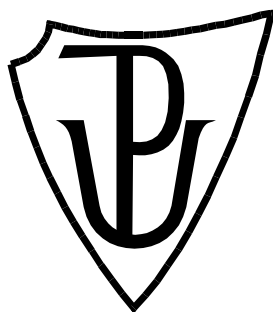


**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI**

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Krmení mlád'at u altriciálních ptáků**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

**Vojtěch Lyko**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

Olomouc 2019

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.





Lyko V. 2019. Krmení altriciálních ptáků [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PřF UP v Olomouci. 33 s. 0 příloh. Česky.

### **Abstrakt**

Krmení mládřat je zásadní součástí života altriciálních ptáků a jeho pochopení je nezbytné pro hlubší porozumění těmto zvířatům. Tato práce je rešerší vědeckých článků a knižní literatury na toto téma. Cílem bylo shrnout základní informace a poznatky v této oblasti a podat jejich ucelený přehled. Práce je zaměřena převážně na pěvce a dravé ptáky Evropy. Zmíněny jsou však i další skupiny ptáků z jiných částí světa. První část je úvodem do problematiky, vytyčuje pojem „altriciální ptáci“ a ukazuje rozdíly v krmení mládřat napříč systémem ptáků. Druhá část je věnována potravě, rozdílu mezi její kvalitou a kvantitou a preferenci a volbě potravy při krmení. Třetí část pojednává o faktorech ovlivňujících krmení. Čtvrtá část ukazuje, jaký vliv má krmení na kvalitu mládřat. Pátá část je o konfliktu při krmení mezi rodiči a potomky a mezi rodiči navzájem. Tato práce podkřývá nesmírnou složitost krmení altriciálních ptáků a ukazuje hlubokou vzájemnou propojenost dílčích faktorů.

Klíčová slova: altriciální ptáci, krmení mládřat, rodičovská péče, rodičovská investice

Lyko, V. 2019. Feeding in altricial birds [bachelor's thesis]. Olomouc: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 33 pp. 0 Appendice. Czech.

### **Abstract**

The feeding of the offspring is an important part of life of altricial birds and its comprehension is essential for understanding these animals. This thesis is a review of scientific articles and book literature on this subject. Its goal is to summarize the fundamental knowledge of this topic and to provide its complex overview. This work is focused mainly on passerines and birds of prey in Europe, but other groups from various parts of the world are mentioned as well. The first part is an introduction to the topic, it explains the term altricial birds and shows diversity in feeding strategies across the system of birds. The second part focuses on the food, the difference between its quality and quantity and preferences of different food during feeding. The third part deals with factors affecting feeding. The fourth part shows the effect of feeding on the young. The fifth part is about the conflict which occurs between parents and their offspring and between one parent and the other during feeding. This work reveals the tremendous complexity of feeding in altricial birds and shows the interdependence of sub-factors.

Key words: altricial birds, offspring provisioning, parental care, parental investment

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byl jsem seznámen s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Olomouci dne .....

*podpis:*

## Obsah

1 Úvod do problematiky .....	1
1.1 Altriciální vs. prekociální ptáci .....	1
1.2 Způsob krmení u různých skupin ptáků.....	2
1.3 Frekvence krmení u jednotlivých skupin ptáků .....	3
1.4 Pěvci .....	4
1.5 Draví ptáci.....	4
2 Potrava.....	5
2.1 Preference různé potravy při krmení .....	5
2.2 Příprava kořisti pro mláďata .....	6
3 Faktory ovlivňující intenzitu/frekvenci krmení .....	8
3.1 Znaky mláďat.....	8
3.2 Znaky rodičů .....	13
3.3 Prostředí.....	16
4 Vliv krmení na kvalitu mláďat.....	21
4.1 Hmotnost.....	21
4.2 Velikost.....	22
4.3 Přežívání .....	22
4.4 Ostatní.....	22
5 Konflikt .....	23
5.1 Mezi rodiči navzájem .....	23
5.2 Mezi rodiči a potomky.....	25
Závěr .....	26
Použité zdroje: .....	27

# 1 Úvod do problematiky

Každý živý organismus potřebuje ke své existenci získávat energii. Živočichové získávají tuto energii z potravy. U mláďat živočichů se často setkáváme se situací, že jsou mláďata částečně nebo zcela závislá na péči svých rodičů. To pak platí i pro získávání potravy. V případě nesoběstačných mláďat (např. mláďata altriciálních ptáků) tedy musejí zásobování potravou zajistit rodiče. Krmení je proto naprosto klíčovou součástí vývoje mláďat altriciálních ptáků. Je také zásadním aspektem činnosti rodičů. Pro dosažení maximální fitness se každý jedinec potřebuje úspěšně rozmnožit. Pokud jeho potomci nepřežijí do dospělosti, je takový pokus o rozmnožení pouze ztrátou energie a vede tedy naopak ke snížení fitness. Rodiče altriciálních ptáků musejí tedy krmit svá mláďata, aby zajistili jejich přežití, a tudíž maximalizovali svou fitness. Každý rodič pak musí řešit problém trade-off mezi krmením mláďat a ostatními činnostmi.

Krmení mláďat rodiči, zejména frekvence krmení nebo intenzita krmení (angl. feeding rate, feeding frequency) bývá používáno jako nejčastější měřítko rodičovských investic. (Møller & Thornhill 1998). Frekvencí krmení je nejčastěji myšlen počet příletů s potravou na hnízdo nebo také konkrétní počet úkonů, kdy rodič předá potravu jednomu či všem (přijímají-li mláďata potravu sama) mláďatům.

Péče o potomky je samozřejmě velmi energeticky i časově náročná. Například rorýsi (*Apus spp.*) při krmení mláďat nalétají denně až 1000 km. U jiříčky obecné (*Delichon urbica*) byla energetická náročnost během hnízdění vypočítána na cca. 5500 kJ/den (Veselovský 2001). Pro srovnání u dospělého člověka se energetický výdej za den pohybuje okolo 10–15 tisíc kJ (Passmore & Durnin 1955). Je také důležité si uvědomit, že děje při krmení jsou vzájemně závislé. Frekvence krmení, tj. chování rodičů, ovlivňuje chování mláďat, ale stejně tak chování mláďat ovlivňuje chování rodičů při krmení (Krist 2009).

## 1.1 Altriciální vs. prekociální ptáci

Rozlišujeme dva základní typy ptačích mláďat podle toho, v jakém stupni vývinu jsou po vyklubání z vejce a podle péče, kterou jim rodiče věnují v raném období života. Jsou to mláďata altriciální (neboli nidikolní, v češtině se používá též označení krmivá) a mláďata prekociální (nidifugní, nekrmivá). Mláďata altriciálních ptáků se líhnou mnohem méně vyvinutá než mláďata prekociálních ptáků. Mají většinou srostlá oční víčka, bývají holá a málo



pohyblivá. Dokonale vyvinutou mají jen trávicí soustavu. Ta je nutná pro příjem energie a dokončení vývoje během inkubace a následné doby na hnízdě. Nízký stupeň vývoje při vyklubání je způsoben mnohem kratší inkubací vajec, a tudíž dobou embryonálního vývoje než u nekrmových ptáků (Oppenheim 1972, Veselovský 2001). Další rozdíl mezi altriciálními a prekociálními ptáky je ve vývinu termoregulace u mláďat. Mláďata obou skupin nejsou po vylíhnutí schopna samostatné termoregulace a je nezbytné, aby je matka zahřívala. Zatímco však u nekrmových ptáků obvykle již po prvním týdnu funguje termoregulace až na 90 %, u krmivých jsou to většinou jen minimální základy.

Typickým rozdílem, podle něž se tyto skupiny ptáků označují, je způsob, kterým mláďata získávají potravu. U altriciálních (krmivých) ptáků nejsou mláďata schopna obstarat a často ani přijmout potravu sama (především v raném období po vylíhnutí) a rodiče je musí krmit – odtud označení krmiví. U prekociálních ptáků (nekrmiví) jsou mláďata schopna shánět i přijímat potravu sama a rodiče je nekrmí – proto tedy nekrmiví (Veselovský 2001, Gaisler & Zima 2018).

## 1.2 Způsob krmení u různých skupin ptáků

Mezi jednotlivými skupinami ptáků existují velké rozdíly ve způsobu (technice), kterým krmí svá mláďata. Tyto rozdíly mohou být způsobeny rozdílnou morfologií jednotlivých skupin, prostředím, ve kterém se dané druhy vyskytují, potravou a dalšími faktory. U pěvců (*Passeriformes*) mláďata doširoka rozevírají zobáky a rodiče jim vkládají potravu často až do hltanu. Mláďata tučňáků (*Sphenisciformes*), pelikánů (*Pelecanidae*), terejů (*Sulidae*), kormoránů (*Phalacrocoracidae*), volavek (*Ardeidae*) a holubů (*Columbidae*) si berou potravu z volete rodičů tak, že vsunují zobák a někdy i celou hlavu do zobáku dospělců. Dospělci albatrosů (*Diomedidae*) a kolpíků (*Platalea ssp.*) předávají potomkům potravu do zobáku tak, že se zobáky kříží napříč a potravu jim rodiče vsunují do jícnu pomocí jazyka. U dravých ptáků (*Accipitriformes*, *Falconiformes*, *Strigiformes*) rodiče ulovenou kořist položí v hnízdě a naporcují na potřebně malé kousky a mláďata si je pak berou sama. Podobně čápi (*Ciconiidae*) vyprazdňují obsah volete do hnízda, odkud si pak mláďata potravu berou sama. Samice kolibříků (*Trochilidae*) používají zobák při krmení jako injekční stříkačku a vstříkují mláďatům nektar do jícnu (Veselovský 2001, Gaisler & Zima 2018).

Jedinečný způsob krmení používají plameňáci (*Phoenicopteriformes*), holubi (*Columbidae*) a tučňáci (*Sphenisciformes*). Tito ptáci krmí svá mláďata nejprve speciální hmotou/tekutinou, kterou rodiče produkují přímo za tímto účelem. Tato hmota se u jednotlivých skupin liší svým

složením. Krmící tekutina plameňáků obsahuje asi 8 % proteinů, 18 % lipidů, <1 % sacharidů a asi 1–2 % erythrocytů. Při krmení ji díky své výšce nechávají rodiče ve stoje se svěřeným krkem a hlavou stékat samospádem ze svého zobáku do zobáku mládřat. U holubů se hmota, kterou rodiče krmí mládřata, tvoří ve voleti. Má sýrovitou konzistenci a někdy se označuje jako tzv. holubí mléko. Obsahuje asi 23 % proteinů a 10 % lipidů. Jelikož mládřata holubů strkají hlavu do zobáku a hrdla rodičů, roste jim peří na této části těla až naposled, aby se od „mléka“ neznečistilo a neslepilo a nebyla tak ohrožena šance mládřat na přežití např. kvůli omezení pohybu. V případě tučňáků obsahuje krmící tekutina až 59 % proteinů, 29 % lipidů a 5,5 % sacharidů. (Veselovský 2001, Gaisler & Zima 2018)

Je zajímavé, že i u prekociálních ptáků se můžeme setkat s pomocí rodičů při krmení mládřat. Například labutě (*Cygnus spp.*) odtrhávají ode dna vodní rostliny, na které by malá mládřata nedosáhla. Samice zrohlačky rudozobé (*Netta rufina*) loví na dně potravu, kterou pak vynáší mládřatům na hladinu, aby jim ji zpřístupnily. Husovci (*Anseranes spp.*) mládřatům nabízejí potravu v zobáku k sezobnutí. Samice kurovitých ptáků zase pomáhají svým mládřatům s hrabáním. (Veselovský 2001, Gailser & Zima 2018)

### 1.3 Frekvence krmení u jednotlivých skupin ptáků

Je snadno představitelné, že jednotliví jedinci se navzájem liší ve frekvenci krmení. Zásadní rozdíly ale existují i mezi celými skupinami ptáků. Zjednodušeně lze říci, že s rostoucí průměrnou velikostí těla jednotlivých skupin ptáků se snižuje jejich frekvence krmení. Knižní literatura uvádí, že sýkory koňadry (*Parus major*) krmí své mladé asi 60krát za hodinu a sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) za stejnou dobu až 70krát. U tyrana (*Sayornis spp.*) musí rodiče vykonat téměř 9 000 návštěv s potravou během péče o potomstvo. Dospělci lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) uskuteční těchto návštěv přibližně 6200. To jsou příklady velmi malých ptáků. Středně velké druhy krmí průměrně 12krát za den. Sovy (*Strigiformes*) nosí kořist asi 10krát za noc. U velkých dravců je tato hodnota ještě menší, jen přibližně 4–5krát denně. Největší extrémy je možno nalézt u velkých mořských ptáků. Terejové (*Sulidae*) krmí jen dvakrát denně. Albatrosi dokonce pouze jednou za 3–5 dní, ale intervaly v extrémních případech mohou dosahovat i 18 dní. Mládřata pelagických trubkonosých (*Procellariiformes*) někdy hladovějí až 4 týdny. (Veselovský 2001)

## 1.4 Pěvci

Pěvci (*Passeriformes*) jsou pravděpodobně nejlépe prostudovanou skupinou ptáků. Jsou také typickým (možno říct i modelovým) příkladem altriciálních ptáků. U pěvců (*Passeriformes*) se na krmení mlád'at podílejí nejčastěji oba rodiče. V případě, že jeden z rodičů chybí, bývá i jeden rodič schopný postarat se o mlád'ata. Relativní zapojení do krmení nemusí být pro obě pohlaví rodičů stejné a liší se u různých druhů (Cockburn 2006). Pěvci krmí mlád'ata nejčastěji hmyzem (Barba *et al.* 1996, Davies 1997). Není výjimkou, že přinášejí na hnízdo více kusů potravy najednou, pokud je dostatečně malá. Například rorýsi strádají během letu ulovený hmyz v hrdelním vaku (Veselovský 2001).

## 1.5 Draví ptáci

Draví ptáci (*Accipitriformes*, *Falconiformes* a *Strigiformes*) jsou typickou výjimkou mezi ptáky co se týče chování rodičů při krmení mlád'at. Při péči o mlád'ata je pro ně typické, že zatímco samice sedí na hnízdě, inkubuje vejce a později mlád'ata a následně o ně na hnízdě pečuje, samec se stará o získávání potravy a tu pak přináší na hnízdo samici a mlád'atům. Jelikož kořist dravých ptáků bývá oproti mlád'atům velmi velká, úlohou samice je tuto kořist rozporcovat tak, aby ji byla mlád'ata schopná pozřít. Když jsou mlád'ata dostatečně vyspělá, opouští postupně hnízdo i samice, aby sháněla potravu. Nakonec může opustit hnízdo úplně a potomky se poté stará jen samec (Zárybnická & Vojar 2013, Beissinger & Snyder 1987, Eldegard & Sonnerud 2009). Při krmení tyto ptáci obvykle nosí jen jeden kus kořisti (Sonnerud 1992). U dravých ptáků to, že jeden z rodičů (samec) chytá kořist, zatímco druhý (samice) ji zpracovává a krmí mlád'ata, může být účinnou strategií maximalizující tempo, kterým se kořist dostává k mlád'atům (Sonnerud 1985).

## 2 Potrava

### 2.1 Preference různé potravy při krmení

Základní představou je, že rodiče se snaží poskytovat potomkům maximální množství potravy s maximální nutriční hodnotou. S měnícími se podmínkami musejí ovšem své chování přizpůsobit. Obecně platí, že čím větší je minimální velikost hledané kořisti, tím delší je doba potřebná k nalezení takové nebo větší kořisti (Lessells & Stephens 1983). To platí, přestože je větší kořist lépe vidět. Je tomu tak proto, že větší kořist je v prostředí zpravidla méně hojná než ta drobná, a tedy je těžší ji nalézt. V období zvýšené potřeby nebo v prostředí méně bohatém na kořist se předpokládá snížení selektivity při shánění potravy ze strany rodičů. Rodiče by tedy měli být při shánění potravy méně vybíraví. Kvalita přinášené potravy na hnízdo by tedy teoreticky měla být nižší a přinášená potrava by měla obsahovat větší počet snadno ulovitelných/nalezitelných kusů potravy ovšem s pravděpodobně nižší nutriční hodnotou (Grieco 2002, Wright *et al.* 1998). Ve studii, kterou provedli Gruebler *et al.* (2018), byla zjištěna jiná strategie rodičů. Dospělci sýčka obecného (*Athene noctua*) obývající chudší prostředí nosili do hnízda větší kusy kořisti méně hojné na daném území. Zároveň Schwagmeyer & Mock (2008) ukázali, že s narůstající velikostí kořisti klesá celkový počet kořisti přinášené na hnízdo. Autoři také tvrdí, že pro přežití mlád'at má větší význam počet největších kusů kořisti než celkový počet kusů kořisti.

Uvádí se, že při výchově mlád'at, musí pro své potomky dospělec přinést průměrně třikrát tolik potravy, než kolik jí sám spotřebuje (Veselovský 2001). Přesto množství potravy (počet kusů, objem i hmotnost) nemusí být při krmení mlád'at rozhodujícím faktorem. Potrava s nejvyšší energetickou hodnotou nemusí být nutně ta s nejlepším složením nutričních složek (Krebs & Avery 1984). Stejně tak největší nebo nejtěžší potrava, nemusí být nejvýživnější. Například pokud jsou mlád'ata krmena žížalami, přijímají společně s výživnou žížalí biomasou také zcela nevhodnou anorganickou hmotu, která je obsažena v trávicím traktu žížal (Wright *et al.* 1998). Navíc příprava velké kořisti, aby byla vhodná pro mlád'ata, může znamenat energetickou a časovou ztrátu, která se může později negativně projevit (Davies 1977, Barba *et al.* 1996). Přesto ve většině případů platí, že větší kořist je pro mlád'ata výhodnější (Schwagmeyer & Mock 2008).

## 2.2 Příprava kořisti pro mláďata

Při krmení mláďat rodiče někdy upravují kořist (Davies 1977, Ponz *et al.* 1999, Sonerud *et al.* 2014). Důvodem může být snaha o zvýšení nutriční hodnoty potravy odstraněním nestravitelných částí, usnadnění spolknutí potravy naporcováním kořisti na menší části nebo odstraněním tělních přívěsků kořisti, jako jsou tykadla a nožičky (Barba *et al.* 1996). Příkladem ptáků, kteří kořist porcují, jsou např. draví ptáci (*Falconiformes*, *Accipitriformes*, *Strigiformes*). Někdy rodiče také odstraňují nestravitelné nebo dokonce nebezpečné části potravy. Například dospělci lejska šedého (*Muscicapa striata*) odstraňují žihadla vos a čmeláků tím, že odstraní celou špičku jejich abdomenu odřením o podklad. Je zajímavé, že u těch druhů dvoukřídlých (*Diptera*), které mají stejné černo žluté zbarvení jako druhy s žihadly, ale žihadlo postrádají, lejscí konec abdomenu neodstraňují (Davies 1977). Dalším druhem, který upravuje kořist pro mláďata, je například straka obecná (*Pica pica*) (Ponz *et al.* 1999). Dospělci straky upravují zejména brouky a kobyly. A to odstraněním hlavy, utržením krovek, utržením zadních nohou (kobyly a sarančata) nebo jen jednoduchým klovnutím (ostatní kořist). Održení hlavy má podle autorů kromě usmrcení kořisti i další účel. Polykaná kořist se může zakousnout v ústní dutině či hrdle mláděte. I již mrtvá kořist potom může omezit schopnost mláděte přijímat další potravu nebo schopnost dýchání. To neplatí pouze pro mláďata straky, ale pravděpodobně pro všechna mláďata, která jsou krmena podobnou potravou (vlastní pozorování na mláďatech lejska bělokrkého). V konečném důsledku tak hrozí až smrt mláděte. Míra přípravy kořisti u straky se zvětšovala s velikostí kořisti. To je v souladu s očekáváním, jelikož větší kořist mívá obvykle delší tělní přívěsky a končetiny, tvrdší krovky a pro malá mláďata je celkově obtížnější ji spolknout. Kořist byla také více upravována s rostoucím rozdílem mezi velikostí snůšky a počtem vylíhnutých mláďat. Při menším počtu potomků mají rodiče více času kořist upravovat. Naopak s postupující sezónou míra přípravy kořisti klesala. I toto bylo očekávatelné, jelikož větší mláďata jsou schopna pozřít i méně upravenou kořist. Navíc starší mláďata potřebují více potravy a rodiče tedy tráví více času jejím sháněním a nemají tolik času ji upravovat (Ponz *et al.* 1999). Barba *et al.* (1996) pozorovali podobnou situaci u sýkory koňadry. Dospělci připravovali kořist důsledněji s její rostoucí velikostí. Míra úpravy kořisti pak klesala s rostoucím věkem, a tudíž velikostí mláďat, s rostoucím počtem vylíhnutých mláďat a s postupující sezónou.

Sonerud *et al.* (2014) uvádí, že u dravých ptáků při krmení mláďat rostl čas potřebný ke zpracování kořisti s rostoucími rozměry kořisti, a to jak v případě, že mláďata krmila samice, tak v případě, že se mláďata krmila sama. Navíc doba potřebná ke zpracování ulovených ptáků byla delší než u kořisti tvořené savci. Vztaheno k velikosti potravy, ptáci byly náročnější na pozření než savci, v případě, že se mláďata krmila sama. Z uvedeného vyplývá, že chování

samice by mělo být závislé na velikosti a typu potravy, jelikož na tomto závisí čas potřebný ke krmení mláďat. (Slagsvold & Sonerud 2007).

Z výše uvedených studií vyplývá, že při přípravě kořisti dospělci je pravděpodobně rozhodující trade-off mezi energetickým ziskem mláďat a energetickou ztrátou rodičů. Pokud rodič stráví příliš mnoho času přípravou kořisti, nemůže se tolik věnovat jejímu získávání a v důsledku toho mohou mláďata více hladovět. Naopak pokud by rodiče kořist nijak neupravovali, mohlo by se stát, že se mláďata zraní nebo že potrava bude obsahovat tolik nestravitelných částí, že její celková výživová hodnota bude nedostatečná. Rovněž s vyšším věkem mláďat význam zpracování kořisti klesá.

## 3 Faktory ovlivňující intenzitu/frekvenci krmení

### 3.1 Znaky mládřat

#### Pohlaví:

V žádné z citovaných prací jsem nenarazil na informaci, že by existovala závislost mezi pohlavím mládřat a donášenou potravou. Domnívám se, že určité rozdíly by mohly existovat v případě ptáků s výrazným pohlavním dimorfismem v pozdním období vývinu mládřat. Větší pohlaví by mohlo být úspěšnější při kompetici. Rodiče by případně mohli mít vžitě, že větší pohlaví potřebuje více potravy, a tak by ho krmili více.

#### Věk:

S narůstajícím věkem, a tudíž i velikostí a potřebami mládřat, lze očekávat zvyšování množství potravy, kterou jim rodiče poskytují. Tento předpoklad je potvrzený mnoha studiemi (např. Krist 2009, Grieco 2002, Bowers *et al.* 2014). Grieco (2002) ukázal, že frekvence krmení přirozenou potravou u sýkor modřinek signifikantně vzrostla s postupujícím věkem mládřat v obou letech trvání studie. V případě, že rodiče pro krmení využívali uměle poskytnutou potravu (larvy hmyzu), poskytovali tuto častěji starším mládřatům než mladším.

S rostoucím věkem mládřat na hnízdě roste zejména u pěvců a jiných drobnějších ptáků důležitost velkých kusů kořisti, které rodiče přinášejí. Starší mládřata jednak potřebují více potravy a také jsou schopna větší kořist spolknout. Např. Gruebler *et al.* (2018) zjistili u sýčka obecného významný nárůst velikosti kořisti přinášené na hnízdo od druhé poloviny hnízdění. V první polovině hnízdění tvořil přinášenou potravu až z 80 % hmyz. Později se objevovala větší kořist, zejména obratlovci, kobyly, sarančata a žížaly. Frekvence krmení se s rostoucím věkem mládřat snižovala. Pravděpodobně proto, že větší kořist byla nutričně bohatší a stačilo tedy přinášet méně kusů. To se shoduje se závěry, ke kterým došli Schwagmeyer & Mock (2008).

Ve studii, kterou provedli Bowers *et al.* (2014), samice střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*) krmily starší mládřata častěji než mladší mládřata. Velikost této změny byla srovnatelná v případě uměle zvýšeného i sníženého počtu mládřat na hnízdě. Oproti tomu samci krmili s různou frekvencí s měnícím se počtem mládřat v hnízdě i s jejich měnícím se stářím. Jejich frekvence krmení vztažená na jedno mládě rostla s postupující sezónou u zvětšeného počtu mládřat, ale klesala při sníženém počtu mládřat. U samic byla frekvence krmení vztažená na jednoho potomka víceméně konstantní. Ve studii na dravých ptácích u 8 z 9 sledovaných

druhů mláďata prokazatelně s rostoucím věkem stále častěji konzumovala potravu sama, než aby se nechala krmit matkou. Věk, od kterého mláďata přijímala sama >50 % potravy byl od 12 dní u káně lesní (*Buteo buteo*) až po 40 dní u orla skalního (*Aquila chrysaetos*) a sovy rodu *Glaucidium* (Sonerud *et al.* 2014). Je vidět, že rostoucím věkem mláďat je rodiče krmí více a to nejčastěji navyšováním frekvence krmení, přinášením větších kusů kořisti případně kombinací obojího.

#### Počet:

Společným zjištěním většiny studií je, že frekvence krmení se s narůstající velikostí snůšky a počtem mláďat (většinou) lineárně zvyšuje (Gibb 1955, Royama 1966, García-Navas & Sanz, 2012, Krist 2009 Gruebler *et al.* (2018)). Je očekávatelné, že pokud mají rodiče pokrýt zvýšené potřeby potomků narůstající s velikostí snůšky a počtem mláďat, musejí vynaložit zvýšenou péči. Ovšem od určité hranice velikosti snůšky již rodiče nemusejí být ochotni navyšovat svou investici (Nur 1984, Wright & Cuthill 1990). Rodiče by se měli snažit najít optimální řešení trade-off mezi zvýšením péče o potomky a zhoršením své vlastní fitness způsobeným zvýšeným výdejem energie. Předpokládaným a pozorovaným důsledkem je, že s narůstajícím počtem mláďat se i přes zvýšenou celkovou frekvenci krmení snižuje frekvence krmení jednotlivých potomků (Nur 1984, García-Navas & Sanz 2012). To ukazuje, že i přes zvýšenou snahu, nejsou rodiče schopni plně pokrýt zvýšené nároky spojené s větším počtem potomků. Ke stejnému zjištění dospěl i Bowers *et al.* (2014).

V experimentech manipulujících počet mláďat na hnízdě u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) García-Navas & Sanz (2010) ukázali, že dospělci jsou schopni ze dne na den přizpůsobit frekvenci krmení měnícímu se počtu potomků v hnízdě. Toto se ovšem děje na úkor ostatních aktivit, např. selektivity ve sběru kořisti, tj. při zvýšeném počtu mláďat rodiče přinášeli sice více kořisti, ovšem nebyli již tak selektivní a celková kvalita kořisti klesla (méně jindy preferovaných housenek a více ostatního hmyzu).

#### Kondice:

Existují dvě možnosti, jak se může rodič rozhodnout krmit v případě, že mláďata na hnízdě mají různou kondici. Může buď krmit více ta mláďata, která jsou v horší kondici (tj. více vyhladovělá, menší, lehčí) tak, aby vyrovnal jejich nedostatky. Nebo může krmit větší a silnější potomky, protože ti už ze základu mají větší šanci na přežití. Vezmeme-li v úvahu, že hlavním faktorem, podle kterého se rodič při krmení mláďat orientuje, je žadonění, pak dojdeme k závěru, že rodiče budou krmit spíše hladová mláďata, protože tato budou více žadonit a upoutávat tak na sebe víc pozornosti. Na druhou stranu si však větší a silnější mláďata mohou v kompetici se sourozenci vydobýt lepší pozici při krmení a dostat tak více potravy.



Dickens & Hartley (2007) zjistili, že dospělci sýkory modřinky při krmení mlád'at skutečně krmí intenzivněji více vyhladovělá mlád'ata. Pokud ovšem byla všechna mlád'ata ve hnízdě vyhladovělá stejně (experiment), a tedy všechna intenzivně žadonila, dostala potravu častěji větší mlád'ata. Důvodem je zřejmě vyšší úspěšnost větších mlád'at v kompetici se sourozenci a schopnost probojovat se blíže ke krmícím dospělcům. Gottlander (1987) uvádí, že v případě „normálního stavu“ se pravděpodobnost, že mládě dostane potravu nijak nemění v závislosti na tom, kdy dostalo potravu naposledy. Při experimentálním vyhladovění měla však vyhladovělá mlád'ata lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) větší pravděpodobnost, že dostanou potravu dvakrát za sebou. Gottlander (1987) také ukazuje tendenci, že lehčí mlád'ata dostávala od samic krmení častěji než těžší mlád'ata.

### Žadonění a signalizace:

Pokud má mládě dostat od rodičů potravu, musí být schopno dát jim tuto svou potřebu nějak najevo. Základním signálem pro rodiče, že mají nakrmit svá mlád'ata, jsou pestře (nejčastěji žlutě až červeně) zbarvené vnitřky a koutky zobáků mlád'at. U snovačů (*Ploceidae*) a astrildů (*Estrildidae*) je signální účinek koutků ještě zesílen papilami odrážejícími světlo. Mlád'ata amady Gouldové (*Erythrura gouldiae*) mají dokonce v ústní dutině bakterie, díky nimž jim části vnitřku zobáku světélkují. (Veselovský 2001). Podle Gottlander (1987) však nemá na krmení vliv pořadí, ve kterém mlád'ata po přiletu rodičů na hnízdo začínají otevírat zobáky.

Kromě otevírání zobáků s barevnými vnitřky mohou také mlád'ata využívat pro signalizaci svých potřeb hlasové projevy (Kölliker *et al.* 1998, Bengtsson & Rydén 1981, Kilner & Johnstone 1997). Je to, společně s pozicí mlád'at v hnízdě, základní vodítko, kterým se řídí rodiče při distribuci a alokaci potravy mezi mlád'aty (např. Rydén & Bengtsson 1980, Bengtsson & Rydén 1981 a 1983, Dickens & Hartley 2007). Vztah mezi intenzitou žadonění a stavem mlád'at, tj. hladovější mlád'ata žadoní více a intenzivněji než mlád'ata méně hladová, je dobře zdokumentovaný u mnoha řádů ptáků, např. pěvci (*Passeriformes*) (Gottlander 1987, Leonard & Horn 1998), sovy (*Strigiformes*) (Hofstetter & Ritchison 1998), trubkonosí (*Procellariiformes*) (Hamer *et al.* 2006), měkkozobí (*Columbiformes*) (Mondloch, 1995), dravci (*Accipitriformes*) (Watson & Ritchison 2018). Žadonění mlád'at nejen zvyšuje šanci, že konkrétní mládě dostane po přiletu rodiče na hnízdo potravu, ale rovněž má za následek celkové zvýšení rodičovské aktivity (Bengtsson & Rydén 1983). U některých skupin ptáků (např. u dravců), nesdělují své potřeby mlád'ata žadoněním oběma rodičům. U dravců je v době nejvyšších potřeb mlád'at samice téměř neustále přítomna na hnízdě. Mlád'ata tak signalizují potřeby samici a ta zprostředkovává informaci samci (Redpath *et al.* 2017).

Obecně platí, že více žadonící mlád'ata dostávají od rodičů více potravy (Gottlander 1987, Leonard & Horn 1998). Účinek žadonění však může být ovlivněn dalšími vlivy. Podle

Gottlander (1987) a Dickens & Hartley (2007) se účinek žadonění snižuje s rostoucí vzdáleností mláďat od rodičů. Může nastat i případ, kdy je možnost rodičů odpovědět na žadonění mláďat navýšením frekvence krmení limitována prostředím. V případě, že v dané oblasti není dostatek potravy, nemůžou rodiče navýšit frekvenci krmení (Bengtsson & Rydén, 1983). Například Masman *et al.* (1988) ukázali, že samci poštolek obecných (*Falco tinnunculus*) při zvýšeném žadonění mláďat nezvýšili množství kořisti přinášené na hnízdo. Podle slov autorů poštolky většinu času nedělaly „nic užitečného“. Při zvýšeném žadonění tedy samci prodloužili dobu strávenou lovem. To je pravděpodobně způsobeno tím, že poštolky se v této studii zaměřovali převážně jen na jeden typ kořisti, a to na hraboše polní (*Microtus arvalis*). Hraboši tvořili až 92 % ulovené kořisti. Jelikož však hrabošů v dané oblasti nebylo dostatek, frekvence krmení se nemohla zvýšit. Druhy méně specializované jsou proti takovému jevu nejspíš odolnější, protože když je jednoho druhu potravy nedostatek, můžou jej nahradit jiným (Watson & Ritchinson 2018). Například motáci černí (*Circus maurus*) v době nedostupnosti své primární kořisti, tj. drobných savců, přecházeli na lov ptáků a plazů (Garcia-Heras 2017).

Žadonění nemusí zřejmě sloužit pouze v komunikaci mláďat s rodiči, ale i ke komunikaci mezi mláďaty na hnízdě navzájem. Například ve studii od Romano *et al.* (2013) mláďata vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*), která žadonila ve zvýšené míře v době, kdy rodiče nebyli přítomni u hnízda, žadonila více i ve chvíli, kdy se rodiče na hnízdo vrátili. Naopak mláďata, která v nepřítomnosti rodičů nežadonila nebo žadonila méně, žadonila méně i v následné přítomnosti rodičů. To by mohlo znamenat, že hladovější mláďata dávala v nepřítomnosti rodičů svým sourozencům najevo svůj stav, a ti tak po návratu rodičů žadonili méně, aby jejich hladoví sourozenci dostali potravu nejdříve. Po experimentálním vyhladovění mláďat nemělo žadonění v nepřítomnosti rodičů žádný efekt na chování sourozenců. Všechna mláďata byla vyhladovělá, a tak v přítomnosti rodičů žadonila velmi výrazně.

Existují také důkazy naznačující, že mláďata mohou přizpůsobovat žadonění a učit se za pochodu žadonit víc, než by odpovídalo jejich reálnému stavu. Kedar *et al.* (2000) toto chování pozorovali u mláďat vrabce domácího (*Passer domesticus*). Pokud jsou mláďata schopna předstírat vyšší potřebu, klade toto chování vysoké nároky na schopnost rodičů toto falešné žadonění odlišit. Celková myšlenka, že se mláďata žadonění učí během svého setrvávání v hnízdě, je velmi zajímavá. Mohlo by se například stát, že by slabé mládě z důvodu kompetice dostávalo potravu velmi málo často, přestože by žadonilo. Tudíž by se nikdy nenaučilo, že větší žadonění znamená více krmení. Opět je tedy na rodičích, aby toto nějak kompenzovali. Avšak mechanismus, kterým by k rozpoznání falešného žadonění docházelo, není známý (Kedar *et al.* 2000).

Kromě přínosu pro mláďata v podobě zvýšené péče rodičů může mít žadonění i negativní důsledek, a to hlavně přilákání predátorů (Moreno-Rueda 2007, McDonald *et al.* 2009, Haff & Magrath 2011). Zvýšené riziko predace při zvýšeném žadonění je důvod, proč je žadonění považováno za pravdivě vypovídající o stavu mláďat (Godfray 1995, Kilner & Johnstone 1997). U ptáků hnízdících v místech se sníženým rizikem predace, např. v norách či dutinách, může být tento trade-off mezi žadoněním a zvýšenou predací menší (Budden & Wright 2001). Rovněž příliš intenzivní žadonění bez reakce ze strany rodičů může vést k zbytečnému výdeji energie a tím až k úmrtí mláděte (Martín-Gálvez *et al.* 2012; Moreno-Rueda & Redondo, 2012). Muller & Smith (1978) ukázali, že u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) se intenzita žadonění mláďat zvýší, pokud je mláďatům pouštěna zvuková nahrávka žadonění. Nabízí se tedy otázka, zda má na intenzitu žadonění jednotlivých mláďat v hníždě vliv žadonění jejich sourozenců. Cotton *et al.* (1996) ukázali, že u špačků obecných (*Sturnus vulgaris*), tomu tak není a že intenzita žadonění mláďat věrně ukazuje jejich individuální potřeby a žadonění není příliš ovlivněno chováním ostatních mláďat v hníždě. Podobně Kölliker *et al.* (1998) u sýkory koňadry zjistili, že hladovější mláďata žadoní intenzivněji. Navíc hladovější mláďata se při krmení přesunovala blíže krmícímu rodiči, a naopak nasycená mláďata ustupovala.

#### Pozice v hníždě:

Nejjednodušší představou je ta, že rodiče krmí mláďata, která jsou jim v hníždě nejbližší (Dickens & Hartley 2007, Gottlander 1987). Rovněž ve studii, kterou provedli Dickens & Hartley (2007), dospělci sýkory modřinky krmili nejčastěji mláďata jim nejbližší. Je zjevné, že při krmení dochází ke konfliktu pozice mláděte na hníždě a intenzity jeho žadonění ve vlivu na intenzitu krmení. Dickens & Hartley (2007) dále uvádějí, že pokud bylo mládě při krmení příliš vzdálené od krmícího rodiče, vliv žadonění klesal na významu. Tudíž v případě dvou stejně intenzivně žadonicích mláďat dostane potravu to bližší ke krmícímu dospělci. Stejně závěry uvádí i Gottlander (1987). Porkert & Špínka (2004) uvádí, že mláďata rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) dostávají při krmení více potravy jsou-li v přední části hnízda krmena samci. Zajímavým fenoménem je krmení ledňáčeků (*Alcedo* spp). Zde se po každém krmení mláďata v hníždě posunou ve směru hodinových ručiček. Tím je zajištěno, že se při krmení postupně dostane na každé mládě (Veselovský 2001).

#### Kompetice:

Jednotlivá mláďata na hníždě při každém krmení soupeří o pozornost rodičů. Z předchozích dvou oddílů vyplývá, že je pro mláďata klíčové, aby se snažila dostat při krmení co nejbližší krmícího rodiče a zároveň, aby žadonila co nejintenzivněji. Pokud mládě, které žadoní nejvíce a je nejbližší rodičů, dostane nejvíc potravy, je logické, že se všechna mláďata budou snažit dosáhnout tohoto výsledku. Největší úspěch při této soutěži by logicky měla mít největší

a nejsilnější mlád'ata. Tudíž čím vyšší bude váhový a velikostní rozdíl mezi mlád'aty v hnízdě, tím obtížnější bude pro nejlehčí, respektive nejmenší mlád'ata získat si pro sebe potravu během krmení.

U některých ptačích druhů je menší váha, pomalejší růst a zvýšená úmrtnost nejmenších mlád'at v hnízdě spojována se sourozeneckou kompeticí o pozornost rodičů (např. drozdec skvrnitoprský (*Taxostoma curvirostre*) - Ricklefs 1965, sýkora koňadra - Perrins & Moss 1975). Jsou známy i případy, kdy při velkém rozdílu ve velikosti mlád'at docházelo i k přímé agresí někdy ústící až v zabití sourozenců (např. Procter 1975, Braun & Hunt 1983, Mock 1985). Proto při nedostatku potravy při vývoji mlád'at bývá upřednostňován vývoj a růst strukturních orgánů na úkor např. růstu trávicího ústrojí či termoregulace (Killpack & Karasov 2012). Gottlander (1987) uvádí, že mlád'ata s vyšší hmotností jsou úspěšnější v získávání potravy od rodičů. Po experimentálním vyhladovění byl tento jev ještě výraznější. Těžší mlád'ata se dostávala blíže rodičů, tudíž měla lepší příležitost být krmena.

Nutno podotknout, že vliv kompetice mezi mlád'aty je usměrňován chováním rodičů. Někteří rodiče mohou při krmení dospět k jistému kompromisnímu chování, např. krmit nejbližší mlád'ata ale frekvenci krmení přizpůsobit průměrné úrovni hladovění (tj. žadonění) celého hnízda, a ne nejhladovějšímu mláděti (Bengtsson & Rydén 1983).

## 3.2 Znaky rodičů

### Pohlaví:

U většiny skupin altriciálních ptáků se na péči o mlád'ata podílejí oba rodiče (např. *Passeriformes*, *Columbiformes*, *Ciconiiformes*, *Charadriiformes*). Nejčastějším stavem je, že z počátku hnízdění samice inkubuje vejce a mlád'ata. S ubývajícím nutností inkubace se samice stále častěji přidává k samci při shánění potravy, a nakonec shánějí potravu oba rodiče. V takovém případě nemívají rodiče většinu času striktně rozdělené role v péči o potomstvo a jeden rodič bývá schopen nahradit nedostatečně krmení ze strany toho druhého svou vlastní zvýšenou aktivitou. Někdy až do takové míry, že je schopen vyvést mlád'ata sám i v případě, že druhý rodič z nějakého důvodu chybí (např. Marques 2004, Wiebe 2010).

U některých skupin ptáků, zejména u *Falconiiformes*, *Accipitriiformes* a *Strigiformes*, se obě pohlaví v péči o potomstvo výrazně liší. Zatímco samice setrvává na hnízdě, inkubuje a později krmí potomky, samec obstarává potravu a nosí ji samici (Zárybnická & Vojar 2013). Existuje názor, že u ptáků s oddělenými rolami rodičů samice v případě zmizení samce

v brzké době hnízdění opustí snůšku, místo aby se ztrátu samce snažila kompenzovat (Newton *et al.* 1983). Existují však i pozorování, která nasvědčují představě, že samice těchto ptáků jsou schopny částečně kompenzovat nepřítomnost samce (Bowman & Bird 1987). Tuto možnost testovali i Zárybnická & Vojar (2013) u sýce rousného (*Aegolius funereus*). Jejich studie ukázala, že ačkoliv se samice tohoto druhu snaží kompenzovat nepřítomnost partnera během raného období hnízdění, tato snaha bývá neúspěšná. Samice na hnízdech, kde nebyl přítomný samec nebo kde samec přinášel jen minimum potravy, se vracely s potravou častěji než samice hnízdící společně se samcem. Ukázalo se však, že tato snaha nestačí, neboť hnízda osamocených samic byla neúspěšná. Na hnízdech, kde samci poskytovali dostatečné množství potravy, samice začaly opouštět hnízdo a shánět potravu až poté, co bylo nejstarší mládě staré 18 a více dní. V případě, že samec nepřinášel potřebné množství potravy, opouštěly samice hnízdo i o deset dní dříve, tedy v době, kdy mláďata potřebovala jednak potravu a jednak zahřívát. Důsledkem toho všechna takováto hnízdění skončila neúspěšně. Zárybnická & Vojar (2013) navrhuje, že hnízda, kde samci nenosili dostatečné množství potravy, mohou být hnízda z jejich druhého hnízdění. Korpimäki (1991) ve své studii dochází k obdobným závěrům. Tato studie ukazuje, že polygynní samci sýce rousného musejí často zastávat krmení na více hnízdech současně. Jejich sekundární, ba dokonce terciární, hnízda měla z toho důvodu velmi znatelně nižší úspěšnost.

Investice rodičů do potomků se může lišit, a tak i jejich reakce na žadonění mláďat může být rozdílná. Pokud se rodiče liší v pravidlech při rozdělování potravy na hnízdě, může toto chování fungovat jako kompenzace snahy nejsilnějších mláďat uzmout si všechnu potravu pro sebe (Kölliker *et al.* 1998). Například Ottosson *et al.* (1997) ukázali, že u lejska černohlavého vykazují samci větší ochotu zvýšit frekvenci krmení při zvýšeném žadonění mláďat než samice. Naopak u vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) nebyl zjištěn rozdíl v reakci samců a samic na rozdílnou intenzitu žadonění mláďat (Leonard & Horn 1998 2001). Stejně tak Watson & Ritchison (2018) u poštolek pestrých (*Falco sparverius*) ukázali, že obě pohlaví rodičů reagovala na žadonění mláďat stejně, tj. na intenzivní žadonění odpovídala zvýšenou aktivitou a zvýšenou frekvencí krmení.

Dickens & Hartley (2007) pozorovali, že samci sýkor modřinek nekrmili mláďata rozdílně podle jejich velikosti. Naopak samice při krmení upřednostňovaly nejmenší mláďata. To podle autorů může být způsob, kterým se samice snaží zajistit, aby kompetice mezi sourozenci nezpůsobila, že nejmenší mláďata nedostanou potravu. Porkert & Špinko (2004) zase zjistili, že samci rehka zahradního při krmení krmí častěji mláďata v přední části hnízda. Samice zase po krmení mláďat setrvaly na hnízdě déle než samci. Jinak se chování obou pohlaví při krmení významně nelišilo. Rovněž i samci vlaštovek stromových upřednostňují při krmení nejbližší mláďata (Whittingham *et al.* 2003).

García-Navas & Sanz (2012) u sýkor modřinek v centrálním Španělsku zjistili, že samci krmili mláďata častěji než samice. U sýkor v této studii se samci a samice lišili rovněž v krmení mláďat během dne. Samci byli nejaktivnější hned po rozednění, následně jejich aktivita klesala až do poledne, kdy zůstala téměř konstantní až do večera. Aktivita samic byla také nejvyšší během brzkého rána, na rozdíl od samců však klesala postupně během celého dne. Největší rozdíl mezi oběma pohlavími byl mezi 7:00 a 9:00 ráno. Samice začínaly s krmením mláďat v průměru dříve (samice průměrně 6:57, samci průměrně 7:04) a končily později než samci (samice průměrně 21:24, samci průměrně 21:04). Je v rozporu s očekáváním (Trivers 1972) fakt, že samice krmily méně než samci (pouze 42 % celkového krmení v páru). Trivers (1972) upřednostňuje myšlenku, že samice tím, že snášejí vejce a následně inkubují, jsou více zavázány k tomu, aby mláďata přežila. Jinak by tato jejich velká počáteční investice vyšla negativně. Vysvětlením neshody s očekáváním by mohl být konflikt mezi rodiči a jejich snaha, převést většinu práce s péčí o potomky na toho druhého (García-Navas & Sanz 2012).

#### Věk:

Výsledky studie od García-Navas & Sanz (2012) naznačují, že mladší samice (1. rok hnízdění) krmí svá mláďata méně často než starší samice. Důvodem je nejspíš méně zkušeností, a tedy delší doba strávená při obstarávání potravy.

#### Kondice:

García-Navas & Sanz (2012) zjistili korelaci mezi váhou samic sýkory modřinky a frekvencí krmení. Těžší samice krmily svá mláďata s nižší frekvencí než lehčí samice. Není však jasné, zda lehčí samice krmily častěji, protože byly lehčí, nebo zda byly lehčí, protože krmily častěji. Nagy et al. (2007) testovali, zda je ztráta hmotnosti u samic během krmení mláďat negativním důsledkem zvýšeného stresu nebo jestli je naopak adaptací, která má snížit energetickou náročnost letu při intenzivním shánění potravy u lesňáček modrohřbetých (*Setophaga caerulea*). Dospěli k názoru, že se jedná o negativní důsledek zvýšeného stresu. García-Navas & Sanz (2012) se v případě sýkor modřinek přiklánějí také k tomuto vysvětlení. U délky tarsu reprezentující velikost samice sýkor modřinek autoři nezjistili žádnou korelaci s frekvencí krmení. U samců nebyl v této studii zjištěn žádný vztah mezi jejich hmotností, velikostí či věkem a frekvencí, s níž krmí mláďata.

#### Povaha a inteligence:

Rozšířená hypotéza syndromu životního tempa (pace-of-life syndrom hypothesis) předpokládá, že variance mezi jedinci v některých povahových rysech, např. agresivita, zvědavost nebo ochota riskovat, se vyvíjela společně s variancí v life-history strategiích (Biro & Stamps 2008, Réale et al. 2010). Mohly by tedy tyto povahové rysy nějak souviset

s krmením mlád'at rodiči? David *et al.* (2015) tuto teorii částečně potvrzují. Jejich studie na sýkorách koňadrách naznačuje, že výraznější povahové rysy jako odvaha, průbojnost, zvědavost znamenají lepší rodičovské dovednosti a vlastnosti. Wetzel (2017) ukazuje, že ačkoli u vrabců domácích nebyl vztah mezi schopností dospělců vyřešit hádanku jako takovou a frekvencí krmení, jedinci, kteří při řešení hádanek dosahovali kratšího času, krmili mlád'ata s vyšší frekvencí než pomalejší řešitelé.

### 3.3 Prostředí

#### Počasí:

Počasí má v živé přírodě vliv téměř na vše, aktivitu živočichů, včetně ptáků, nevyjímaje. Nabízí se tedy otázka, jaký vliv má počasí na krmení ptačích mlád'at. Dalo by se očekávat, že špatné počasí, tj. déšť, vítr a nízká teplota, bude mít negativní vliv na krmení, jelikož negativně ovlivní přímo rodiče např. zhoršením podmínek letu či zhoršením termoregulace (Tinbergen & Dietz 1994), anebo nepřímo ovlivní abundanci kořisti (např. v případě ptáků krmících hmyzem). Teoreticky by ale také při špatném počasí mohli rodiče krmít naopak více, aby kompenzovali negativní dopad počasí na mlád'ata.

Déšť má negativní vliv na krmení a tento negativní vliv je se silicím deštěm výraznější (Kluijver 1950). Radford *et al.* (2001) zaznamenali, že u sýkory koňadry při dešti klesá počet návštěv hnízda rodiči. V silném dešti byl tento pokles ještě větší. Pokles byl způsoben samicemi sýkor. Ty totiž během deště zvýšily svou přítomnost na hnízdě. Hlavním důvodem bylo především zahřívání mlád'at, která v počátku svého vývoje po vylíhnutí nejsou ještě schopná samostatné plné termoregulace a potřebují v tomto směru podporu matky. V chladnějším počasí, jako právě v dešti, je tato potřeba ještě zvýšená. To potvrzuje i fakt, že více zmíněné snížení příletů samic na hnízdo a jejich větší setrvávání na hnízdě v během deště bylo pozorováno pouze během prvních sedmi dní po vylíhnutí mlád'at, nikoli však v následujících dnech. Na rozdíl od samic samci během deště nijak významně nezměnili své chování, co se týče setrvávání na hnízdě nebo příletů. Nabízí se otázka, jestli ptáci nějak kompenzují nižší frekvenci krmení během deště, například přinášením větší potravy. Radford *et al.* (2001) žádnou signifikantní změnu velikosti potravy přinášené na hnízdo v době během deště a bez deště nepozorovali. V takovém případě, kdy snížený počet krmení za deště není ze strany rodičů ničím kompenzován, bude mít deštivé počasí téměř jistě vliv na váhu a velikost mlád'at a v důsledku tak i na jejich budoucí přežívání a fitness. Velmi významným je i vliv počasí na množství dostupné potravy.. Na tuto problematiku se zaměřuje největší část

studii vztahu počasí a ptačího chování (např. Bryant 1978, Alatalo & Lundberg 1989, Martins & Wright 1993). Ze zmíněných zdrojů vyplývá, že pokud déšť způsobí snížení abundance potravy pod určitou mez, důsledkem je snížení frekvence, množství nebo kvality potravy při krmení.

U sýkor modřinek v centrálním Španělsku korelovala intenzita krmení během sezóny s průměrnou a maximální ale ne s minimální teplotou během dne (García-Navas & Sanz 2012). Frekvence krmení klesala se vzrůstající teplotou. Význam vlivu teploty naznačuje i fakt, že frekvence krmení sýkor byla nejvyšší brzo ráno, kdy aktivita jejich kořisti není ještě tak vysoká jako později během dne, ale teplota prostředí je nižší. Tedy rodiče upřednostňovali aktivitu v chladnější době i přes to, že v té době mají méně dostupné kořisti. Rovněž Krist (2009) zaznamenal u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) pokles frekvence krmení se vzrůstající teplotou. Radford *et al.* (2001) zase ukazují, že při snížené teplotě tráví samice sýkor kořader více času na hnízdě. V tu chvíli se o krmení stará jen samec, čímž je krmení negativně ovlivněno. Z uvedených příkladů vyplývá, že dospělci mají jisté teplotní optimum, při kterém jsou nejvíce aktivní. Pokud je teplota příliš vysoká (García-Navas & Sanz 2012), upřednostní rodiče nižší teplotu i za cenu menší dostupnosti kořisti. Naopak při příliš nízké teplotě prostředí musely samice zahřívát mláďata a nemohly shánět potravu (Radford *et al.* 2001).

#### Denní doba:

U hmyzožravých ptáků má denní doba významný vliv na frekvenci krmení. Krmení lesňáček rezavokorunkatých (*Leiothlypis ruficapilla*) bylo nejintenzivnější ráno, v poledne je silný pokles a večer opětovný lehký nárůst (Knapton 1984). Krist (2009) zase u lejska bělokrkého zaznamenal nejvyšší intenzitu ráno a následný pokles během dne až do večera. Garcia-Heras *et al.* (2017) ukázali, že populace motáka černého se liší v tom, jaký vliv má denní doba na celkový počet kořisti přinášené na hnízdo. U populací žijících v pobřežních oblastech se množství kořisti nelišilo během rána a poledne a lehce kleslo večer. U populací žijících ve vnitrozemí však během poledne nastával významný pokles ve srovnání s ránem a večerem. Předpokládaným důvodem je změna teploty během dne a její vliv na abundanci kořisti. Motáci žijící ve vnitrozemí byli více specializovaní na lov drobných a proto, když vlivem teploty tato kořist není aktivní, snížila se i frekvence krmení. Zajímavá je situace v polárních oblastech, kde je během léta denní doba extrémně dlouhá. Např. sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*) díky trvalému světlu v létě krmí celých 24 hodin denně (Veselovský 2001).

#### Sezóna:

Během roku dochází v přírodě k velkým změnám. Je tedy nasnadě, že tyto změny se projeví i na krmení mláďat ptáků. Ať už na intenzitě krmení a množství přinášené potravy či na jejím



složení. Efekt postupující sezóny na krmení mlád'at bude patrně markantnější u druhů, u nichž rodiče pečují o svá mlád'ata dlouhou dobu, protože za tu dobu v prostředí dojde k větším změnám. García-Navas & Sanz (2012) ukázali, že sýkory modřinky zvyšovali čas věnovaný krmení mlád'at s postupující sezónou. V této studii se frekvence krmení zároveň lišila během jednotlivých let. Autoři si rozdíl v jednotlivých letech vysvětlují rozdílným počasím v daných rocích, a to nízkou frekvencí krmení během roku, kdy byla průměrná teplota během hnízdní sezóny nadprůměrně vysoká.

#### Prostředí/habitat:

Je známo, že vliv kvality prostředí, tj. především abundance vhodné potravy, má vliv na vývoj a prospívání mlád'at altriciálních ptáků. Tento vliv je však v nemalé míře ovlivněn chováním dospělců při krmení svých mlád'at (Tremblay *et al.* 2003, Byholm & Kekkonen 2008). Je potvrzeným předpokladem, že v chudších oblastech, tj. nižší abundance potravy, bude frekvence krmení nižší než v bohatších oblastech (např. Hakkarainen *et al.* 1997, Gruebler *et al.* 2018). To je nejspíš způsobeno tím, že v chudších oblastech rodiče stráví delší dobu hledáním kvalitnější kořisti, nemohou se tedy vracet na hnízdo tak často jako rodiče z oblastí na kořist bohatých, kteří se sháněním potravy nemají takové problémy.

Frekvence krmení u stejného druhu se může lišit podle prostředí, které jedinci tohoto druhu obývají, a to i ve stejné geografické oblasti. García-Navas & Sanz (2012) ukázali, že pro sýkory modřinky ve středním Španělsku platí, že páry obývající opadavé lesy krmí své potomky častěji než páry obývající jehličnaté lesy. Tento rozdíl je v souladu s výsledky podobných studií na Korsice (Blondel *et al.* 1991, Tremblay *et al.* 2005). Vyšší frekvence krmení v opadavém (dubovém) lese by podle autorů mohla být způsobena rozdíly v dostupné potravě mezi oběma druhy lesa. Podle autorů je opadavý les, co se týká množství dostupné potravy, bohatší a stálezelený les chudší. Podíl housenek přinesených na hnízdo byl podobný u obou prostředí, avšak množství velkých housenek bylo vyšší ve stálezeleném lese. Autoři neuvádí vysvětlení tohoto jevu. Domnívám se, že v bohatším opadavém lese rodiče nacházeli i jinou vysoce výživnou potravu, a proto nemuseli hledat tak velké housenky. Oproti tomu rodiče, kteří hledali potravu v chudším stálezeleném lese, měli omezenou volbu a byli donuceni hledat velké housenky. Na vzdory tomuto rozdílu ve skladbě potravy se však hnízdní úspěšnost mezi oběma typy lesa významně nelišila.

Gruebler *et al.* (2018) zjistili, že frekvence krmení u sýčka obecného byla v travnatých oblastech téměř dvakrát tak vysoká jako v zemědělských oblastech. Důvodem je nejspíš větší výskyt hmyzu v travnatých oblastech. V travnatých oblastech byla abundance obratlovců sloužících jako kořist sýčků nižší než v zemědělských oblastech. I přesto byl počet obratlovců přinesených na hnízdo srovnatelný mezi oběma skupinami. V obou oblastech tvořili

obratlovci asi 10 % z celkového počtu kusů kořisti přinášejících dospělci. Rozdíl byl ovšem v procentu, kterou kořist tvořená obratlovci představovala z celkové biomasy veškeré přinesené kořisti. V travnatých oblastech to bylo jen okolo 21 % zatímco v zemědělských oblastech až 37 %. Jako vysvětlení se nabízí větší velikost hmyzu v travnatých oblastech.

#### Dostupnost potravy:

Je logické, že intenzita krmení je přímo ovlivněna dostupností potravy na dané lokalitě (Garcia-Heras *et al.* 2017). Dostupnost potravy však nemusí být dána pouze její abundancí na daném území ale také přímou dostupností kořisti. Pokud například z důvodu vysoké denní teploty není kořist v určitou denní dobu aktivní, bude pro rodiče těžší kořist získat a zásobovat s ní potomky. Například u jihoafrického motáka černého je u populací žijících ve vnitrozemí s postupující sezónou (srpen-prosinec) a tedy oteplováním znatelně snížený počet ulovených drobných savců. Drobní savci jsou nahrazováni ptáky nebo plazi. Oproti tomu u populací tohoto druhu žijících na pobřeží se složení ulovené kořisti s postupující sezónou významně nemění (Garcia-Heras *et al.* 2017), To je podle autorů způsobeno vzrůstající teplotou během poledne ve vnitrozemských oblastech. Vyšší teplota má za následek nižší aktivitu drobných savců, a tedy i jejich nižší dostupnost pro motáky.

Ve svém experimentu, v němž uměle navýšil množství dostupné potravy (dávkami larev hmyzu), Grieco (2002) zjistil, že ačkoli dospělci sýkor modřinek mohli využít uměle poskytnutou potravu ke krmení mláďat, většinou tak nečinili. Krmení žrali sami a tím ušetřený čas, který by jinak museli věnovat shánění potravy pro sebe sama, využívali jinak. Když už rodiče poskytovali mláďatům tuto extra potravu, krmili jí častěji starší potomky než mladší. Uměle přidaná dávka potravy měla za následek navýšení celkové frekvence, v níž rodiče přinášeli potravu, ne však frekvence, v níž přinášeli přirozenou potravu. V porovnání s kontrolou, rodiče, jimž bylo poskytnuto žrádlo navíc, nosili na hnízdo stejné množství přirozené kořisti. Ovšem v jiném poměru velikosti kořisti a frekvenci příletů. Rodič uměle zásobování potravou nosili větší larvy přirozené kořisti ovšem méně často. Zdá se tedy, že konzumací uměle přidané potravy rodiče ušetřili čas potřebný pro své krmení a věnovali jej shánění lepší potravy pro svá mláďata. Autor podává i další vysvětlení. Přestože rodiče většinu uměle poskytnuté potravy zkonzumovali sami, určitý podíl přece jen poskytli mláďatům. Díky tomu mohla tato mláďata být více nasycená než v kontrolní skupině, tudíž méně žadonila. Rodiče tedy nebyli tolik stimulováni neustále přinášet nějakou potravu na hnízdo a měli čas najít větší a lepší kusy kořisti.

#### Paraziti v hnízdě:

Hnízdní ektoparazité odebírají energii a nezbytné živiny a tím zpomalují vývoj a v důsledku snižují fitness ptačích mláďat (Alexander 1981). Je zjevné, že jakýkoliv negativní efekt

způsobený parazity se ještě prohloubí při zhoršených ostatních podmínkách, například při nedostatku potravy (de Lope *et al.* 1993, Dufva & Allander 1996). Potřeby výživy a příjmu potravy u mláďat altriciálních ptáků zastávají rodiče krměním. Existuje tedy nějaký způsob, kterým rodiče kompenzují negativní působení parazitů na svá mláďata? Tímto tématem se zabývali například Bouslama *et al.* (2002) ve své studii na sýkorách modřinkách. Na hnízdech s experimentálně sníženým (vysokou teplotou) množstvím parazitů rodiče krmili v nižší míře než na kontrolních hnízdech s nezměněným počtem parazitů. To naznačuje, že se rodiče snažili kompenzovat negativní vliv parazitů zvýšeným krměním. Paraziti mohou mít ovšem i opačný, snižující efekt na intenzitu krmění (Møller *et al.* 1994). Vysvětlením může být snaha rodičů minimalizovat svou investici během hnízdění, kdy je hnízdo napadeno parazity, a tím zvýšit úspěch při dalším hnízdění.

## 4 Vliv krmení na kvalitu mlád'at

Hlavní vliv na vývoj mlád'at mají tři vlastnosti krmení, tj. druh potravy, velikost přinesené kořisti a frekvence krmení (Browning *et al.* 2012). Během vývoje altriciálních mlád'at může snadno dojít k dlouhodobému hladovění mlád'at. Důvodem může být například vliv prostředí, nedostatečné krmení ze strany rodičů či sourozenecká kompetice (Killpack & Karasov 2012). Rovněž změna počasí spojená s postupující sezónou může způsobit rozdíly v načasování nejvyšších potřeb mlád'at a období s nejvyšší abundancí a dostupností potravy v prostředí (Thomas *et al.* 2001). Nedostatek potravy v období, kdy je potřeba mlád'at nejvyšší, může mít silný dopad na jejich vývoj a budoucí přežívání. (Killpack & Karasov 2012). Některé studie (např. Emlen *et al.* 1991, Mock *et al.* 2009) ukazují, že mlád'ata, která dostávají nedostatečné množství potravy, mají snížený vývoj strukturních orgánů (kostra), což může vyústit ve sníženou schopnost kompetice v hnízdě a v konečném důsledku až ve snížené přežívání po opeření a vyvedení z hnízda. Podle Killpack & Karasov (2012) lze tedy očekávat, že při sníženém množství potravy bude upřednostňován vývoj strukturních orgánů (kostra) před vývojem ostatních tělních soustav.

### 4.1 Hmotnost

V práci od Bowers *et al.* (2014) byla mlád'ata střízlíka zahradního ovlivněna intenzitou krmení per-capita v rané době hnízdní sezóny. Jejich hmotnost v 11. den pozitivně korelovala s množstvím potravy per-capita na začátku ale ne v pozdějších dobách hnízdění. V experimentu od Killpack & Karasov (2012) je vidět, že od šestého dne stáří mlád'at (tj. třetí den experimentálního snížení množství potravy) je u skupiny se sníženými dávkami potravy patrné snížení hmotnosti (průměrně o 13 %) oproti kontrolní skupině během celé doby trvání experimentu. Hmotnost asimilačních orgánů (střevo, játra, slinivka, svalnatý žaludek) byla u mlád'at se sníženým množstvím potravy znatelně nižší než u kontroly, a to i po započítání rozdílů v celkové velikosti těla. Důvodem je pravděpodobně energetická náročnost těchto orgánů. Jejich velikost by tak měla být v rovnováze s množstvím energie obsaženým v přijímané potravě. Zároveň pokud mládě nepřijímá tolik potravy, nepotřebuje ani tak vyvinuté orgány, které ji zpracovávají. Předchozí studie (např. Lepczyk *et al.* 1998) ukázaly, že po obnovení normálních dávek potravy se hmotnost asimilačních orgánů vrací do normálu. Hmotnost svalů nohou a létacích svalů také vyšla u mlád'at s omezenou potravou nižší (svaly

nohou o 9 %, létací svaly 20,5 %) než u kontrolní skupiny, a to u všech věkových skupin mláďat (Killpack & Karasov 2012).

## 4.2 Velikost

Killpack & Karasov (2012) ve svém experimentu ukázali, že ačkoliv při snížených dávkách potravy mají mláďata nižší hmotnost, tak velikost strukturních orgánů, tj. kostry, jmenovitě délka tarsu, křídla a lebky, zůstává v takovém případě během trvání experimentu srovnatelná s kontrolní skupinou. Stejně tak konečná délka tarsu, křídla a lebky byla obdobná jako u kontroly. To, že růst strukturních orgánů byl stejný jako u kontrolní skupiny, je ve shodě s některými předchozími studiemi (např. Moe *et al.* 2004) ale v rozporu s jinými (Mock *et al.* 2009, Emlen *et al.* 1991). Zachování růstu kostry při nedostatku potravy umožňuje jedincům uspět v kompetici o potravu s ostatními mláďaty v hnízdě (Killpack & Karasov 2012).

## 4.3 Přežívání

Množství potravy per-capita v raném období má velký význam na přežívání mláďat, než se zcela opeří (Bowers *et al.* 2014). Stejný zdroj uvádí, že frekvence krmení v pozdním období mláďat na hnízdě už tak velký vliv na přežívání neměla. U sýkory koňadry je prokázáno, že zásobování potravou má přímý i nepřímý vliv na přežívání vyvedených mláďat (Drent & Daan 1980, Perrins & McCleery 1989).

## 4.4 Ostatní

Krmení má vliv i na ostatní znaky mláďat. Killpack & Karasov (2012) zjistili, že snížené množství potravy během vývoje mláďat mělo za následek snížení jejich tělní teploty. Jelikož největší rozdíl v tělní teplotě mezi skupinou s omezenou potravou a kontrolou byl zjištěný v období s nejrychlejším vývojem, je pravděpodobné, že energie využitá jindy k udržení tělní teploty je v případě nedostatku potravy využita k jiným, důležitějším, účelům. Strádání nedostatkem potravy mělo vliv také na biochemické pochody v těle mláďat. Souhrnná kapacita enzymů aminopeptidázy-N a maltázy byla signifikantně vyšší u kontrolní skupiny oproti potravně omezené skupině.

## 5 Konflikt

### 5.1 Mezi rodiči navzájem

Konflikt mezi rodiči nastává ve chvíli, kdy chování jednoho jedince v páru je v rozporu s evolučními zájmy a výhodami druhého jedince (Trivers 1972, Parker *et al.* 2002). V případě altriciálních ptáků s biparentální péčí můžeme u obou jedinců v páru očekávat, že budou „šidit“ rodičovské povinnosti a zahrnou jimi svého partnera. Předpokladem tohoto chování však je, aby ztráta, v podobě horší péče o mláďata, byla převážena zisky v jiné oblasti, zejména pak ve zvýšené šanci na přežití či ve zvýšené šanci rozmnožit se někde jinde u toho z rodičů, který své povinnosti „šidí“ (Parker *et al.* 2002). Teoreticky by konflikt mezi rodiči měl vždy vést ke snížení celkové péče, která se dostává mláďatům (McNamara *et al.* 2003). Podle autorů ale mohou nastat i případy, kdy v důsledku konfliktu mezi rodiči by pro mláďata bylo výhodnější, pokud by o ně pečoval pouze jeden rodič a ne oba.

Existuje několik modelů předpovídajících chování jedince v závislosti na chování jeho partnera. Prvním je tzv. sealed bid model (model uzavřené nabídky). Tento model popisuje nejjednodušší situaci. jedinec podle něj své chování nepřizpůsobuje chování partnera. Pokud tedy jeden z rodičů sníží svou aktivitu při krmení, ten druhý svou aktivitu nezmění. Bude udržovat stejnou míru aktivity. Toto chování bylo pozorováno např. u vrabce domácího (Schwagmeyer *et al.* 2002). V této studii samci ani samice nereagovali na sníženou frekvenci krmení partnera navýšením své vlastní.

Protikladem k sealed bid modelu je tzv. negotiation model (model vyjednávání). Tento model předpokládá, že rodiče při péči o potomky korigují svou aktivitu v závislosti na aktivitě partnera. (Johnson a Hinde 2006). Příkladem takového druhu je alkoun malý (*Alle alle*). Podle Wojczulanis-Jakubas *et al.* (2018) se rodiče alkounů chovají podle pravidel „negotiation modelu“. Alkouni podnikají za krmením dlouhé nebo krátké výpravy, Dlouhá výprava znamená lepší potravu, ale zase větší nebezpečí pro mládě, které v té době není hlídáno. (Wojczulanis-Jakubas *et al.* 2018) ukázali, že u alkounů se dlouhé a krátké výpravy překrývají, tedy když jeden rodič podniká dlouhou výpravu, ten druhý podniká krátkou. Tím je zajištěno pravidelné krmení a co možná nejvyšší bezpečnost potomků. Autoři zároveň zastávají myšlenku, že negotiation model by se mohl vyskytovat u ptáků, kteří mají dlouhodobé páry, tj. např. mořští a vodní pteci jako právě alkouni.

U ptáků s biparentální péčí o potomky tato péče zpravidla přináší méně zisku samcům, a to z důvodu možných mimopárových páření. Tím je totiž snížena teoretická míra příbuznosti

samce s mládřaty v opečovávaném hnízdě (Queller 1997, Matysioková & Remeš 2013). Pokud se u druhu vyskytuje mimopárové páření, pak mládřata z těchto páření budou v menší snůšce v průměru tvořit větší procento. Tedy průměrná příbuznost samce ke snůšce, o kterou se stará, bude u menší snůšky nižší. Bowers *et al.* (2014) tvrdí, že toto může být důvodem, aby samci věnovali malým snůškám méně péče (v přepočtu na jedno mládě) než těm velkým. V jejich studii samci střízlíka zahradního skutečně v případě uměle navýšeného počtu mládřat na hnízdě zvýšili frekvenci krmení vztahenou na jedno mládě a u hnízd se sníženým počtem mládřat tuto frekvenci naopak snížili. Oproti tomu samice frekvenci krmení nijak neměnily.

Může také nastat situace, že jeden z rodičů není při péči o potomky přítomen. Důvodem může být predace ale rovněž konflikt mezi partnery. V případě, že jeden z partnerů opustí hnízdo, je ten druhý vázán nutností se o mládřata postarat sám. Eldegard & Sonerud (2009) pozorovali dezerci u samic sýce rousného. Samice po ukončení inkubace opouštěly hnízdo v 70 % případech. Podle autorů důvodem nebyly přílišné energetické nároky na samici, ale naopak dobré podmínky, tj. dostatek dostupné potravy a dobrá kondice samce. V takovém případě měly samice jistotu, že se samec dokáže o potomstvo postarat, a tedy mohly hnízdo opustit. V důsledku dezerce navýšili samci frekvenci krmení. Po opuštění se samice mohly pokusit znovu zahnízdit s nějakým jiným samcem, neboť u tohoto druhu je hnízdní sezóna dlouhá a 20–25 % samců zůstává nespárováno. Naopak Zárybnická a Vojar (2013) ukázali, že v případě nedostatečného krmení nebo dokonce nepřítomnosti samců nejsou samice schopny se o mládřaty samy postarat. Zejména pokud samec opustí hnízdo v době inkubace mládřat. Samice pak musí svou aktivitu dělit mezi inkubaci a shánění potravy a ani jedno nemůže dostatečně zastat. Všechny pokusy samic o kompenzaci nepřítomnosti samců skončily v této studii hnízdním neúspěchem. Druhem, kde dochází k dezerci samců, je například vrabec španělský (*Passer hispaniolensis*). Pokud samci dezertují, děje se tak nejčastěji brzo během rozmnožovacího cyklu. Samice se pak o snůšku stará sama (Marques 2004). Důsledkem je průměrně menší velikost snůšky. Díky tomu je i samotná samice schopna udržet frekvenci krmení vztahenou na jedno mládě na srovnatelné úrovni, jako u hnízd s biparentální péčí.

V případě, že o mládřata pečuje jen jeden rodič, bývá frekvence krmení obvykle nižší než u dvou rodičů (Krist 2009). Ovšem i jeden rodič je zpravidla schopen kompenzovat nepřítomnost svého protějšku a zvyšuje frekvenci krmení, než jaká by byla, kdyby krmil v přítomnosti partnera. Avšak navýšení frekvence není schopné plně kompenzovat nepřítomnost partnera. Krist (2009) ukázal, že pokud se o potomky starají oba rodiče, mělo to na mládřata v hnízdě pozitivní efekt. Ovšem v dlouhodobém měřítku se tento vliv vytrácel.

## 5.2 Mezi rodiči a potomky

Pro potomky by bylo ideální, aby jim rodiče poskytovali maximální péči, které jsou schopni. Ovšem pro rodiče by takový stav byl neúnosný, jelikož takové chování by jim snížilo celkovou fitness. Podle Trivers (1947) je optimální rodičovská investice, kterou by „chtěl“ rodič vydat, nižší než ta, kterou vyžadují potomci. Jakékoliv navýšení rodičovských investic znamená energetické ztráty, a tudíž potenciální zvýšení rizika predace a tím pádem sníženou šanci na přežití rodičů (Wright *et al.* 1998). Každé navýšení rodičovských aktivit z důvodu zvýšených potřeb mláďat je vyváжено snížením nějaké jiné aktivity. Tento trade-off pak ovlivňuje množství potravy a tudíž energie, kterou jsou rodiče schopni zásobovat své potomky (Grieco 2002).

Pokud potřeby mláďat převýší schopnosti rodičů obstarat potravu při využití optimálních strategií, musejí rodiče reagovat např. sníženou selektivitou při sběru potravy nebo hledáním blíže hnízdu. To má ovšem opět své následky. Ať už ve snížené kvalitě potravy nebo třeba zvýšené riziko predace hnízda. Wright *et al.* (1998) ukázali, že rodiče špačka obecného v takovém případě nahrazují v přinášené potravě housenky žížalami. Výživová hodnota žížal je v poměru k jejich váze nižší než u preferovaných housenek, protože v zažívacím traktu žížal bývá množství anorganické hmoty, kterou mláďata nijak nevyužijí. Wright *et al.* (1998) ukázali, že u špačků jsou rodiče ve většině případů schopni přizpůsobit se zvýšeným potřebám velkého počtu mláďat v hníždě. Ovšem na úkor jiných aktivit, jako je shánění potravy pro sebe sama, sociální interakce a jiné.

Podle teorie rodičovských investic (Parental-investment theory) (Trivers 1972) by ochota rodičů investovat do potomků měla být ovlivněna relativním významem současných potomků a zároveň vyhlídkami na budoucí rozmnožování rodičů. Podle Trivers (1972) může být rodičovská investice definována jako „jakýkoliv příspěvek k prospěchu současného potomstva na úkor snížení šance rodiče se v budoucnosti rozmnožit.“ Teoreticky je také očekáváno, že samice budou do péče o potomstvo investovat více než samci, jelikož jejich investice v počátečních fázích (kladení vajec, inkubace) je zavazuje k tomu, aby potomci přežili. Jinak by počáteční zvýšená investice vyšla naprázdno. Důvodem samic k větší investici do potomků může být také jejich jistota, že jsou skutečnými biologickými rodiči mláďat. Tuto jistotu samci nemají.



## Závěr

V této práci jsem formou literární rešerše shrnul základní poznatky v oblasti krmení altriciálních ptáků. Vysvětlil jsem rozdíl mezi altriciálními a prekociálními ptáky, ukázal rozmanitost krmení napříč systémem ptáků. Podal jsem informace o potravě, její kvalitě a kvantitě, výběru a úpravě rodiči při krmení. Ukázal jsem faktory ovlivňující frekvenci krmení a také vliv krmení na mláďata. V neposlední řadě jsem přiblížil konflikt, který při krmení vzniká mezi rodiči a mláďaty i mezi rodiči navzájem.

Věřím, že se mi povedlo ukázat složitost a provázanost celého tématu. Jde o nekončící koloběh, ve kterém vše souvisí se vším. Rodiče zvyšují svou fitness rozmnožováním. Pro jeho úspěch je nezbytné přežití mláďat, které se rodiče snaží zajistit jejich krmením. Během krmení musejí přizpůsobovat své chování změnám prostředí a měnícím se potřebám mláďat. Při tom všem se snaží minimalizovat svůj energetický výdej a negativní dopad krmení na ostatní aktivity. Mláďata zase musejí uspět v kompetici se svými sourozenci, která je opět ovlivněna chováním rodičů. Jedinec, který je jednu sezónu mládětem, se v příští sezóně může stát rodičem a vše tak začíná znovu.

## Použité zdroje:

LATALO R. V. & LUNDBERG A. 1989. Clutch size of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* – An experiment. *Ornis Fenn.* 66: 15–23.

ALEXANDER M. 1981. Why microbial predators and parasites do not eliminate their prey and host. *Ann. Rev. Microbiol.* 35: 113–133.

BARBA E., ALBANO J. P. & GIL-DELGADO J. A. 1996. Prey preparation by adult Great Tits *Parus major* feeding nestlings. *Ibis.* 138: 532–538.

BEISSINGER S. R. & SNYDER N. F. R. 1987. Mate desertion in the snail kite. *Anim. Behav.* 35: 477–487.

BENGTSSON H. & RYDÉN O. 1981. Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Ethology.* 56: 255–272.

BENGTSSON H. & RYDÉN O. 1983. Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the Great Tit *Parus major*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 243–251.

BEST L. B. 1977. Nestling biology of the Field Sparrow. *Auk.* 94: 308–319.

BIRO P. A. & STAMPS J. A. 2008. Are animal personality traits linked to lifehistory productivity? *Trends Ecol. Evol.* 23: 361–368.

BLONDEL J., DERVIEUX A., MAISTRE M. & PERRET P. 1991. Feeding ecology and life history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia.* 88: 9–14.

BOUSLAMA Z., LAMBRECHTS M. M., ZIANE N., DJENIDI R. & CHABI Y. 2002. The effect of nest ectoparasites on parental provisioning in a north-African population of the Blue Tit *Parus caeruleus*. *Ibis.* 144: 73–78.

BOWERS E. K., NIETZ D., THOMPSON CH. F. & SAKALUK S. K. 2014. Parental provisioning in house wrens: effects of varying brood size and consequences for offspring. *Behav. Ecol.* 25: 1485–1493.

BOWMAN R. & BIRD D. M. 1987. Behavioral strategies of American Kestrels during mate replacement. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 129–135.

BRAUN B. M. & HUNT G. L. Jr. 1983. Brood reduction in Black-Legged Kittiwakes. *Auk.* 100: 469–476.

BROWNING L. E., YOUNG C. M., SAVAGE J. L., RUSSELL D. J. F., BARCLAY H., GRIFFITH S. C. & RUSSELL, A. F. 2012. Carer provisioning rules in an obligate cooperative breeder: Prey type, size and delivery rate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 1639–1649.

BRYANT D. M. 1978. Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. *Ibis* 120: 271–283.

- BUDDEN A. E. & WRIGHT J. 2001. Falling on deaf ears: the adaptive significance of begging in the absence of a parent. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 474–481.
- BYHOLM P. & KEKKONEN M. 2008. Food regulates reproduction differently in different habitats: Experimental evidence in the goshawk. *Ecology*. 89: 1696–1702.
- COCKBURN A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc. R. Soc. B.* 273: 1375–1383.
- COTTON P. A., KACELNIK A. & WRIGHT J. 1996. Chick begging as a signal: are nestlings honest? *Behav. Ecol.* 7: 178–182.
- DAVID M., PINXTEN R., MARTENS T. & EENS M. 2015. Exploration behavior and parental effort in wild great tits: partners matter. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69: 1085–1095.
- DAVIES N. B. 1977. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*), a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.* 25: 1016–1033.
- DICKENS M. & HARTLEY I. R. Differences in parental food allocation rules: evidence for sexual conflict in the blue tit? *Behav. Ecol.* 18: 674–679.
- DRENT R. H. & DAAN, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea*, 68: 225–252.
- DUFVA R. & ALLANDER K. 1996. Variable effects of the Hen Flea *Ceratophyllus gallinae* on the breeding success of the Great Tit *Parus major* in relation to weather conditions. *Ibis*. 138: 772–777.
- ELDEGARD K. & SONERUD G. A. 2009. Female offspring desertion and male-only care increase with natural and experimental increase in food abundance. *Proc. R. Soc. B.* 276: 1713–1721.
- EMLEN S. T., WREGE P. H., DEMOG N. J. & HEGNER R. E. 1991. Flexible growth rates in nestling white-fronted bee-eaters: a possible adaptation to short-term food shortage. *The Condor*. 93: 591–597.
- GAISLER J. & ZIMA J. Zoologie obratlovců, 3. přepracované vydání. Praha: Academia, 2018, ISBN 978-80-200-2702-3
- GARCIA-HERAS M.-S., MOUGET F., SIMMONS R. E. & ARROYO B. 2017. Regional and temporal variation in diet and provisioning rates suggest weather limits prey availability for an endangered raptor. *Ibis*. 159: 567–579.
- GARCÍA-NAVAS V. & J. J. SANZ. 2010. Flexibility in the provisioning behaviour of Blue Tits in response to short-term manipulations of brood size. *Ethology* 116: 744–754.
- GARCÍA-NAVAS V. & SANZ J. J. 2012. Environmental and within nest factors influencing nestling feeding patterns of mediterranean blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *The Condor*. 114: 612–621.

- GIBB J. 1955. Feeding rates of Great Tits. *British Birds*. 48: 49–58.
- GODFRAY H. C. J. 1995. Signaling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. *Am. Nat.* 146: 1–24.
- GOTTLANDER K. 1987. Parental Feeding Behaviour and Sibling Competition in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*. 18: 269–276.
- GRIECO F. 2002. How different provisioning strategies result in equal rates of food delivery: an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. – *J. Avian Biol.* 33: 331–341.
- GRIECO F. 2002. Time constraint on food choice in provisioning blue tits, *Parus caeruleus*: The relationship between feeding rate and prey size. *Anim. Behav.* 64: 517–526.
- GRÜEBLER M. U., MÜLLER M., MICHEL V. T., PERRIG M., KEIL H., NAEF-DAENZER B. & KORNER-NIEVERGELT F. 2018. Brood provisioning and reproductive benefits in relation to habitat quality: a food supplementation experiment. *Anim. Behav.* 141: 45–55.
- HAFF T. M. & MAGRATH R. D. 2011. Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests. *Biol. Lett.* 7: 493–495.
- HAKKARAINEN H., KOIVUNEN V. & KORPIMÄKI E. 1997. Reproductive success and parental effort of Tengmalm's owls: Effects of spatial and temporal variation in habitat quality. *Ecoscience*. 4: 35–42.
- HAMER K. C., LYNNE S. & HILL J. K. 1999. Parent-offspring interactions in food provisioning of Manx shearwaters: implications for nestling obesity. *Anim. Behav.* 57: 627–631.
- HOFSTETTER S. H. & RITCHISON G. 1998. The begging behavior of nestling Eastern Screech-Owls. *The Wilson Bulletin*. 110 : 86–92.
- JOHNSTONE R. A. & HINDE C. A. 2006 Negotiation over offspring care—how should parents respond to each other's efforts? *Behav. Ecol.* 17: 818–827.
- KEDAR H., RODRÍGUEZ-GIRONÉS M. A., YEDVAB S., WINKLER D. W. & LOTEM A. 2000. Experimental evidence for offspring learning in parent-offspring communication. *Proc. R. Soc. B*. 267: 1723–1727.
- KILNER R. & JOHNSTONE R. A. 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends. Ecol. Evol.* 12: 11–15.
- KILLPACK T. L. & KARASOV W. H. 2012. Growth and development of house sparrows (*Passer domesticus*) in response to chronic food restriction throughout the nestling period. *J. Exp. Biol.* 215: 1806–1815.
- KLUIJVER H. N. 1950. Daily routines of the Great Tit *Parus m. major* L. *Ardea*. 38: 99–135.

- KNAPTON R. W. 1984. Parental feeding of nestling Nashville Warblers: the effects of food type, brood size, nestling age, and time of day. *The Wilson Bulletin*. 96: 594–602.
- KÖLLIKER M., RICHNER H., WERNER I. & HEEB P. 1998. Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations. *Anim. Behav.* 55: 215–222
- KORPIMÄKI E. 1991. Poor reproductive success of polygynously mated female Tengmalm's Owls: are better options available? *Anim. Behav.* 41: 37–47.
- KREBS J. R. & AVERY M. I. 1984. Chick growth and prey quality in the European bee-eater *Merops apiaster*. *Oecologia*. 64: 363–368.
- KRIST M. 2009. Short- and long-term effects of egg size and feeding frequency on offspring quality in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *J. Anim. Ecol.* 78: 907–918.
- LEONARD M. L. & HORN A. G. (1998) Need and nestmates affect begging in Tree Swallows. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 42, 431–436.
- LEPCZYK C. A., CAVIEDES-VIDAL E. & KARASOV W. H. 1998. Digestive responses during food restriction and realimentation in nestling house sparrows (*Passer domesticus*). *Physiol. Zool.* 71: 561–573.
- LESSELS C. M. & STEPHENS D. W. 1983. Central-place foraging: single-prey loaders again. *Anim. Behav.* 31: 238–243.
- de LOPE F., GONZÁLEZ G., PÉREZ J. J. & MØLLER A. P. 1993. Increased detrimental effects of ectoparasites on their bird hosts during adverse environmental conditions. *Oecologia* 95: 234–240.
- MARTÍN-GÁLVEZ D., DE NEVE L., PÉREZ-CONTRERAS T., SOLER., MARTÍNEZ J. G. & SOLER J. J. 2012. Manipulation of hunger levels affects Great Spotted Cuckoo and Magpie host nestlings differently. *J. Avian Biol.*, 43: 531–540.
- MARTINS T. L. F. & WRIGHT J. 1993. Patterns of food allocation between parents and young under different weather conditions in the Common Swift *Apus apus*. *Avocetta* 17: 147–156.
- MARQUES P. A. 2004. Parental care, male desertion, and reproductive success in the Spanish Sparrow, *Passer hispaniolensis*. *Zool. Stud.* 43:123–131.
- MASMAN D., DAAN S. & DIJKSTRA C. 1988. Time allocation in the Kestrel (*Falco tinnunculus*), and the principle of energy minimization. *J. Anim. Ecol.*, 57: 411–432.
- MATYSIOKOVÁ B. & REMEŠ V. 2013. Faithful females receive more help: the extent of male parental care during incubation in relation to extra-pair paternity in songbirds. *J. Evol. Biol.* 26: 155–162.
- McDONALD P. G., WILSON D. R. & EVANS CH. S. 2009. Nestling begging increases predation risk, regardless of spectral characteristics or avian mobbing. *Behav. Ecol.* 20: 821–829.

- McNAMARA J. M., HOUSTON A. I., BARTA Z. & OSORNO J.-L. 2003. Should young ever be better off with one parent than with two? *Behav. Ecol.* 14: 301–310.
- MOCK D. W. 1985. Siblicidal Brood Reduction: The Prey-Size Hypothesis. *Am. Nat.* 125: 327–343.
- MOCK D. W., SCHWAGMEYER P. L. & DUGAS M. B. 2009. Parental provisioning and nestling mortality in house sparrows. *Anim. Behav.* 78: 677–684.
- MØE B., BRUNVOL S., MORK D., BROBAKK T. E. & BECH C. 2004. Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J. Exp. Biol.* 207: 4067–4076.
- MØLLER A. P., de LOPE F., MORENO J., GONZALES G. & PEREZ J. J. 1994. Ectoparasites and host energetics: house martin bugs and house martin nestlings. *Oecologia* 98: 263–268.
- MØLLER A. P. & THORNHILL R. 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Anim. Behav.* 55: 1507–1515.
- MONDLOCH C. J. 1995. Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Anim. Behav.* 49: 601–613
- MORENO-RUEDA G. & REDONDO T. 2012. Benefits of extra begging fail to compensate for immunological costs in Southern Shrike (*Lanius meridionalis*) nestlings. *PLoS ONE*. 7: e44647.
- MORENO-RUEDA G. 2007. Is there empirical evidence for the cost of begging? *J. Ethol.* 25: 215–222.
- MULLER R. E. & SMITH D. G. 1978. Parent-offspring interactions in Zebra Finches. *Auk*. 95: 485–495.
- NAGY L. R., STANCULESCU D. & HOLMES R. T. 2007. Mass loss by breeding female songbirds: food supplementation supports energetic stress hypothesis in Black-throated Blue Warblers. *The Condor* 109: 304–311.
- NEWTON I., MARQUISS M. & VILLAGE A. 1983. Weights, breeding and survival in European Sparrowhawks. *Auk*. 100: 344–354.
- NUR N. 1984. Feeding frequencies of nestling Blue Tits *Parus caeruleus*: costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia*. 65: 125–137.
- OPPENHEIM R. W. 1972. Prehatching and hatching behaviour in birds: a comparative study of altricial and precocial species. *Anim. Behav.* 20: 644–655.
- OTTOSSON U., BÄCKMAN J. & SMITH H. G. 1997. Begging affects parental effort in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 381–384.

- PARKER G. A., ROYLE N. J. & HARTLEY I. R. 2002. Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 357: 295–307.
- PASSMORE R. & DURBIN J. V. G. A. 1955. Human energy expenditure. *Physiol. Rev.* 35: 801–840.
- PERRINS C. M. & MOSS D. 1975. Reproductive rates in the Great Tit. *J. Anim. Ecol.* 44: 695–706.
- PERRINS C. M. & McCLEERY R. H. 1989. Laying dates and clutch size in the Great Tit. *The Wilson Bulletin.* 101: 236–253.
- PONZ A., GIL-DELGADO J. A. & BARBA E. 1999. Factor affecting prey preparation by adult magpies feeding nestlings. *The Condor.* 101: 818–823.
- PORKERT J. & ŠPINKA M. 2004. Provisioning behaviour at the nest in single parent versus biparental nests and male versus female parents in the common redstart (*Phoenicurus phoenicurus*). *Acta Ethol.* 7: 29–36.
- PROCTER D. L. C. 1975. The problem of chick loss in the south Polar Skua (*Catharacta maccormicki*). *Ibis* 117: 452–459.
- QUELLER D. C. 1997. Why do females care more than males? *Proc. R. Soc. B.* 264: 1555–1557.
- RADFORD A. N., McCLEERY R. H., WOODBURN R. J. W. & MORECROFT M. D. 2001. Activity patterns of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study:* 48: 214–220.
- REDPATH S., THOMPSON A. & AMAR A. 2017. Female begging calls reflect nutritional need of nestlings in the hen harrier *Circus cyaneus*. *BMC Evolutionary Biology.* 17: 1–8.
- REED J. R. 1981. Song sparrow "rules" for feeding nestlings. *Auk* 98: 828–831.
- RÉALE D., GARANT D., HUMPHRIES M. M., BRGERON P., CAREAU V. & MONTIGLIO P.-O. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 4051–4063.
- RICKLEFS R. E. 1965. Brood reduction in the Curved-billed Thrasher. *The Condor.* 67: 505–510
- ROMANO A., BONCORAGLIO G. & SAINO N. 2013. Parent-absent signalling of need and its consequences for sibling competition in the Barn Swallow. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67: 851–859.
- ROYAMA T. 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis.* 108: 313–347.
- RYDÉN O. & BENGTTSSON H. 1980. Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestlings affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Ethology* 53: 209–224.

- SCHWAGMEYER P. L. & MOCK D. W. 2008. Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *Anim. Behav.* 75: 291–298
- SCHWAGMEYER P. L., MOCK D. W. & PARKER G. A. 2002. Biparental care in House Sparrows: negotiation or sealed bid? *Behav. Ecol.* 13: 713–721.
- SLAGSVOLD T. & SONERUD G. A. 2007. Prey size and ingestion rate in raptors: importance for sex roles and reversed sexual size dimorphism. *J. Avian Biol.* 38: 650–661.
- SONERUD G. A., STEEN R., SELÅS V., AANONSEN O. M. AASEN G.-H., FAGERLAND K. L., FOSSÅ A., KRISTIANSEN L., LØW L. M., RØNING M. E., SKOUEN S. K., ASAKSKOGEN E., JOHANSEN H. H., JOHNSEN J. T., KARLSEN L. I., NYHUS G. C., RØED L. T., SKAR K., SVEEN B.-A., TVEITEN R. & SLAGSVOLD T. 2014. Evolution of parental roles in provisioning birds: diet determines role asymmetry in raptors. *Behav. Ecol.* 25: 762–772.
- SONERUD G. A. 1992. Functional responses of birds of prey: biases due to the load-size effect in central place foragers. *Oikos.* 63: 223–232.
- SONERUD G. A. 1985. Brood movements in grouse and waders as defence against win-stay search in their predators. *Oikos.* 44: 287–300.
- THOMAS D. W., BLONDEL J., PERRET P., LAMBRECHTS M. M. & SPEAKMAN J. R. 2001. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science.* 291: 2598–2600.
- TINBERGEN J. M. & DIETZ M.W. 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Funct. Ecol.* 8: 563–572.
- TRIVERS R. L. 1972. Parental investment and sexual selection, p. 136–179. In B. Campbell [ED.] *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago.
- TREMBLAY I., THOMAS D. W., BLONDEL J., PERRET P. & LAMBRECHTS M. M. 2005. The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 147: 17–24.
- TREMBLAY I., THOMAS D. W., LAMBRECHTS M. M., BLONDEL J. & PERRET P. 2003. Variation in blue tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology*, 84: 3033–3043.
- VESELOVSKÝ Z. *Obecná ornitologie*. Academia, Praha, 2001, ISBN 80-200-0857-8
- WATSON K. A. & RITCHISON G. 2018. Effect of variation in nestling hunger levels on the begging behaviour of nestlings and the provisioning behaviour of adult American Kestrels. *Avian Biol. Res.* 11: 35–43
- WETZEL P. D. 2017. Problem-solving skills are linked to parental care and offspring survival in wild house sparrows. *Ethology.* 123: 475–483.



- WHITTINGHAM L. A., DUNN P. O. & CLOTFELTER E. D. 2003. Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Anim. Behav.* 65: 1203–1210.
- WIEBE K. L. 2010. Negotiation of parental care when the stakes are high: experimental handicapping of one partner during incubation leads to shortterm generosity. *J. Anim. Ecol.* 79: 63–70.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS K., ARAYA-SALAS M. & JAKUBAS D. 2018. Seabird parents provision their chick in a coordinated manner. *PLoS ONE*. 13: e0189969.
- WRIGHT J. & CUTHILL I. 1990. Biparental care: short-term manipulations of partner contribution and brood size in the Starling, *Sturnus vulgaris*. *Behav. Ecol.* 1: 116–124.
- WRIGHT J., BOTH C., COTTON P. A. & BRYANT D. 1998. Quality vs. Quantit: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning, *J. Anim. Ecol.* 67: 620–634.
- ZÁRYBNICKÁ M. & VOJAR J. 2013. Effect of male provisioning on the parental behavior of female Boreal Owls *Aegolius funereus*. *Zool. Stud.* 52:36.