, že kooperaci ovlivňují intenzita sexuální selekce, sociální prostředí a environmentální prostředí. Analýzou 659 ptačích druhů dochází k závěru, že na míru kooperace mezi partnery mají vliv sociální prostředí a sexuální selekce. Intenzivní sexuální selekce, která je u druhů s velkou mírou velikostního dimorfismu mezi pohlavími a s častými extrapárovými paternitami, je spojována s nízkou kooperací mezi partnery. Co se týče sociálního prostředí, u populací s nerovnoměrným zastoupením pohlaví je nízká kooperace mezi partnery a u populací s vyváženým poměrem pohlaví je vysoká míra kooperace. Hypotéza o vlivu nehostinného environmentálního prostředí na vyšší míru kooperace se v rámci této studie nepotvrdila, v jednom druhu klimatu můžeme pozorovat více možných projevů kooperace mezi partnery. Tato studie také tvrdí, že neexistuje vztah mezi stupněm vývinu mláďat (tj. prekociální vs altriciální) a kooperací partnerů (Remeš et al., 2015).

Druhá studie zabývající se mírou kooperace je Does ecology and life history predict parental cooperation in birds? (Předpovídá ekologie a life history parentální kooperaci u ptáků?) z roku 2022. Tato studie měla za cíl zjistit, zda a jaké ekologické faktory (druh potravy, druh hnízda, kolonialita) a vlastnosti spojené s life history (vývin mláďat a hmotnost těla) jsou spojené s vyšší kooperací mezi partnery. Srovnávací analýza probíhala na 1101 druzích ptáků a data byla rozdělena na parentální péči před vylíhnutím mláďat a po vylíhnutí mláďat. Výsledkem studie je, že kooperace mezi partnery nesouvisí s typem potravy, tj. není rozdíl v kooperaci u ptáků živících se rostlinnou, bezobratlou ani stravou složenou z obratlovců. Stejně tak struktura hnízda není spjatá s kooperací partnerů. Na rozdíl od toho kolonialita jako ekologický faktor je spojená s vyšší mírou kooperace mezi partnery oproti druhům samotářským. Analýza life-history vlastností ukázala, že kooperace nesouvisí s velikostí těla (body mass) ale překvapivě souvisí s vývinem mláďat. Ukázalo se, že altriciální druhy mají vyšší míru kooperace během doby před vylíhnutím i po vylíhnutí mláďat než druhy prekociální. Tento výsledek je obzvláště zajímavý, protože zcela odporuje výsledkům předchozí studie.

U měkkozobých se v mnoha zdrojích uvádí, že role rodičů jsou rozděleny rovnoměrně a do detailů se nezachází. I když se může zdát, že oba jedinci mají všechny povinnosti spojené s parentální péčí rozděleny rovným dílem, není to zcela přesné. Je pravda, že oba rodiče se účastní všech aktivit péče o hnízdo a mláďata, ale samotné rozdělení těchto jednotlivých aktivit není 50/50. Stavba hnízda by se dala považovat za aktivitu, kterou mají partneři rozdělenou rovným dílem, i když každý z nich se podílí jiným způsobem. Samec se stará o sběr materiálu a samice hnízdo staví (Saxena et al., 2008). Samice zpravidla tráví více času inkubací, na hnízdě tráví celou noc a samec inkubuje přes den od rána do pozdního odpoledne. Oproti tomu bylo ale také zjištěno, že samci holuba skalního (*Columba livia*) tráví na hnízdě a péčí o mláďata více času než samice (Booth et. al., 2023).

9. Prolaktin

Prolaktin je u ptáků jeden z hlavních hormonů ovlivňující reprodukci. Jeho funkce ale není omezena pouze na reprodukci, ale ovlivňuje kromě jiného také imunitní systém (Skwarło-Sońta, 1992), nebo stresové reakce (Angelier & Chastel, 2009). Prolaktin je především znám jako hormon savčí laktace, ale podle Bole-Feysot et al. (1998) má až 300 různých funkcí jak u savců, tak u ptáků. U ptáků se jedná především o stimulaci a udržování rodičovské péče, kam se řadí inkubace, zahřívání mláďat, krmení mláďat a ochrana mláďat a hnízda (Smiley, 2019).

Prolaktin je peptidický hormon produkováný lactotrofními buňkami hypofýzy. Funkce těchto buněk je stimulována vasoaktivním intestinálním peptidem (VIP), který vzniká v hypothalamu v infundibulárním jaderném komplexu a působí tu jako stimulant tvorby prolaktinu (Ohkubo, 2017).

Nástup reprodukce je ovlivněn mnoha stimuly působící na hypothalamus, který přímo ovlivňuje hypothalamo-hypofyzárně-gonádní osu. Tato osa je součástí neuroendokrinního systému a ovlivňuje produkci hormonů spojených s reprodukcí.

Hypothalamo-hypofyzárně-gonádní osa je aktivována reprodukčními stimuly, jakými jsou například fotoperioda, okolní teplota, přítomnost možných partnerů nebo bohaté zdroje potravy. Působením stimúlů dochází v hypothalamu k tvorbě GnRH (GnRH – gonadotropin releasing hormone) a VIP (vazoaktivní střevní peptid). GnRH prostřednictvím hypofyzární portální cévy působí na gonadotropy, buňky předního laloku hypofýzy, které produkují luteinizační hormon (LH) a folikulostimulační hormon (FSH). VIP také působí na buňky hypofýzy, na lactotropy, které produkují prolaktin (Leska & Dusza, 2007). Produkce VIP je velkou mírou závislá na fotoperiodě. U druhů, které jsou citlivé na délku dne a mají s fotoperiodou spojený nástup reprodukce, pozorujeme, že množství VIP přímo souvisí s délkou dne a jeho hladina se významně snižuje až s nástupem krátkého dne. Tento průběh hladiny VIP pozorujeme například u krocana divokého (*Meleagris gallopavo*). Oproti tomu u druhů, které se rozmnožují v průběhu celého roku a nejsou závislé na fotoperiodě nepozorujeme snížení hladiny VIP s krátkým dnem ale s cyklem reprodukce. Například u thajských kurů, což je druh rozmnožující se v průběhu celého roku, pozorujeme nejnižší hladinu VIP po vylíhnutí mláďat (Kosonsiriluk et. al., 2008).

Gonadotropiny dále ovlivňují chod gonád a v reprodukčním období způsobují velký nárůst jejich velikosti. U samic FSH způsobuje zrání gonád a reguluje produkci progesteronu a u samců reguluje produkci estrogenu. LH reguluje produkci estrogenu a androgenů u samic a androgenů u samců (Leska & Dusza, 2007).

Velký vliv na produkci prolaktinu u ptáků má dopamin. Dopamin produkci ovlivňuje dvojitým způsobem a to antagonisticky. V případě, kdy se dopamin váže na dopaminový receptor typu D1, stimuluje přes VIP neurony tvorbu prolaktinu. V druhém případě, kdy se dopamin váže na typ receptoru D2, inhibuje tvorbu prolaktinu (Ohkubo, 2017). Tvorba dopaminových receptorů velkou mírou souvisí s fotoperiodou. V době, kdy se délka dne prodlužuje, se tvoří větší množství receptorů D1 a naopak v době, kdy se den zkracuje, vzniká více receptorů D2 a hladina prolaktinu se snižuje. U druhů, jejichž reprodukce není řízena fotoperiodou, nebyla role dopaminu na reprodukci a hladinu prolaktinu dostatečně studována (Smiley, 2019).

Cyklicita prolaktinu u měkkozobých je velkou mírou ovlivněna fotoperiodou a dalšími ekologickými faktory. Bylo ukázáno, že u holubů skalních (*Columba livia*) chovaných uvnitř byly mnohem menší výkyvy prolaktinu v průběhu dne oproti jedincům, kteří žili venku (Rintamäki et. al., 1986).

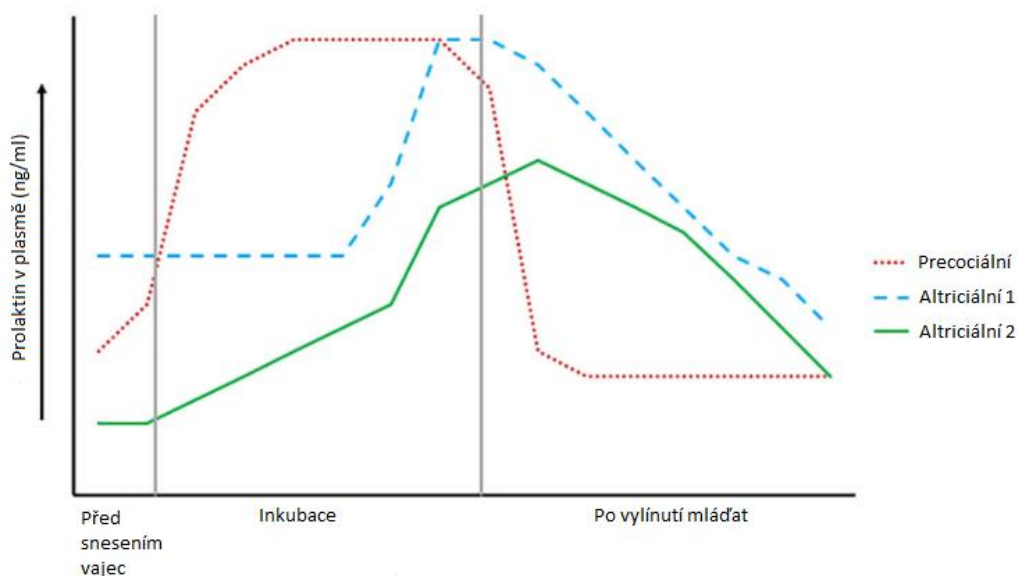
9.1. Navýšení hladiny prolaktinu

U sezóně se rozmnožujících druhů ptáků je tvorba prolaktinu ovlivněna hlavně fotoperiodou. Hladina prolaktinu se zvyšuje s narůstající délkou dne. Na konci reprodukční sezóny přestávají být ptáci citliví na délku dne a prolaktin se dostává zpět do nízkých hodnot. Regulace prolaktinu fotoperiodou umožňuje průběh reprodukce v nejpříznivější části roku a ukončení reprodukce před začátkem zimy (Dawson et al., 2001).

U synantropních domácích holubů skalních (*Columba livia domestica*) je reprodukční období velice specifické, probíhá totiž v průběhu celého roku, což je pro druhy žijící v temperátní oblasti neobvyklé. Hnízdní období pro holuby trvá celý rok, ale pro jediný pár je průměrná délka reprodukčního období 183 dní v roce, což znamená až 50 % celého roku (Hetmański, 2004). I když jsou holubi schopni reprodukce během celého roku, velká většina všech vajec je snesena během března až července. Toto načasování je převážně způsobeno délkou dne (Hetmański, Wołk, 2005).

U všech druhů ptáků se zvyšuje hladina prolaktinu při inkubaci. Existují dva různé způsoby navýšení. V jednom případě dojde k navýšení prolaktinu ihned po naklazení prvního vejce a v druhém případě až po naklazení celé snůšky, k čemuž dochází především u toho pohlaví, které inkubuje. V případě, kdy inkubuje převážně nebo pouze samice, se prolaktin zvýší především u ní a naopak. U biparentálních druhů se prolaktin zvyšuje u obou rodičů (Smiley, 2019).

Nárůst hladiny prolaktinu v průběhu inkubace můžeme u ptáků rozdělit na tři různé typy (Smiley, 2019). První typ navýšení prolaktinu pozorujeme u druhů s precociálními mláďaty. V tomto případě dochází k velkému nárůstu hladiny prolaktinu hned na začátku inkubace a jeho hladina poměrně rychle klesá po vylíhnutí mláďat. Další dva typy jsou u druhů s altriciálními mláďaty. V jednom případě dochází k postupnému nárůstu hladiny prolaktinu v průběhu inkubace a svého maxima dosahuje v době líhnutí mláďat. Poslední případ je charakteristický stagnací hladiny prolaktinu až do poloviny inkubační periody, poté dojde k rychlému nárůstu prolaktinu, která je opět završena v době líhnutí, ale nedosahuje takových hodnot jako u předchozího typu. U druhů s altriciálními mláďaty dochází k pomalému poklesu hladiny prolaktinu a jeho hladina zůstává zvýšená až do doby, kdy se mláďata osamostatní.



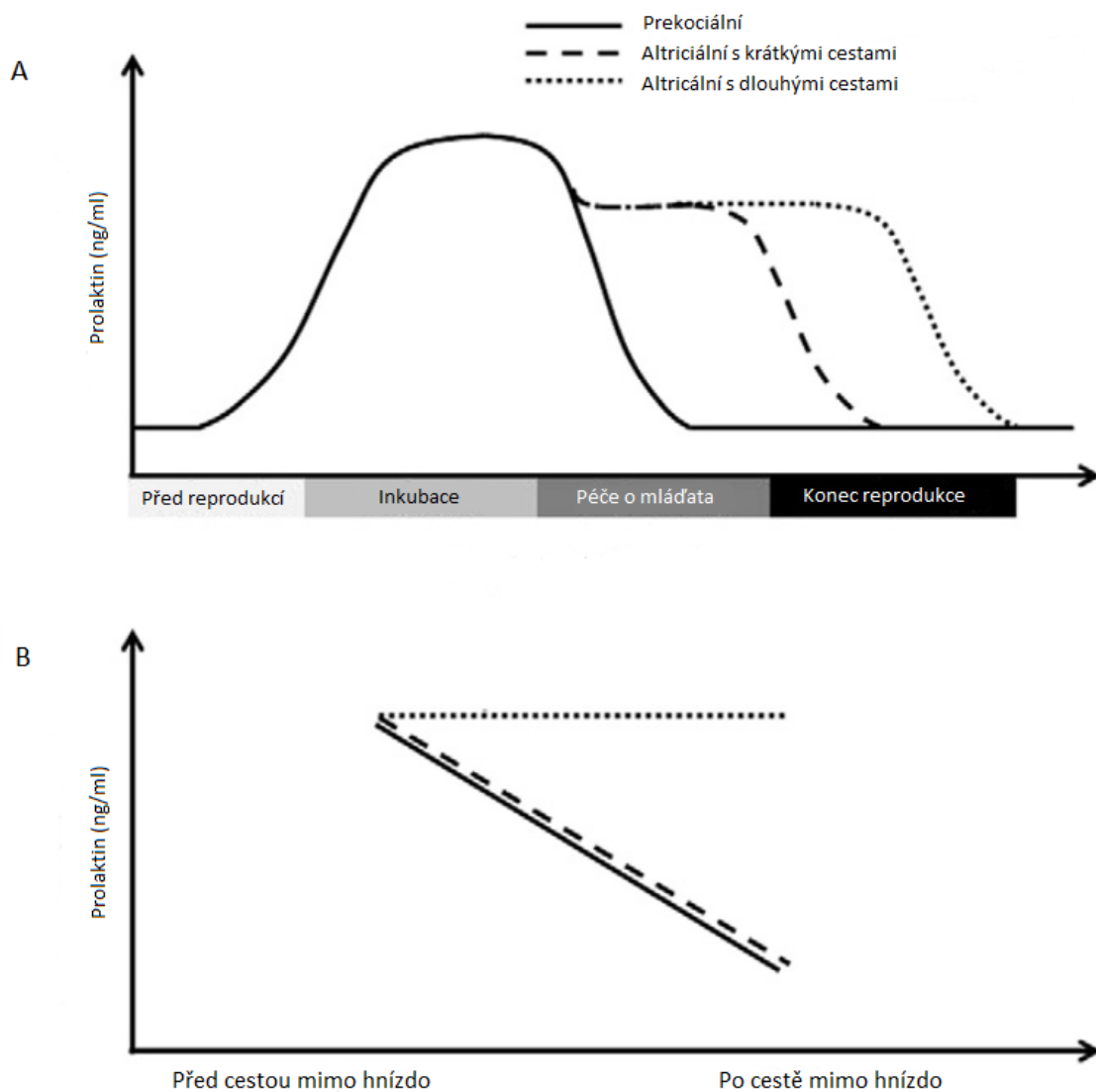
Obr. 1: Odlíšné průběhy hladiny prolaktinu u precociálních a altriciálních druhů během reprodukčního období (Smiley, 2019).

U prekociálních druhů jsou hlavním stimulem pro udržení vysoké hladiny prolaktinu vejce, a naopak u altriciálních druhů jsou stimulem již vylíhnutá mláďata. Prolaktin je důležitý především pro udržení stálé odpovědi na stimuly, jakými jsou vejce, mláďata nebo jejich zvuky. Při delším odloučení u druhů, které na to nejsou uzpůsobené, dojde ke snížení hladiny prolaktinu a tím pádem s opouštění nebo zanedbání mláďat (Thierry et al., 2013).

Altriciální druhy můžeme rozdělit na dva typy: druhy, které opouští hnízdo jen na krátkou dobu, a druhy, které tráví dlouhou dobu mimo hnízdo (Angelier et al., 2016). U druhů, které opouští hnízdo na dlouhou dobu, kam patří velké množství druhů mořského ptactva, zůstává zvýšená hladina prolaktinu bez stimulů delší dobu než u jiných altriciálních druhů. Toho navýšení rodičům umožňuje opouštět hnízdo s mláďaty a vydávat se za potravou, aniž by byla narušena rodičovská péče, která je běžně udržována stimuly mláďat. Tyto cesty mohou trvat dny až týdny (Obr. 2).

Z tohoto pohledu měkkozobí patří do skupiny s krátkými cestami mimo hnízdo. Na hnízdě je vždy přítomen jeden z rodičů a druhý z nich je mimo hnízdo vždy maximálně půl dne, a to v době inkubace, při které samice tráví na hnízdě celou noc a samec většinu dne (Saxena et al., 2008).

Umělé navýšení prolaktinu v krvi udržuje připravenost k inkubaci i po odloučení rodičů od mláďat (Janik & Buntin, 1985). Pro samce může být stimulem k inkubaci pohled na jeho partnerku při inkubaci. V případě, kdy je samec ponechán sám u hnízda, může přestat inkubovat (Silver, 1984).



Obr. 2: A – U prekociálních druhů hladina prolaktinu klesá hned po vylíhnutí mláďat. U altriciálních druhů je rozdíl v délce nepřítomnosti na hnízdě. U druhů s dlouhou nepřítomností na hnízdě se hladina prolaktinu udržuje na vysoké úrovni i bez stimulů z hnízda.

B – Prolaktin u prekociálních druhů a altriciálních druhů s krátkou dobou mimo hnízdo prudce klesá při nepřítomnosti stimulů z hnízda. Oproti tomu altriciální druhy s dlouhou dobou mimo hnízdo si udržují stálou hladinu prolaktinu i během cest (Angelier et. al., 2016).

9.2. Působení prolaktinu

Prolaktin především ovlivňuje parentální chování. Vlivem prolaktinu nutně rodičovské chování nevzniká, ale udržuje stálou odpověď rodičů na stimuly, jakými jsou například vejce, mláďata, žebrání mláďat apod. Samotná reprodukce nemusí být nutná pro zvýšení produkce prolaktinu, jak můžeme vidět u pomocníků, tzv. „helperů“ některých druhů ptáků (Smiley, 2019). Iničiací inkubace způsobují steroidní hormony (Silver, 1984).

Jak bylo ukázáno u hrdliček chechtavých (*Streptopelia risoria*), prolaktin může způsobovat větší atraktivitu vylíhnutých mláďat pro rodiče. Již zkušené rodiče v druhé polovině inkubace, kdy je hladina prolaktinu navýšena, preferují mláďata nad vejci. Z etologického hlediska je zajímavé, že všichni rodiče v první polovině inkubace a nezkušení rodiče v průběhu celé inkubace preferují vejce nad mláďaty (Moore, 1976).

U prekociálních druhů, hladina prolaktinu klesá krátce po vylíhnutí mláďat a jeho funkce je u těchto druhů spíše v udržování stálé rodičovské péče než v jejím navozování. Obecně u prekociálních mláďat není po vylíhnutí vyžadována taková míra rodičovské péče, jako je tomu u altriciálních mláďat. U altriciálních druhů, a tedy i u měkkozobých, oproti tomu zůstává hladina prolaktinu zvýšená po delší dobu po vylíhnutí. Konkrétně u holubů je hladina prolaktinu nejvyšší čtvrtý nebo pátý den po vylíhnutí mláďat (Silver, 1984). U těchto druhů je vyžadována velká míra péče ze strany rodiče, kterou prolaktin udržuje. Na rozdíl od prekociálních druhů, vysoká hladina prolaktinu u altriciálních druhů je udržována přítomností mláďat a jejich projevy „žadoněním“ (Smiley, 2019). Prolaktin má vliv na rodičovskou péči jen v případech, kdy jsou přítomny klíčové stimuly jako jsou vejce nebo mláďata, tedy tehdy, kdy má rodič o co se starat (Smiley, 2019). Tento efekt pozorujeme u holubů skalních (*Columba livia*) u kterých dochází k zásadnímu navýšení prolaktinu v plazmě během doby od stavby hnízda až po snesení celé snůšky, k dalšímu nárůstu dochází až v polovině inkubace do doby vylíhnutí mláďat (Farrar, Harris, et al., 2022).

9.3. Prolaktin u měkkozobých

Další významná role prolaktinu je specifická pro řád měkkozobých (*Columbiformes*) a byla zkoumána především u holubů (*Columba livia*) a příbuzných hrdliček (*Zenaida macroura* (Blockstein, 1989), *Streptopelia roseogrisea* (Klinghammer & Hess, 1964)), kde pod vlivem prolaktinu vzniká tzv. holubí mléko (anglicky crop milk, crop = vole) vznikající ve voleti obou

rodičů (biparentální péče). Holubí mléko vzniká proliferací epitelárních buněk volete a mláďatům je vyvrhováno (Silver, 1984). Jeho obdoba vzniká i u plameňákovitých (*Phoenicopteriformes*). Holubi jsou granivorní druh, což znamená, že se živí výhradně semeny. Tvoří monogamní svazky, které trvají během celého rozmnožovacího období (páření, inkubace, krmení) (Klint & Enquist, 1981) a mláďata tak krmí oba rodiče. Důvodem vzniku holubího mléka je neschopnost holubích mláďat strávit potravu dospělců v raných fázích ontogeneze. Přestože se tato substance nazývá mlékem, nemá se savčím mlékem mnoho společného. Na rozdíl od savčího mléka se jedná o tvarohovitou hmotu, kterou produkují jak samice, tak samci. Mlékem se tato substance nazývá především proto, že po vylíhnutí mláďat plní stejnou funkci jako mléko savců po narození (Gillespie et al., 2013).

Vole je speciální orgán trávicí soustavy ptáků, jde o vychlípeninu jícnu a jeho epitel také nejvíce připomíná právě epitel jícnu (Horseman & Buntin, 1995). Vole je orgán, který se mezi jednotlivými taxony u ptáků může velmi lišit, a může se lišit i uvnitř jednotlivých taxonů v závislosti na druhu. U některých taxonů může úplně chybět, jako je tomu u běžců, tučňáků a racků (Lopez-Calleja & Bozinovic, 2000). Konkrétně u domestikovaných holubů skalních (*Columba livia f. domestica*) vole tvoří tři laloky. Během roku mimo dobu hnízdění slouží vole ke změkčení potravy. Vole také slouží jako prostor pro skladování potravy například v případě, kdy je žaludek plný (Gillespie et al., 2013), nebo když k přijímání potravy dochází v nehostinných nebo nebezpečných podmínkách, potrava je později natrávena na klidném a bezpečném místě (Gelis, 2008).

Epitel v lumen volete je přibližně 10 vrstev buněk silný a v době stimulace prolaktinem v něm dochází k hromadění lipidů a proteinů. Ve vrstvě zvané *stratum spinosum* vznikají buňky pro tvorbu holubího mléka. Běžně dochází k odlupování vrchních vrstev epitelu během přirozené obnovy, ale pod vlivem prolaktinu se v těchto buňkách hromadí lipidy a proteiny a ty jsou ve velkém množství odlupovány do lumen volete (Horseman & Buntin, 1995). Podle studie Daviese již z roku (1939) obsahuje holubí mléko 28% sušiny a z toho 33,8 % tuků, 58,6 % proteinů a 4,6 % minerálů (popela). Čisté holubí mléko neobsahuje žádné karbohydráty, ty jsou do mléka vměšovány až s potravou rodiče (Davies, 1939). Tvorba holubího mléka trvá přibližně 4 hodiny, poté je vyvrhnuto a tvorba začíná nanovo (Gillespie et al., 2013).

Čistým holubím mlékem je mláďe krmeno přibližně první tři dny od vylíhnutí. Poté jsou mláďata krmena směsí holubího mléka a zvyšujícím se množstvím semen, kterými se holubi

živí (Horseman & Buntin, 1995). V tomto období u rodičů dochází k hyperfagii, zvýšenému příjmu potravy, tak aby se vytvářelo dostatek mléka (Horseman & Buntin, 1995). Díky nutričně bohatému holubímu mléku, jímž jsou mláďata krmena oběma rodiči dochází k až zdvojnásobení jejich hmotnosti během pouhých dvou dní (Horseman & Buntin, 1995).

Nejdůležitější hormon ovlivňující změny volete a produkci mléka je již výše zmiňovaný prolaktin. Bylo zjištěno, že vole samic, samců ani jedinců připravených o pohlavní orgány se nikterak neliší, znamená to tedy, že vole není ovlivňováno samotnými reprodukčními hormony (Horseman & Buntin, 1995).

Produkce prolaktinu začíná během druhé poloviny inkubace (Farrar, Harris, et al., 2022) a vole na toto navýšení přímo reaguje růstem (Horseman & Buntin, 1995). Při umělém navýšování prolaktinu u hrdliček dochází k vyvrhování i v případě, kdy není plně vyvinuto vole (Smiley, 2019).

Díky krmení holubím mlékem, které je typické pro holuby a hrdličky (*Columbidae*), vidíme, že prolaktin má velký vliv na samotné krmení mláďat (Smiley, 2019). Zvýšená hladina prolaktinu má pozitivní korelaci s frekvencí krmení a zajišťuje tak pravděpodobnost dožití většího počtu mláďat (Smiley, Adkins-Regan, 2016). Dokonce i u nerozmnožujících se jedinců u hrdliček způsobí umělé navýšení prolaktinu vznik rodičovského chování a krmení cizích mláďat (Wang & Buntin, 1999).

9.4. Prolaktin a stres

Stres má velký vliv na hladinu prolaktinu. U ptáků na rozdíl od savců dochází k poklesu prolaktinu v reakci na stres. Pod vlivem zvýšené hladiny prolaktinu rodič totiž normálně investuje více zdrojů a energie do svých mláďat než sám do sebe. Ve stresových situacích by to tedy znamenalo větší pravděpodobnost úhynu rodiče (Angelier & Chastel, 2009). Pokud rodič čelí stresorům, jakými jsou zvýšená predace, málo potravy/zdrojů, nepřízeň počasí apod. může se rozhodnout opustit snůšku, aby si zajistil vlastní přežití (Wingfield & Sapolsky, 2003). Ve stresu proto u ptáků dochází k poklesu hladiny prolaktinu, což má za následek zvýšení investice rodiče do sebe sama. Tímto způsobem se rodič zachrání (přežije) na úkor zanedbání svých vlastních mláďat a bude mít tedy více reprodukčních příležitostí v budoucnu. Je také známo, že u úspěšných rodičů při stresu dochází k nižšímu poklesu prolaktinu než u

neúspěšných rodičů (Angelier & Chastel, 2009). Tento efekt byl prokázán i u holubů skalních (*Columba livia*) při pokusu s 35 jedinci obou pohlaví, z toho 16 zkušených a 19 nezkušených jedinců. Zkušení jedinci vychovali alespoň jedno mládě. Nezkušení jedinci byli z většiny skutečně nezkušení (13 jedinců), v minulosti neměli ani jedno vejce, zbytek měl zkušenost se sneseným vejcem ale ne s péčí o mládě. Všem jedincům byly odebrány vzorky krve v době mimo hnízdní období, ze kterých byly zjišťovány hladiny prolaktinu a kortikosteronu. Další vzorky byly odebrány po vystavení jedinců stresové situaci (30minutové uzavření do látkového pytle). Zkušení jedinci bez ohledu na pohlaví měli nižší hladiny kortikosteronu a vyšší hladinu prolaktinu po vystavení stresové situaci než nezkušení jedinci (Farrar, Gallardo, et al., 2022).

Obdobná studie na holubech skalních (*Columba livia*) ukázala vliv věku a reprodukčních zkušeností na expresi prolaktinu, vasoaktivního střevního peptidu (VIP) a jejich receptorů. Analýza probíhala na 62 jedincích mimo reprodukční období, kterým byla odebrána mozková a hypofyzární tkáň. Hlavní pozornost byla věnována aree preoptice, přední části hypothalamu, centru regulace parentálního chování u holubů (Slawski, Buntin, 1995). V této oblasti byl nalezen zásadní rozdíl v expresi prolaktinových receptorů v závislosti na předchozí reprodukční zkušenosti. Čím více mláďat jedinec vychoval, tím byla exprese genu pro prolaktinový receptor nižší. Na samotný prolaktin v hypofýze neměl věk ani pohlaví vliv. I na expresi VIP v infundibulu měl negativní dopad věk (ne zkušenosti) jedince. S vyšším věkem se exprese VIP u jedinců snižovala (Farrar, Ramirez, et al., 2022). Tyto výsledky jsou zajímavé obzvláště z toho důvodu, že víme, že s věkem a zkušenostmi je reakce na prolaktin a stimuly u ptáků rychlejší. Zkušené hrdličky chechtavé (*Streptopelia risoria*) projevují parentální chování jako je vyvrhování potravy vůči neznámému mláděti a ochrana hnízda i v době mimo hnízdní období. Oproti tomu nezkušené hrdličky takové projevy vykazují jen zřídka (Wang & Buntin, 1999).

Závěr

V této práci jsem se pokusila shrnout hlavní evoluční omezení a faktory vedoucí ke vzniku extrémně zvýšené rodičovské péče u ptáků, tedy biparentální péče, která je v rámci živočišné říše spíše abnormalitou, ale mezi ptáky tvoří zdaleka nejrozšířenější a nejběžnější formu péče. Biparentální péče se vyskytuje u 81 % ptačích druhů, nebo až u 90 % druhů v případě započítání druhů, u kterých se do péče o mláďata zapojují pomocníci (helpers) a nejde tak o péči čistě ze strany rodičů mláďat (Cockburn, 2006). Mezi tyto evoluční předpoklady vzniku biparentální péče a zvýšené kooperace mezi jedinci patří především vznik altriciálních mláďat z původních prekociálních (a superprekociálních) druhů. Altriciální mláďata, která se z vajec líhnou značně méně vyvinutá, slepá, bez schopnosti samostatného pohybu, příjmu potravy a termoregulace, vyžadují značnou parentální investici ze strany svých rodičů, než jsou schopna samostatně opustit hnízdo (Smiley, 2019). Zásadní vliv na vznik biparentální péče mají dva evoluční konflikty. První z nich je parentální konflikt mezi partnery, tedy konflikt o to kolik který rodič bude investovat do současné snůšky a zda vůbec. Pro oba rodiče je totiž výhodné, když se o jejich mláďata někdo stará, ale v ideálním případě, když to nemusí být oni sami. Těžili by tak ve formě fitness ze současných mláďat a zároveň by neohrozili svou budoucí reprodukci (Alonso-Alvarez & Velando, 2013). Druhým konfliktem je konflikt mezi rodiči a mláďaty, který vzniká především o poskytovanou investici ze strany rodiče. Mládě vždy požaduje více potravy a péče, než dostává (Trivers, 1974).

Kooperace mezi partnery v rámci biparentální péče je důležitý faktor pro určování míry investice ze strany obou rodičů. Bylo zjištěno, že vysoká míra kooperace vzniká častěji u druhů koloniálních s nízkou sexuální selekcí, vyváženým poměrem pohlaví v populaci a nízkou mírou extrapárových paternit (Long et al., 2022; Remeš et al., 2015). Všechny tyto aspekty pozorujeme i u měkkozobých, kteří mají vysokou míru parentální kooperace ve všech aspektech péče (Booth et al., 2023).

Dále jsem se pokusila shrnout proximální mechanismy vzniku parentální péče z pohledu hormonální regulace na příkladu modelového taxonu měkkozobých, jehož zástupci byli v tomto ohledu jedni z nejčastěji studovaných druhů a lze na nich tedy nejlépe ukázat hlavní hormonální pochody vedoucí k parentální péči. Především jsem se zaměřila na prolaktin tzv. rodičovský hormon, který primárně udržuje rodičovské chování u obou pohlaví a zajišťuje tak trvání biparentální péče v průběhu celého reprodukčního období (Smiley, 2019).

Chtěla bych zmínit, že studie na ultimátní mechanismy parentální péče z pohledu měkkozobých nejsou zdaleka tak rozsáhlé a v tomto směru je určitě velké množství studijních možností do budoucna. Velmi zajímavé by bylo zaměřit se na míru sexuálního konfliktu u této monogamní skupiny ptáků. Zároveň věřím, že i téma konfliktu mezi rodiči a mláďaty by bylo v rámci měkkozobých možné rozšířit.

Z pohledu proximálních mechanismů jsou studie z velké míry zaměřeny na nejzajímavější aspekt působení prolaktinu u měkkozobých, a to na tvorbu holubího mléka, což je vlastnost, která se vyskytuje jen u několika málo dalších ptačích druhů (Kierończyk et. al., 2016).

Použitá literatura:

- Åhlund, M., & Andersson, M. (2001). Female ducks can double their reproduction. *Nature*, 414(6864), 600-601.
- Alonso-Alvarez, C., & Velando, A. (2012). Benefits and costs of parental care. *The evolution of parental care*, 40, 61.
- Angelier, F., & Chastel, O. (2009). Stress, prolactin and parental investment in birds: a review. *General and comparative endocrinology*, 163(1-2), 142-148.
- Angelier, F., Wingfield, J. C., Tartu, S., & Chastel, O. (2016). Does prolactin mediate parental and life-history decisions in response to environmental conditions in birds? A review. *Hormones and behavior*, 77, 18-29.
- Angelier, F., Wingfield, J. C., Tartu, S., & Chastel, O. (2016). „A schematic representation of the prolactin cycle...” [graf] and „A schematic representation of the influence of the absence from the nest...” [graf]. In: Does prolactin mediate parental and life-history decisions in response to environmental conditions in birds? A review. *Hormones and behavior*, 77, 18-29.
- Ayadi, T., Hammouda, A., Kididi, S., Yahyaoui, M. H., & Selmi, S. (2016). Sexual size dimorphism and morphometric sexing in a North African population of Laughing Doves *Spilopelia senegalensis*. *Ostrich*, 87(2), 173-177.
- Blockstein, D. E. (1989). Crop milk and clutch size in mourning doves. *The Wilson Bulletin*, 11-25.
- Blomqvist, D., Andersson, M., Küpper, C., Cuthill, I. C., Kis, J., Lanctot, R. B., ... & Kempenaers, B. (2002). Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature*, 419(6907), 613-615.
- Boos, M., Zimmer, C., Carriere, A., Robin, J. P., & Petit, O. (2007). Post-hatching parental care behaviour and hormonal status in a precocial bird. *Behavioural Processes*, 76(3), 206-214.
- Booth, A., Viernes, R. C., Farrar, V. S., Flores, L., Austin, S. H., & Calisi, R. M. Sex-Specific Behavioral and Physiological Changes During Single Parenting in a Biparental Species, *Columba Livia*. *Columba Livia*.
- Brouwer, L., & Griffith, S. C. (2019). Extra-pair paternity in birds. *Molecular Ecology*, 28(22), 4864-4882.
- Burley, N. T., & Johnson, K. (2002). The evolution of avian parental care. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 241-250.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375-1383.
- Davies, W. L. (1939). The composition of the crop milk of pigeons. *Biochemical Journal*, 33(6), 898.
- Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E., & Ball, G. F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of biological rhythms*, 16(4), 365-380.
- Farrar, V. S., Harris, R. M., Austin, S. H., Ultreras, B. M. N., Booth, A. M., Angelier, F., ... & Calisi, R. M. (2022). Prolactin and prolactin receptor expression in the HPG axis and crop during parental care in both sexes of a biparental bird (*Columba livia*). *General and comparative endocrinology*, 315, 113940.
- Farrar, V. S., Morales Gallardo, J., & Calisi, R. M. (2022). Prior parental experience attenuates hormonal stress responses and alters hippocampal glucocorticoid receptors in biparental rock doves. *Journal of Experimental Biology*, 225(24), jeb244820.
- Farrar, V. S., Ramirez, A. V., & Calisi, R. M. (2022). Effects of parental experience and age on expression of prolactin, vasoactive intestinal peptide and their receptors in a biparental bird (*Columba livia*). *Integrative and Comparative Biology*, 62(1), 30-40.

- Gelis, S. (2008) "Evaluating and Treating the Gastrointestinal System", *Clinical Avian Medicine*. Available at: <https://www.ivis.org/library/clinical-avian-medicine/evaluating-and-treating-gastrointestinal-system> (Accessed: 02 May 2023).
- Ghalambor, C. K., Peluc, S. I., & Martin, T. E. (2013). Plasticity of parental care under the risk of predation: how much should parents reduce care?. *Biology Letters*, 9(4), 20130154.
- Gillespie, M. J., Crowley, T. M., Haring, V. R., Wilson, S. L., Harper, J. A., Payne, J. S., ... & Moore, R. J. (2013). Transcriptome analysis of pigeon milk production—role of cornification and triglyceride synthesis genes. *BMC genomics*, 14, 1-12.
- Godfray, H. C. J. (1995). Signaling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. *The American Naturalist*, 146(1), 1-24.
- Griffith, S. C. (2019). Cooperation and coordination in socially monogamous birds: moving away from a focus on sexual conflict. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 455.
- Haba, M. K., & Hasson, K. I. (2023). The Breeding Behaviour of Laughing Dove *Spilopelia Senegalensis* Linnaeus, 1766 (Columbiformes, Columbidae) In Al-Jadriyah and Umm-Alkhanazeer Island, Baghdad, Iraq. *Journal of Survey in Fisheries Sciences*, 10(3S), 141-153.
- Handford, P. A. U. L., & MARES, M. A. (1985). The mating systems of ratites and tinamous: an evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, 25(1), 77-104.
- Harris, R. B., Birks, S. M., & Leaché, A. D. (2014). Incubator birds: biogeographical origins and evolution of underground nesting in megapodes (Galliformes: Megapodiidae). *Journal of Biogeography*, 41(11), 2045-2056.
- Hegner, R. E., & Wingfield, J. C. (1987). Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male house sparrows. *The Auk*, 104(3), 462-469.
- Hetmański, T. (2004). Timing of breeding in the Feral Pigeon *Columba livia f. domestica* in Słupsk (NW Poland). *Acta Ornithologica*, 39(2), 105-110.
- Hetmanski, T., & Wolk, E. (2005). The effect of environmental factors and nesting conditions on clutch overlap in the feral pigeon *Columba livia f. urbana* (Gm.). *Polish journal of ecology*, 53(4), 523-534.
- Horseman, N. D., & Buntin, J. D. (1995). Regulation of pigeon cropmilk secretion and parental behaviors by prolactin. *Annual review of nutrition*, 15(1), 213-238.
- Houston, A. I., Székely, T., & McNamara, J. M. (2005). Conflict between parents over care. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(1), 33-38.
- Iserbyt, A., Fresneau, N., Kortenhoff, T., Eens, M., & Müller, W. (2017). Decreasing parental task specialization promotes conditional cooperation. *Scientific Reports*, 7(1), 6565.
- Janik, D. S., & Buntin, J. D. (1985). Behavioural and physiological effects of prolactin in incubating ring doves. *The Journal of Endocrinology*, 105(2), 201-209.
- Janoo, A. (2005, April). Discovery of isolated dodo bones [*Raphus cucullatus* (L.), Aves, Columbiformes] from Mauritius cave shelters highlights human predation, with a comment on the status of the family Raphidae Wetmore, 1930. In *Annales de Paléontologie* (Vol. 91, No. 2, pp. 167-180). Elsevier Masson.
- Kempnaers, B. (2022). Mating systems in birds. *Current Biology*, 32(20), R1115-R1121.
- Ketterson, E. D., & Nolan Jr, V. (1994). Male parental behavior in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 601-628.
- Kierończyk, B., Rawski, M., Długosz, J., Świątkiewicz, S., & Józefiak, D. (2016). Avian crop function—a review. *Ann. Anim. Sci*, 16(3), 653-678.

- Klinghammer, E., & Hess, E. H. (1964). Parental feeding in ring doves (*Streptopelia roseogrisea*): Innate or learned?. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 21(3), 338-347.
- Klint, T., & Enquist, M. (1981). Pair formation and reproductive output in domestic pigeons. *Behavioural Processes*, 6(1), 57-62.
- Kosonsiriluk, S., Sartsoongnoen, N., Chaiyachet, O. A., Prakobsaeng, N., Songserm, T., Rozenboim, I., ... & Chaiseha, Y. (2008). Vasoactive intestinal peptide and its role in continuous and seasonal reproduction in birds. *General and comparative endocrinology*, 159(1), 88-97.
- Lande, R. (1980). Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, 292-305.
- Leska, A., & Dusza, L. (2007). Seasonal changes in the hypothalamo-pituitary-gonadal axis in birds. *Reprod Biol*, 7(2), 99-126.
- Lessells, C. M., & McNamara, J. M. (2012). Sexual conflict over parental investment in repeated bouts: negotiation reduces overall care. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1733), 1506-1514.
- Long, X., Liu, Y., Liker, A., Weissing, F. J., Komdeur, J., & Székely, T. (2022). Does ecology and life history predict parental cooperation in birds? A comparative analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76(7), 92.
- López-Calleja, M. (2000). Energetics and nutritional ecology of small herbivorous birds.
- McNamara, J. M., Gasson, C. E., & Houston, A. I. (1999). Incorporating rules for responding into evolutionary games. *Nature*, 401(6751), 368-371.
- Mock, D. W. (2022). Parental care in birds. *Current Biology*, 32(20), R1132-R1136.
- Møller, A. P., & Birkhead, T. R. (1993). Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, 261-268.
- Moore, C. L. (1976). The transition from sitting on eggs to sitting on young in ring doves, *Streptopelia risoria*: Squab-egg preferences during the normal cycle. *Animal Behaviour*, 24(1), 36-45.
- Naef-Daenzer, B., & Gruebler, M. U. (2016). Post-fledging survival of altricial birds: Ecological determinants and adaptation. *Journal of Field Ornithology*, 87(3), 227-250.
- Nilsson, J. Å., & Smith, H. G. (1988). Incubation feeding as a male tactic for early hatching. *Animal Behaviour*, 36(3), 641-647.
- Ohkubo, T., 2017. Neuroendocrine control of broodiness. In: *Reproduction, Avian (Ed.), Advances in Experimental Medicine and Biology*. Springer, Singapore, pp. 151–171. https://doi.org/10.1007/978-981-10-3975-1_10.
- Olea B, G., Hernando B, A., & Lombardo M, D. M. (2016). Heterochronic events in the ontogeny of *Columba livia*, *Coturnix coturnix*, and *Gallus gallus domesticus*. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 29(4), 274-282.
- Olson, V. A., Liker, A., Freckleton, R. P., & Szekely, T. (2008). Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1632), 301-307.
- Oniki, Y., & Willis, E. O. (2000). Nesting behavior of the picazuro pigeon, *Columba picazuro* (Columbidae, aves). *Revista Brasileira de Biologia*, 60, 663-666.
- Orr, K. N. (2021). Parentally-Derived Baby Food: Crop Milk in Captive-Reared Doves Impacts Growth and Microbiome Composition. East Carolina University.

- Patel, K. K., & Siegel, C. (2005). Genetic monogamy in captive pigeons (*Columba livia*) assessed by DNA fingerprinting. *Bios*, 97-101.
- Pennell, T. M., & Morrow, E. H. (2013). Two sexes, one genome: the evolutionary dynamics of intralocus sexual conflict. *Ecology and evolution*, 3(6), 1819-1834.
- Putra, A. D., Murhun, M. A., & Bashari, H. A. N. O. M. (2021). The incredible nicobar pigeon *Caloenas nicobarica* nesting colony on Pulau Jiew, North Maluku, Indonesia. *BirdingAsia*, 35, 44-49.
- Redfern, C. P. (2010). Brood-patch development and female body mass in passerines. *Ringling & Migration*, 25(1), 33-41.
- Remeš, V., Freckleton, R. P., Tökölyi, J., Liker, A., & Székely, T. (2015). The evolution of parental cooperation in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(44), 13603-13608.
- Rintamäki, H., Hissa, R., Etches, R. J., Scanes, C. G., Balthazart, J., & Saarela, S. (1986). Seasonal changes in some plasma hormones in pigeons: diurnal variation under natural photoperiods with constant or seasonally changing ambient temperature. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 84(1), 33-38.
- Robertson, H. A. (1988). Interspecific variation in growth of British pigeons Columbidae. *Ibis*, 130(2), 261-267.
- Royle, Nick J., Per T. Smiseth, and Mathias Kölliker (eds), *The Evolution of Parental Care* (Oxford, 2012; online edn, Oxford Academic, 17 Dec. 2013)
- 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.
- Saxena, V. L., Pandey, E., Agarwal, S., & Saxena, A. K. (2008). Execution of breeding and nidification behaviour in Pigeon (*Columba livia*) and Dove (*Streptopelia chinensis*). *Asian J. Exp. Sci*, 22(3), 405-410.
- Shivaji P. Chavan, Komal B. Reddy and Pawan L. Jadhav (2018); NEST STRUCTURE AND NESTING ECOLOGY OF FERAL PIGEON (*Columba livia*) IN NANDED, MAHARASHTRA STATE. *Int. J. of Adv. Res.* 6 (Sep). 901-911] (ISSN 2320-5407)
- Schaaf, A. A., Vergara-Tabares, D. L., Peralta, G., Díaz, A., & Peluc, S. (2018). Timing of nest predation events during incubation for six passerine species in the austral Chaco. *Emu-Austral Ornithology*, 118(4), 363-368.
- Schulze-Hagen, K., Stokke, B. G., & Birkhead, T. R. (2009). Reproductive biology of the European cuckoo *Cuculus canorus*: early insights, persistent errors and the acquisition of knowledge. *Journal of ornithology*, 150, 1-16.
- Silver, R. (1984). Prolactin and parenting in the pigeon family. *Journal of Experimental Zoology*, 232(3), 617-625.
- Skwarło-Sońta, K. (1992). Prolactin as an immunoregulatory hormone in mammals and birds. *Immunology letters*, 33(2), 105-121.
- Slawski, B. A., & Buntin, J. D. (1995). Preoptic area lesions disrupt prolactin-induced parental feeding behavior in ring doves. *Hormones and behavior*, 29(2), 248-266.
- Smiley, K. O. (2019). „Three examples of the changes in circulating PRL levels that are observed in birds...” [graf]. In: *Prolactin and avian parental care: new insights and unanswered questions*. *Hormones and behavior*, 111, 114-130.
- Smiley, K. O. (2019). *Prolactin and avian parental care: new insights and unanswered questions*. *Hormones and behavior*, 111, 114-130.

- Smiley, K. O., & Adkins-Regan, E. (2016). Relationship between prolactin, reproductive experience, and parental care in a biparental songbird, the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *General and Comparative Endocrinology*, 232, 17-24.
- Starck, J. M., & Ricklefs, R. E. (Eds.). (1998). *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum* (No. 8). Oxford University Press on Demand.
- Székely, T., & Reynolds, J. D. (1995). Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 262(1363), 57-64.
- Thierry, A. M., Brajon, S., Massemin, S., Handrich, Y., Chastel, O., & Raclot, T. (2013). Decreased prolactin levels reduce parental commitment, egg temperatures, and breeding success of incubating male Adélie penguins. *Hormones and Behavior*, 64(4), 737-747.
- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *Integrative and comparative biology*, 14(1), 249-264.
- Trivers, Robert. (1972). *Parental Investment and Sexual Selection*.
- Wang, Q., & Buntin, J. D. (1999). The roles of stimuli from young, previous breeding experience, and prolactin in regulating parental behavior in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Hormones and Behavior*, 35(3), 241-253.
- Weatherhead, P. J. (1990). Nest defence as shareable paternal care in red-winged blackbirds. *Animal Behaviour*, 39(6), 1173-1178.
- Webb, T. J., Olson, V. A., Szekely, T., & Freckleton, R. P. (2010). Who cares? Quantifying the evolution of division of parental effort. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(3), 221-230.
- Wedell, N., Kvarnemo, C., & Tregenza, T. (2006). Sexual conflict and life histories. *Animal Behaviour*, 71(5), 999-1011.
- Wesolowski, T. (1994). On the origin of parental care and the early evolution of male and female parental roles in birds. *The American Naturalist*, 143(1), 39-58.
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100(916), 687-690.
- Wingfield, J. C. (1984). Androgens and mating systems: testosterone-induced polygyny in normally monogamous birds. *The Auk*, 101(4), 665-671.
- Wingfield, J. C., & Sapolsky, R. M. (2003). Reproduction and resistance to stress: when and how. *Journal of neuroendocrinology*, 15(8), 711-724.
- Wosegien, A. (1997). Experiments on pair bond stability in domestic pigeons (*Columba livia domestica*). *Behaviour*, 134(3-4), 275-297.
- Zoltan S. Gyimesi, Chapter 20 - Columbiformes, Editor(s): R. Eric Miller, Murray E. Fowler, *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine*, Volume 8, W.B. Saunders, 2015, Pages 164-171, ISBN 9781455773978, <https://doi.org/10.1016/B978-1-4557-7397-8.00020-7>.
(<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9781455773978000207>)