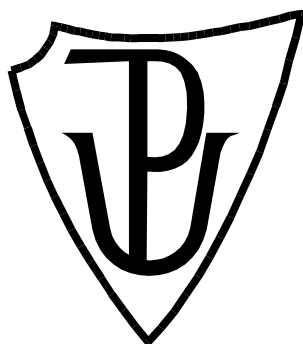


UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Evoluce zásnubního krmení u ptáků

Diplomová práce

Bc. Adéla Kosinová

Studijní program: Zoologie

Studijní obor: Zoologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: Mgr. Beata Matysioková, Ph.D.

Olomouc 2023

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Beaty Matysiokové, Ph.D. a že jsem použila pouze pramenů uvedených v seznamu literatury.

V Olomouci dne 27.7.2023



Bc. Adéla Kosinová

Chtěla bych poděkovat vedoucí mé diplomové práce Mgr. Beatě Matysiokové, Ph.D. za její cenné rady, nezbytné opravy a trpělivost v průběhu psaní této práce a svým blízkým za poskytnutou podporu. Diplomová práce byla podpořena interní grantovou agenturou Univerzity Palackého (IGA_PrF_2023_011).

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Adéla Kosinová

Název práce: Evoluce zásnubního krmení u ptáků

Typ práce: diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: Mgr. Beata Matysioková, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2023

Počet stran: 35

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Abstrakt: Tato diplomová práce se zabývá evolucí zásnubního krmení u ptáků. Zásnubní krmení se vyskytuje u mnoha druhů pěvců, kde může sloužit k vytvoření párového pouta, přispět k vyšší úspěšnosti a pravděpodobnosti kopulace či ke zhodnocení schopností samce. Také může samici sloužit k nutriční kompenzaci. Účel zásnubního krmení i jeho přítomnost se napříč druhy liší. Navíc u mnoha druhů stále není známo, zda se zásnubní krmení u nich vyskytuje. U mnoha druhů naopak zásnubní krmení přispívá i ke krmení inkubačnímu. Účelem práce bylo pokusit se zmapovat funkci krmení pomocí dostupných prací a nasbíraných dat. Z výsledků je patrné, že krmení se vyskytuje nejvíce tam, kde probíhá spolupráce páru při péči o mláďata a tam, kde samice inkubuje sama. Také se vyskytuje více u monogamních druhů, ale jeho spojitost s mírou rozvodovosti se neprokázala. Vliv krmení se neprojevil ani při investici do snůšky a ani na krmení neměl vliv typ konzumované potravy. Naopak je z výsledků patrná závislost zásnubního krmení na inkubačním. Tedy, že u druhů, kde je přítomno zásnubní krmení je vyšší pravděpodobnost výskytu inkubačního krmení.

Klíčová slova: krmení, zásnubní krmení, inkubační krmení, účel, přítomnost, evoluce

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Adéla Kosinová

Title: Evolution of courtship feeding in birds

Type of thesis: master thesis

Department: Department of Zoology

Supervisor: Mgr. Beata Matysioková, Ph.D.

The year of presentation: 2023

Number of pages: 35

Number of appendices: 0

Language: Czech

Abstract: This master thesis deals with the evolution of courtship feeding in birds. Courtship feeding occurs in many songbird species, where it can serve to create a pair bond, contribute to a higher success rate and probability of copulation or to evaluate the male's abilities. It can also serve as nutritional compensation for the female. The purpose and presence of courtship feeding varies across species. Furthermore, in many species it is still unknown whether courtship feeding occurs in them. In many species, on the other hand, courtship feeding also contributes to incubation feeding. The purpose of the work was to try to map the feeding function using available works and collected data. The results show that feeding occurs most where the couple cooperates in caring for the young and where the female incubates alone. It is also more common in monogamous species, but its association with divorce rates has not been proven. The influence of feeding did not manifest itself even in investment in the clutch, and the type of food consumed did not affect feeding either. On the contrary, the dependence of courtship feeding on incubation feeding is evident from the results. That is, in species where courtship feeding is present, there is a higher probability of incubation feeding.

Keywords: feeding, courtship feeding, incubation feeding, purpose, presence, evolution

Obsah

1. Úvod	7
Zásnubní krmení a jeho funkce	8
Cíle práce	13
2. Metodika	14
3. Výsledky	17
Zásnubní krmení	17
Inkubační krmení	18
4. Diskuze	19
5. Závěr	23
6. Seznam použité literatury	24

1. Úvod

Námluvní chování je takové chování, jehož cílem je získat si pozornost opačného pohlaví a zajistit páření (Bastock 2017). Setkáme se s ním u různých skupin napříč živočišnou říší, od hmyzu přes ryby až po savce (Mitoyen et al. 2019). Různé druhy živočichů používají různé formy námluvního chování. Například samci kroužilek (čeleď Empididae) předávají samicím ulovenou kořist (Downes 1970; LeBas et al. 2004), samci pavouků skákavek (čeleď Salticidae) mají komplikované zasnubní tance zahrnující signalizaci předními končetinami a bubnování (Jackson 1982; Robinson 1982) a samci cvrčků či některých druhů švábů využívají k lákání samice stridulaci (Hartman a Roth 1967; Stritih-Peljhan a Virant-Doberlet 2021). Stridulaci využívají i samci pavouků (čeleď Lycosidae; Hebets a Uetz 1999). Podobně různorodé jsou i zasnuby u obratlovců. U ryb můžeme například během zasnub sledovat zbarvování. U pamičky bahenní (*Puntius chola*) se samcům ocasní a anální ploutev zbarvuje do oranžova, samicím do světle žluta a u obou se na bocích objevují šarlatové pruhy (Vincent a Thomas 2008). Ryboun velkošupinatý (*Marcusenius macrolepidotus*) využívá elektrické výboje, které jsou dlouhé během třetí a krátké mimo něj. Vysílá je samec i samice (Werneyer a Kramer 2005). Samci koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) v Tichém oceánu využívají k přilákání samice takzvaně cik-cak tanec (zig zag dance), zatímco samci koljušek tříostných v Japonském moři využívají zase válivý tanec (rolling dance). V obou případech jde o pohyby hlavou, při kterých samci otevírají tlamu a vztyčují žaberní kryty (Kitano et al. 2007; Kitano et al. 2008). Mloček alleghenský (*Desmognathus ochrophaeus*) používá zase námluvní feromony, které produkuje samec speciální žlázou a po přilákání samice ji jimi potírá za pomoci tlamy přes záda a díky premaxilárním zubům ji škrábe a feromony vtlačí do kůže (Houck a Reagan 1990). Akustických námluv pomocí různého volání využívají například samci skokana skalního (*Micrixalus saxicola*), samci netopýra listonosa krátkoocasého (*Carollia perspicillata*) či hlodavec slepec egyptský (*Spalax ehrenbergi*; Heth et al. 1986; Preininger et al. 2013; Knörnschild et al. 2014).

Nejnápadnější je ale zasnubní chování u ptáků. Samci během zasnub mohou využívat různé extravagantní struktury, jako je tomu například u páva korunkatého (*Pavo cristatus*). Samec v přítomnosti samice roztáhne pestře zbarvené výrazně prodloužené svrchní ocasní krovky a chodí kolem samice drobnými kroky a natáčí se, aby mohl demonstrovat svoji zdatnost ze všech stran. Navíc dokáže pery i šustit, což připomíná zvuk chrastícího rákosu. Sem tam ještě toto vystoupení doplní krátkými výkřiky (Townsend 1920). Podobně samci fregatky vznešené (*Fregata magnificens*) nafukují velké sytě červené vaky, které mají pod krkem a klapou zobáky (Madsen et al. 2007). Samci pipulky dlouhoocasé (*Chiroxiphia linearis*) předvádějí zasnubní tanec, kterého se zpravidla účastní kromě alfa samce i jeden či více beta samců, kteří se ale neúčastní případného páření (Lukianchuk a Doucet 2014). Zasnubní tance jsou typické i pro čeleď rajkovití (Paradisaeidae), kde jsou navíc doplněny často až bizarními pérovými strukturami (Scholes et al. 2017).

Jednou z forem zasnubního chování u ptáků je zasnubní krmení (courtship feeding), kdy samec přináší samici potravu jako dar v období námluv (Lack 1940). Setkáme se s ním

u většiny ptačích řádů (Kosinová 2020), nicméně není stále jasné, proč některé druhy tento typ chování vykazují, zatímco jiné ne.

Tradičně bylo zásnubní krmení vnímáno pouze jako symbolický akt, jehož cílem je vytvoření, upevnění a udržení páru (Lack 1940; Johnson 1962). Jelikož v některých případech je zásnubní krmení úzce spojeno s kopulací, bylo později navrženo, že si samec pomocí zásnubního krmení zvyšuje své šance na otcovství (Morley 1949; Wiggins a Morris 1988). Podle některých autorů může samice pomocí zásnubního krmení hodnotit samcovy pozdější rodičovské schopnosti a může samce, který ji během období zásnub nenosí dostatek potravy, opustit (Nisbet 1973; Tasker a Mills 1981). Ve všech těchto případech byla nutriční hodnota zásnubního krmení pro samici považována za bezvýznamnou.

Pozdější studie však naznačují, že samec samici zásnubním krmením poskytuje živiny v energeticky náročné době, jako je období před začátkem snášení vajec (Royama 1966; Krebs 1970). Například u lejska šedého (*Muscicapa striata*) samec poskytuje samici 31 % jejího denního příjmu energie (Davies 1977), podobně jako zjistil Royama (1966) u sýkory koňadry (*Parus major*) hnízdící v Japonsku či Sherley (1989) u novozélandského pokřovníka zeleného (*Acanthisitta chloris*), kde samec samici poskytuje 35 % potravy. Samice pokřovníků u prvních snůšek, kde docházelo k zásnubnímu krmení měly vejce větší než u druhých, kde k zásnubnímu krmení už nedocházelo. U lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) koreluje míra zásnubního krmení s hmotností samice později během inkubace (Lifjeld a Slagsvold 1986). Samice v dobré kondici vykazovaly kratší inkubační periodu a vyvedly těžší mláďata. Pozitivní vliv krmení v době zásnub dokazuje i experimentální dokrmování samice ťuhýka obecného (*Lanius collurio*), kdy dokrmované samice měly větší snůšky než samice kontrolní (Carlson 1989). Zdá se tak, že zásnubní krmení je pro samici výhodné a otázkou tedy zůstává, proč se s ním setkáváme jen u některých druhů.

Zásnubní krmení a jeho funkce

Tradičně bylo zásnubní krmení vnímáno jako symbolický akt, jehož cílem je vytvoření, upevnění a udržení páru (Lack 1940; Johnson 1962). Nutriční hodnota zásnubního krmení pro samici tak byla považována za bezvýznamnou.

U lejska černohlavého se zásnubní krmení za účelem vytvoření páru vyskytlo jen jednou, spíše se krmení objevuje při stavění hnízda a při kladení vajec, ale pouze nepravidelně. Pravidelným se stává až po usednutí samice na vejce a přechází tedy do krmení inkubačního. Lifjeld a Slagsvold (1986) předpokládali, že pokud má krmení sloužit k silnější párové vazbě, tak si samice nevybere jiného samce, ani kdyby pokus o první snůšku selhal. Tudiž by se měla snížit rozvodovost. Stejně tak pokud na základě krmení samice hodnotí a vybírá samce. Samice, co byli věrnější a po prvním pokusu samce neopustily ale byly krmeny spíše méně než samice, co si pro druhé hnízdění vybraly jiného samce. Ukázalo se, že ty věrnější samice měly doma záletníky.

Donazar et al. (1992) u poštolky jižní (*Falco naumanni*) ovšem propojenost mezi krmením a formováním párové vazby nepotvrdili. Ačkoli tuto hypotézu nezamítají úplně. Ukázalo se, že dobře krmené samice odmítají mimo-párovou kopulaci, ale ty krmené hůře či

méně se rády spáří i s jiným samcem. Taktéž navrhuji, že zvýšení krmení, které sledovali před naklazením snůšky by mohlo sloužit samcům k pojištění si otcovství. Stejně jako zvýšení kopulace před naklazením, ačkoli korelace mezi kopulací a krmením se taktéž nepotvrdila.

Zásnubní krmení u racka tříprstého (*Rissa tridactyla*) zkoumal i Helfenstein (2003). Tři roky sledoval 250 párů v době hnízdění. Předpokládal, že zásnubní krmení slouží samicím i samcům jiným způsobem. Samcům umožňuje investovat do budoucích potomků a samicím poskytuje potravu výměnou za kopulaci nebo možnost posoudit rodičovské kvality samce. Protože krmení u racka tříprstého na rozdíl od jiných druhů začíná až po vytvoření páru, nemohlo zde sloužit k vytvoření párové vazby nebo jako kritérium pro výběr partnera. Můžeme zde tedy vyloučit vytvoření páru jako vysvětlení zásnubního krmení. Pro samici je ovšem důležité si zvolit partnera dobře, protože se o inkubaci a péči o mláďata dělí s partnerem rovnoměrně. Pokud tedy zvolí špatně, k výměně partnera (rozvodu) dojde mezi sezónami a pro další hnízdní období si vybere jiného partnera. Změna partnera v době po vytvoření páru je velmi vzácná. Samice tedy může využít zásnubní krmení pro rozhodnutí, zda se samcem bude tvořit pár i v následujícím roce. V tom jí pomáhá i posouzení kvalit samce z hlediska reprodukčního úspěchu. Ten mohou ovlivnit i další faktory jako je predace nebo samcova rodičovská péče. Reprodukční úspěch by tedy mohl být spolehlivějším ukazatelem kvalit samce pro budoucí párování.

U některých druhů se ukazuje, že je zásnubní krmení úzce spojeno s kopulací (Morley 1949; Wiggins a Morris 1988). Toto tvrzení se ale nepotvrdilo u poštolky jižní (Donazar et al. 1992). Nadměrná kopulace se objevuje u sameců luňáka červeného (*Milvus milvus*), kteří si nemůžou samici ohlídat po celou dobu kvůli omezením jako je shánění potravy pro zásnubní krmení. Bylo pozorováno 26 párů během tří let. Páry začaly kopulovat cca 40 dní před začátkem snůšky, jakmile si vybraly teritorium pro hnízdění. Míra kopulace měla dva vrcholy a to asi 25 dní před kladením a 3–6 dní před kladením vajec. Průměrně se kopulace odehrávala 0,37x za hodinu ze začátku hnízdního období před kladením a 0,47x za hodinu k jeho konci. Při předpokladu 12 hodin denního světla je to zhruba 234 kopulací na jednu snůšku od ustanovení páru po kompletní snůšku. Úspěch kopulace závisel na jejím trvání. Průměrně trvala kopulace 5,4 sekundy a většina kopulací (88,8 %) byla úspěšných. Kopulace se také vždy odehrála po narušení teritoria cizím samcem. Mimo-párových kopulací bylo pozorováno pouze pět, čtyři z nich byly úspěšné a třem z nich předcházelo krmení. Všechny se samozřejmě odehrály za nepřítomnosti samce, se kterým byly samice spárované. Vzhledem k tomu, že se neprokázalo, že by samice se samcem kopulovala za potravu nebo že by kopulovala s kvalitním samcem s vysokou mírou zásnubního krmení, zdá se, že kopulace slouží v začátku hnízdního období spíše k vytvoření párového pouta nebo posouzení samce samicí a později samci k pojištění si otcovství (Mougeot 2000).

Podobná situace se odehrává i u rybáka obecného (*Sterna hirundo*), kde se nejvíce kopulací odehrálo 7 dní před naklazením prvního vejce a nejvíce krmení od 5 dní před do 2 dnů po zahájení kladení. Míra zásnubního krmení i kopulací výrazně klesla se zahájením snůšky. Ze všech pozorovaných krmení (N = 272) a kopulací (N = 76) u 22 párů, kde se podařilo identifikovat samici i samce, bylo zaznamenáno pouze jedno mimo-párové krmení a třikrát samice žadonila potravu od jiného samce než od svého. Dvě žadonění z těchto tří byly od jedné

samice. Co se týče mimo-párové kopulace, byly pozorovány pouze dvě, které následovaly po zásnubním krmením a pouze jedna byla úspěšná. A ačkoli se prokázala korelace mezi zásnubním krmením a kopulací, pouze 16 z 76 kopulací následovalo po zásnubním krmení. Každopádně i zde zvýšená kopulace pomáhá samcům v zajištění si otcovství (González-Solís et al. 2001).

Využívání krmení k zajištění si otcovství potvrdil i Mills (1994) u racka novozélandského (*Larus novaehollandiae scopulinus*), kde nejlépe krmené samice dostávaly nejvíce nabídek k mimo-párové kopulaci, ale žádné z nich nepodlehly, protože byly dobře krmené. Ovšem nejlépe krmené samice dostávaly i nejvíce nabídek proto, že trávily nejvíce času v teritoriu, jelikož si nemusely shánět potravu samy. Na rozdíl od těch málo krmených samic.

Naopak u racka bělohavého (*Larus cachinnans*) je to samice, která vše řídí. Samice samcovi během kopulace uhýbá a tím ovlivňuje počet kloakálních kontaktů, kterých samec dosáhne. Analýzou jednotlivých samic Velando (2004) také zjistil, že počet kloakálních kontaktů je vyšší, když samec krmí samici, než když nekrmí, což naznačuje, že samice se brání páření, pokud předtím neobdržely potravu. Samec tedy také s krmením zvyšuje pravděpodobnost, že právě on bude otcem. Konkrétně Velando (2004) sledoval 13 párů u kterých se ukázalo, že kloakální kontakt je 3,3x častější po krmení než bez něj. Tato studie tedy podporuje hypotézu, že zásnubní krmení se děje za účelem kopulace. Zásnubní krmení je zásadní pro úspěšnou kopulaci i u racka tříprstého, ačkoli 60 % kopulací se vyskytlo i bez předchozího krmení. Ovšem při výskytu zásnubního krmení se zvýšila pravděpodobnost úspěšnosti následné kopulace, to znamená, že byla zakončena kloakálním kontaktem (Neuman et al. 1998).

Užití zásnubního krmení za účelem kopulace u racka tříprstého ale nepotvrdil Helfenstein (2003). Ke kopulaci došlo v 79 % případů i bez krmení a také nebylo pozorováno, že by samci výměnou za potravu požadovali kopulaci. To může být dáno i tím, že jde o monogamní druh a samec se tedy nemusí tolik obávat o ztrátu otcovství. Spojení mezi zásnubním krmením a kopulací se nepotvrdilo ani u rybáka obecného, kde z 471 zásnubních krmení vedlo pouze 47 k pokusu o kopulaci a pouze 29 z nich skončilo kopulací (Wiggins a Morris 1986).

Kopulaci výměnou za potravu ale pozoroval Calder (1967) u kukačky kohoutí (*Geococcyx californianus*) a byla pozorována i u ťuhýka šedého (*Lanius excubitor*), kde samci často kopulují mimo pár, což se neobejde bez zásnubního krmení. Veškerá mimo-párová kopulace se odehrála pouze při předání kořisti, která měla i větší energetickou hodnotu, než když samci krmili vlastní samici (Tryjanowski a Hromada 2005). Podobná situace nastává i u poštolky obecné (*Falco tinnunculus*), kde se vyskytuje polygamie. Samice si ovšem myslí, že je jediná, protože samec postaví hnízda v dostatečné vzdálenosti, ale pravdou je, že může mít zároveň dvě i více samic a samice tak zvolí partnera špatně. Při porovnání 53 prvních a 53 druhých samic se projevilo, že samice, co byly první, měly větší snůšky a více vyvedených mláďat (Kujala et al. 2022).

U orlovce říčního (*Pandion haliaetus*) se nepotvrdila souvislost zásnubního krmení s celkovou ani úspěšnou mírou kopulace. Kopulace po zásnubním krmení následovala pouze v 63 z 385 (16 %) pozorovaných krmení u 43 párů (Green a Krebs 2008). Krmení za účelem kopulace se ale naopak potvrdilo u *Larus hartlaubii*, kde samice žadoní od partnera potravu voláním a ten jí potravu buď obstará nebo vyvrátí z žaludku (Williams 1989).

Trochu jiná situace nastává u kura domácího (*Gallus gallus domesticus*), kde panuje polygamie a samec se následně nestará o mláďata. V evoluci výběru partnera tu tedy mohou hrát roli jiné výhody než otcovská péče, jako je například potrava či kvalitní sperma. Ukázalo se, že kopulace opravdu souvisí se statusem samce. Samice raději kopulovala se samcem, který byl výše postavený, ačkoli poskytoval potravu více samicím než s tím, který krmil jen ji, ale měl postavení nižší. Samci navíc samice lákají na potravu voláním, ovšem někdy volají i bez potravy. Zde se také ukázalo, že výše postavení samci v lepší kondici spíše volali poctivě, tedy s potravou. A také, když se jim experimentálně poskytla extra potrava, tak ji spíše sdíleli se samicemi, než aby si ji nechali pro sebe. Pro kopulaci se ale neukázala spojitost s poctivým či nepoctivým krmením. Pouze u jednoho samce z jedenácti se dalo mluvit o souvislosti krmení s kopulací, jinak šlo vždy o sociální postavení. Samice zde tedy mohou využívat samcovu schopnost poskytnout potravu jako ukazatele jeho kondice a tedy kvality, i té genetické, spíše, než aby využívaly potravu jen jako výhodu pro sebe (Pizzari 2003).

Pozdější studie naznačují, že samec samici zásnubním krmením poskytuje živiny v energeticky náročné době, jako je období před začátkem snášení vajec (Royama 1966; Krebs 1970). Lifjeld a Slagsvold (1986) se snažili ověřit nutriční hypotézu za pomoci sledování váhy samice a hnízdní úspěšnosti. Potvrdilo se zlepšení stavu samice. Samice díky krmení přibraly, měly kratší inkubační dobu a vyvedly těžší mláďata. Podobný závěr navrhuje i Donazar et al. (1992) u poštolky jižní, kde se jako nejpravděpodobnější účel krmení zdá zvýšení hmotnosti samice, popřípadě zvětšení a dřívější naklazení snůšky. Samice dokonce zůstávají několik dní před naklazením vajec již na hnízdě a neloví, jejich tělesná hmotnost, a tudíž i energie pro naklazení závisí na frekvenci krmení samcem. Stejně tak si přestává obstarávat potravu sama pro sebe již od námluv samice poštolky obecné, kdy samec dokonce pokračuje v krmení samice až do doby, kdy jsou mláďata týden až dva stará (Meijer 1988).

Neuman et al. (1998) hodnotili význam nutriční hypotézy jako možného vysvětlení zásnubního krmení u racka tříprstého, které mělo vysokou podporu v získaných datech. Ačkoli se neukázala spojitost mezi přijatou potravou a hnízdní úspěšností, samice dostaly od svých partnerů až 40 kusů potravy (i celé ryby) v rámci dvou týdnů před naklazením vajec (maximum bylo cca 8 krmení za den). Míra krmení se taktéž neustále zvyšovala během období tvorby žloutku a dosáhla maxima krátce před syntézou albuminu, kdy samice nejvíce potřebuje bílkoviny. Ačkoli hnízdní úspěch byl vysoký, krmení nemělo prokazatelnou spojitost s datem naklazení vajec, s velikostí snůšky, s počtem vylíhnutých mláďat, ani s počtem odchovaných mláďat do vzletu. Na počet krmení ale mělo vliv žadonění samic o potravu, s prosením se počet zvyšoval.

Ve tříleté studii o racku tříprstém Helfenstein (2003) potvrdil korelaci velikosti snůšky i velikosti vajec s mírou zásnubního krmení, ale pouze v jednom roce, což by mohlo

naznačovat, že samci mohou zvýšit krmením samice velikost svého potomstva, ale jde zde pouze o částečnou podporu nutriční hypotézy. Ovšem k její podpoře přispívá i to, že samci, kteří více krmili samice v předchozím roce se spárovali rychleji v roce následujícím. Také míra krmení individuálních samců byla stejná mezi roky a byla vyšší u samců, kteří přiletěli dříve a mohli tak obsadit lepší teritorium. Dřívější přilet značí lepší rezervy pro migraci nebo rychlejší migraci, a tedy větší kvalitu samce. Vše tedy naznačuje, že zásnubní krmení je spolehlivým ukazatelem samčí kvality. Helfenstein také pozoroval napříč lety trend, že samci, kteří tvořili pár se samicí z předchozího roku, krmili samice 2x více než samci, kteří byli nuceni vytvořit nový pár.

Zda má zásnubní krmení během období formování vajec vliv na reprodukční úspěšnost zkoumal u ťuhýka obecného Carlson (1989). První vejce bývá sneseno asi 10 dní po vytvoření páru a samec samici krmí od začátku tvorby párového pouta až do konce inkubace (Carlson 1985). Studie (Carlson 1989) probíhala dva roky na kontrolních i experimentálních párech (N = 11 párů od obou skupin). Experimentálním párům byli poskytnuti mouční červi navíc od šestého dne po vytvoření páru do naklazení kompletní snůšky. Mezi oběma skupinami nebyly rozdíly v začátku kladení, ani se výrazně nelišily ve velikosti či váze vajec. Ovšem rozdíl nastal ve velikosti snůšky. Experimentální páry, kdy byla samicím poskytnuta extra potrava, měly o jedno vejce větší snůšky. Stále zůstává ale nejasné, zda samice využily zásnubního krmení jako indikátor kvality samce a jeho schopnosti se postarat o mladé, a proto zvětšily snůšku nebo využily zásnubního krmení k nahromadění proteinů a lipidů pro extra vejce. Mohlo zde hrát roli i to, že samci z experimentálních párů využili extra potravu i pro sebe a nabrali hmotnost, což samice mohly vnímat jako nadprůměrnou tělesnou hmotnost, a tedy kvalitního samce, a to mohlo vést ke zvýšení počtu potomků od těchto samců. Mechanismus tedy zůstal neodhalen, ale každopádně samice zvětšily snůšku při dodání extra potravy.

Samice pokřovníka zeleného mají dvě snůšky ročně. Při první mají průměrně 4,4 vajec, což představuje zhruba 84 % jejich tělesné hmotnosti. Při druhé 3,8 vajec, což je 72 %. Je nepravděpodobné, že by samice byla schopna uskladnit tolik rezervy pro snůšku. Potřeba potravy pro vytvoření vajec překračuje běžnou denní potřebu potravy a proto Sherley (1989) zkoumal, zda zásnubní krmení slouží k poskytnutí extra potravy potřebné pro produkci vajec. Zásnubní krmení u pokřovníků zelených probíhá pouze při kladení prvních snůšek, což umožnilo porovnat jeho účinek na velikost vajec, rychlost naklazení snůšky a zpoždění inkubace mezi první a druhou snůškou.

Bylo sledováno 29 párů, kde zásnubní krmení začalo s naklazením prvního vejce a skončilo po naklazení posledního. Došlo k 13 pokusům o kopulaci, ale pouze 4 se odehrály po krmení a nedalo se vypožorovat, zda byly úspěšné či ne a 10 z nich se navíc odehrálo až po naklazení prvního vejce. Míra zásnubního krmení se zvýšila šest dní před naklazením prvního vejce a v době jeho naklazení byla nejvyšší, bylo tak tedy doručeno více potravy. Potrava poskytnutá samcem byla také během zásnubního krmení větší než běžná, kterou si samec či samice hledali sami pro sebe. Celkově samec poskytl samicí 42 % z potravy, co shromáždil, což pokrylo 35 % jejího celkového příjmu potravy. Při porovnání první a druhé snůšky, která byla bez zásnubního krmení se ukázalo, že vejce z první snůšky byla větší. Navíc zásnubní

krmení představuje významnou investici samců do jejich potomků na začátku hnízdní sezóny, což pravděpodobně poskytuje čas na odchov dvou snůšek, čímž se zlepšuje produktivita obou rodičů. Pokřovníci navíc vytváří páry velmi brzo, už jako mladí jedinci a tato investice může podpořit dlouhodobé a monogamní párové pouto (Sherley 1989).

U orlovce říčního se potvrdil vliv zásnubního krmení na načasování reprodukce. Samice, které selhaly při pokusu o naklazení vajec byly méně krmené než ty, které vejce nakladly. Rovněž se zvyšující se mírou zásnubního krmení klesala délka zásnubního období (Green a Krebs 2008). Podle některých autorů může samice pomocí zásnubního krmení hodnotit samcovy pozdější rodičovské schopnosti a může samce, který ji během období zásnub nenosí dostatek potravy opustit (Nisbet 1973; Tasker a Mills 1981). To, že by mohlo zásnubní krmení figurovat jako možný ukazatel rodičovských schopností samce potvrdili i Donazar et al. (1992) u poštolky jižní, Wiggins a Morris (1988) u rybáka obecného a Green a Krebs (2008) u orlovce říčního. U všech třech druhů se projevila pozitivní korelace mezi krmením samice samcem a krmením mládřat samcem. Samice by tak mohly použít míru krmení samcem k předpovědi jeho budoucí schopnosti krmení mládřat, a tedy k hodnocení jeho rodičovských schopností. Tomu odpovídají závěry práce od Green a Krebs (2008), kde se ukázalo, že u orlovce říčního s mírou krmení souvisí i rychlost růstu snůšky a samice může použít míru krmení samcem k předpovědi jeho budoucí schopnosti krmení pro alespoň prvních 30 dní hnízdění. A vskutku míra krmení samců během zásnubního období odpovídala míře krmení mládřat během jejich prvních dvou týdnů života.

Cíle práce

Ve své práci jsem se zaměřila na otázku, proč se zásnubní krmení vyskytuje u některých druhů, zatímco u jiných ne. Předpokládala jsem, že pokud je jeho hlavní funkcí zpevnění páru (Lack 1940) setkáme se s ním častěji u druhů, u kterých se o mládřata starají oba rodiče a u těch, u kterých je později nižší rozvodovost. Pokud je hlavní funkcí zásnubního krmení zlepšení nutričního stavu samice (Royama 1966), dalo by se očekávat, že zásnubní krmení bude častější u druhů s vysokou reprodukční investicí obecně, a tam, kde se stará hlavně samice. Druhy mohou být také limitovány typem potravy, který přijímají, protože některé typy potravy mohou být pro zásnubní krmení méně vhodné. Zajímalo mě proto také, zdali se přítomnost zásnubního krmení liší v závislosti na typu konzumované potravy daného ptačího druhu.

2. Metodika

Data pro praktickou část diplomové práce pocházejí z literatury. Hlavním cílem bylo získat data na zásnubní krmení u řádu Pěvci (Passeriformes). Protože však údajů na zásnubní krmení nebylo mnoho, a protože stejně jako zásnubní krmení i inkubační krmení může mít vliv na velikost snůšky, hnízdní úspěšnost či kondici samice, rozhodla jsem se shromáždit data a provést testování pro oba typy krmení.

K získání dat na přítomnost zásnubního (CF) a inkubačního (IF) krmení jsem prošla záznamy pro pěvce celého světa (Hoyo et al. 2003–2011). Další data jsem získala z kompendií zaměřených na ptáky Austrálie a Nového Zélandu (Marchant a Higgins 1990, 1993; Higgins a Davies 1996; Higgins 1999), Severní a Jižní Ameriky (Skutch 1954, 1960, 1969; Birds of North America 1992–2002), západního Palearktu včetně Evropy (Cramp 1986, 1993, 1994a, 1994b, 1994c; Cramp a Brooks 1992; Cramp et al. 1993, 1994a, 1994b; Adamyan a Klem 1999) a Afriky (Brown et al. 1982; Urban et al. 1986, 1988, 1992, 1997, 2000, 2004; Safford et al. 2013).

Z výše uvedené literatury jsem získala údaje o přítomnosti/nepřítomnosti obou typů krmení (ano, ne). Jako zásnubní krmení jsem považovala veškeré krmení, které se odehrávalo před snesením vajec. A jako inkubační krmení takové krmení, které se odehrávalo během inkubace, ať už na hnízdě nebo mimo něj. Za nepřítomnost krmení jsem považovala pouze situaci, kdy autoři přímo zmínili, že se dané chování u druhu nevyskytuje. Pro druhy, u kterých bylo známo, zdali samec samici krmí během zásnub a/nebo během inkubace jsem získala z výše zmíněných kompendií a dalších publikací další proměnné. Jednalo se o inkubující pohlaví, kdo krmí mláďata, typ konzumované potravy, rozvodovost, adultní hmotnost, velikost vajec, velikost snůšky a délku inkubační periody.

Inkubující pohlaví jsem rozdělila podle toho, kdo inkubuje na kategorii samec (v případě, že je jediným inkubujícím samec), samice (v případě, že veškerou inkubaci zastává samice) či oba tam, kde se obě pohlaví během inkubace střídají. V několika případech (N = 36) bylo jako inkubující pohlaví udáváno samice nebo oba rodiče. V těchto případech jsem jako inkubující pohlaví dala oba rodiče, jelikož je zjevné, že se u daného druhu sdílená inkubace vyskytuje minimálně v některých populacích.

Podle toho, jaký typ potravy (diet) ptáci v dospělosti přijímají jsem je rozdělila na herbivorní, zahrnující i druhy frugivorní a granivorní; karnivorní, zahrnující i druhy insektivorní a omnivorní. Pokud údaj o typu konzumované potravy v kompendiích chyběl získala jsem jej z publikace Wilman et al. (2014).

Údaje o míře rozvodovosti (divorce rate) jsem získala z publikací Baeyens (1981), Robinson (1989), Hooge (1990), Dhondt a Adriaensen (1994), Orell et al. (1994), Blondel et al. (2000), Ramsay et al. (2000), Jeschke a Kokko (2008), Liker et al. (2014), Wheelwright a Teplitsky (2017), Germain et al. (2018) a z knih od Smith (1991) a Ens et al. (1996). Rozvodovost je udávána jako počet všech párů vydělený počtem rozvedených párů, kde oba z páru přežili do dalšího roku (Jeschke a Kokko 2008). Údaje

týkající se sociálního systému (social system) pocházejí z Cockburn 2006. Sociální systém je zde rozdělen podle toho, zda o mláďata pečují pouze samec (male only care), pouze samice (female only care), dva dospělí jedinci, kdy nemusí jít pouze o rodiče (biparental or pair) nebo kooperativní péče (cooperative breeding). Může jít o kooperaci rodičů a mláďat z první snůšky při péči o mláďata z druhé snůšky nebo se do krmení mohou zapojit i další jedinci. U druhů, pro které není sociální systém znám používá Cockburn (2006) sociální systém odvozený. V této práci tak pro druhy s neznámým sociálním systémem používám sociální systém odvozený podle Cockburn (2006). Pro sociální systém jsem tedy v datech použila kategorie pair, kde pečují pár, cooperation v případě kooperace a female only tam, kde pečují pouze samice. U strdimila zelenopláštíkového (*Nectarinia johnstoni*) a cistovníka rákosníkového (*Cisticola juncidis*) Cockburn (2006) udává, že není samčí péče, ale podle novějších údajů se na péči podílí i samec (Billerman et al. 2022). Proto jsem upravila údaj z female only na pair.

Adultní hmotnost (body mass) byla získána z Dunning (2008) a výše citovaných kompendií. Preferenčně byl brán průměr pro samce a samici, v některých případech však je znám údaj jen pro jedno pohlaví, případně autoři pohlaví neudávají, a proto v těchto případech byly brány dostupné údaje.

Údaje na velikost vajec (šířka, délka) jsem získala z Cramp (1986, 1993, 1994a, 1994b, 1994c), Cramp a Brooks (1992), Cramp et al. (1993, 1994a, 1994b), Billerman et al. (2022), Schönwetter a Meise (1967, 1968, 1969, 1970a, 1970b, 1971, 1972), Watson et al. (2015) a z několika článků poskytnutých od vedoucí práce (Gross 1958; Skead 1962; Broekhuysen 1963; Elliott 1969; Frith a Frith 1985; Koike 1988; Fraser a Briggs 1992; Frith a Frith 1995; Ирисова 1997; Komdeur a Kats 1999; Anderson a Craig 2003; Beruldsen 2003; Oppel et al. 2003; Johnstone a Storr 2004; Lu 2004; Tøttrup a Larsen 2005; Francisco 2006; Villanueva et al. 2006; Butyev et al. 2007; Lu et al. 2007, 2009; Bi et al. 2009; Davanço 2009; Nakamura et al. 2009; Oliveira et al. 2010; Wang 2010; БАННИКОВА 2013; Engelbrecht 2016; Zima a Francisco 2016; Devotor 2023). Z těchto údajů jsem vypočítala objem vejce jako $0,509 \cdot (A \cdot B^2) / 1000$ kde A je délka, B je šířka a 0,509 je průměrný koeficient variace (Hoyt 1979). Výsledný objem vejce jsem vynásobila průměrnou velikostí snůšky a získala tak objem snůšky (clutch volume). Data na délku inkubační periody (IP) a párovací systém (mating system) jsem získala od vedoucí práce.

Data jsem následně zpracovala ve statistickém programu JMP (verze 17) a R (verze 4.3.0). Veškeré použité kontinuální proměnné (adultní hmotnost, objem snůšky, velikost snůšky, délka inkubační periody) byly pro normální rozložení upraveny zlogaritmováním, kromě míry rozvodovosti, kde jsem použila odmocnění. V programu JMP (verze 17) jsem analyzovala vztah zásunbního krmení (CF) k inkubačnímu (IF). Dále vztah obou krmení k typu konzumované potravy (diet), k sociálnímu systému (social system), k párovacímu systému (mating system) a ve spojené analýze (CF + IF) vztah krmení k rozvodovosti (divorce rate). A v programu R (verze 4.3.0) jsem analyzovala vztah CF a IF k délce inkubační periody (IP) a objemu snůšky (clutch volume) a vztah CF a IF k délce inkubační periody (IP) a k adultní hmotnosti (body mass). V obou případech jsem zahrнула

čeleď jako náhodný efekt. Využila jsem lineární model se smíšenými efekty a knihovnu lme4 (Bates et al. 2015).

3. Výsledky

Celkem jsem sebrala data pro 831 druhů patřících do 91 čeledí, kde se vyskytuje či nevyskytuje zásnubní (N = 350 druhů) a inkubační krmení (N = 759 druhů). Údaj o tom, zdali se u daného druhu vyskytují oba druhy krmení byl znám u 240 druhů.

Zásnubní krmení

Z celkového počtu 350 druhů pro něž je znám údaj na přítomnost či nepřítomnost zásnubního krmení u 277 druhů inkubovala pouze samice, u 59 oba rodiče a pro 14 není inkubující pohlaví známo. U žádného druhu neinkuboval pouze samec. Naprostá většina druhů byla omnivorních (N = 258), herbivorních a karnivorních druhů bylo 3 a 89.

Zásnubní krmení bylo častější u druhů, kde spolupracuje na péči o mláďata pár (N = 255), ale ne skupinka (N = 75) či samotná samice (N = 17). Výsledky byly signifikantní ($\chi^2 = 41,074$; $P < 0,0001$; $df = 2$; $N = 347$).

Jelikož se mi podařilo najít jen omezené množství údajů o míře rozvodovosti (N = 34) pro druhy se zásnubním krmením, rozhodla jsem se spojit pro tuto analýzu data na zásnubní a inkubační krmení, protože lze očekávat, že to, zda samec samici krmí jak během zásnub, tak během inkubace může mít vliv na to, zda spolu pár zůstane. Pokud se u daného druhu jeden typ krmení vyskytoval a druhý ne, tak jsem se rozhodla pro větší statistický vzorek započítat i tyto případy do analýzy, stejně jako druhy s přítomností obou typů krmení. Rozvodovost byla nesignifikantně vyšší u druhů bez zásnubního i inkubačního krmení (N = 34; průměr: ano = 0,421; ne = 0,701; $\chi^2 = 3,3084$; $P = 0,0689$; $df = 1$). Zjišťovala jsem také, zda je vztah mezi zásnubním krmením a párovacím systémem. Zásnubní krmení se vyskytovalo častěji u druhů monogamních (N = 251), než u druhů polygamních (N = 17) a tento rozdíl byl statisticky významný (N = 271, $\chi^2 = 57,602$; $df = 2$, $P < 0,0001$). Tři druhy byly v kategorii monogamní i polygamní.

Vztah mezi přítomností či nepřítomností zásnubního krmení a typem konzumované potravy se neprokázal. Zásnubní krmení bylo nejvíce přítomno u omnivorních druhů (N = 258), méně u karnivorních (N = 89) a herbivorních (N = 3). Výsledky byly nesignifikantní ($\chi^2 = 3,839$; $P = 0,1467$; $df = 2$; $N = 350$).

Dále jsem zjišťovala, zda je vztah mezi zásnubním krmením a investicí do snůšky. Do analýzy jsem zařadila tedy zásnubní krmení, jako vysvětlující proměnné objem snůšky a délku inkubační periody a zahrnula jsem čeleď jako náhodný efekt. Výsledky byly nesignifikantní (N = 261). Nepotvrdil se vztah mezi zásnubním krmením a investicí do snůšky u objemu snůšky ($P = 0,58201$), ani u inkubační periody ($P = 0,45737$).

Jelikož se jen k části druhů podařilo získat údaje o objemu snůšky došlo k podstatnému snížení vzorku. Objem snůšky však výrazně koreloval s velikostí druhu ($r = 0,75$; $N = 602$). Proto jsem analýzu provedla jak s objemem snůšky, tak následně i na větším vzorku pouze s velikostí druhu za pomoci adultní hmotnosti. Do analýzy jsem zařadila zásnubní krmení, jako vysvětlující proměnné délku inkubační periody s adultní hmotností a čeleď jako náhodný efekt.

Výsledky byly nesignifikantní (N = 310) a to jak pro adultní hmotnost (P = 0,6969), tak pro délku inkubační periody (P = 0,5223).

Inkubační krmení

Z celkového počtu 759 druhů pro něž je znám údaj na přítomnost či nepřítomnost inkubačního krmení u 641 druhů inkubovala pouze samice, u 105 oba rodiče a pro 13 není inkubující pohlaví známo. U žádného druhu neinkuboval pouze samec. Naprostá většina druhů byla omnivorních (N = 536), herbivorních a karnivorních druhů bylo 15 a 207.

Inkubační krmení bylo častější u druhů, kde spolupracuje na péči o mláďata pár (N = 599), ale ne skupinka (N = 135) či samotná samice (N = 18). Výsledky byly signifikantní ($\chi^2 = 29,301$; P < 0,0001; df = 2; N = 752).

Výsledky pro analýzu vztahu inkubačního krmení a rozvodovosti byly nesignifikantní (viz výše v zásnubním krmení; N = 34; průměr: ano = 0,421; ne = 0,701; $\chi^2 = 3,3084$; P = 0,0689; df = 1). Ale stejně jako pro zásnubní krmení byly výsledky pro vztah inkubačního krmení a párovacího systému signifikantní. Inkubační krmení se častěji vyskytovalo u druhů monogamních (N = 496), než u druhů polygamních (N = 18) a tento rozdíl byl statisticky významný (N = 520, $\chi^2 = 57,209$; df = 2, P < 0,0001). Šest druhů bylo v kategorii monogamní i polygamní.

Vztah mezi typem konzumované potravy a přítomností či nepřítomností inkubačního krmení se neprokázal. Inkubační krmení bylo nejvíce přítomno u omnivorních druhů (N = 536), méně u karnivorních (N = 207) a herbivorních (N = 15). Výsledky byly nesignifikantní ($\chi^2 = 0,454$; P = 0,7969; df = 2; N = 758). Pro střízlíka yucatánského (*Campylorhynchus yucatanicus*) se bohužel typ konzumované potravy nepodařilo zjistit.

Dále jsem zjišťovala, zda je vztah mezi inkubačním krmením a investicí do snůšky. Do analýzy jsem zařadila tedy inkubační krmení, jako vysvětlující proměnné objem snůšky a délku inkubační periody a zahrnula jsem čeled' jako náhodný efekt. Výsledky byly nesignifikantní (N = 532). Vztah mezi inkubačním krmením a investicí do snůšky se nepotvrdil u objemu snůšky (P = 0,4926), ani u inkubační periody (P = 0,2279).

Ze stejných důvodů jako výše jsem provedla analýzu jak s objemem snůšky, tak následně i na větším vzorku pouze s velikostí druhu za pomoci adultní hmotnosti. Do analýzy jsem zařadila inkubační krmení, jako vysvětlující proměnné adultní hmotnost s délkou inkubační periody a čeled' jako náhodný efekt. Výsledky byly nesignifikantní (N = 665) pro adultní hmotnost (P = 0,601588) i pro délku inkubační periody (P = 0,458305).

Také jsem provedla analýzu vztahu zásnubního krmení k inkubačnímu. Zajímalo mě, zda druhy se zásnubním krmením mají větší výskyt krmení inkubačního. Výsledky prokazují, že ano ($\chi^2 = 69,769$; P < 0,0001; df = 1; N = 279).

4. Diskuze

Ve svojí diplomové práci jsem analyzovala vztah zánubního a inkubačního krmení s několika dalšími životními faktory u řádu Pěvců (Passeriformes). A to konkrétně ve vztahu k sociálnímu systému, typu konzumované potravy, investici do snůšky, míře rozvodovosti a párovacímu systému. Také jsem analyzovala vztah mezi zánubním a inkubačním krměním.

Z mých výsledků je patrné, že zánubní i inkubační krmění se nejvíce vyskytuje tam, kde probíhá při péči o mláďata spolupráce páru. Podle Hall (1999) je biparentální péče běžná u monogamních druhů. U popeláčka černobílého (*Grallina cyanoleuca*) je až neobvyklé, jak moc samec se samicí sdílí rodičovskou péčí. Podílí se na stavbě hnízda, inkubaci, krmění mláďat a tak dále, ale neprobíhá zde žádné krmění samice. Spolupráce rodičů je zde důležitá pro přežití potomků a pravděpodobně i díky ní spolu partneři zůstávají i v další hnízdní sezóně, kdy většinou snesou první snůšku dříve a mají vyšší reprodukční úspěšnost než páry, které spolu hnízdí prvním rokem. Naopak u některých druhů přispívají samci spíše nepřímě díky zánubnímu či inkubačnímu krmění samic. Tento závěr vyvrací studie od Møller a Cuervo (2000), kteří zkoumali u několika druhů (N = 18) zapojení samce ve třech oblastech rodičovské péče, a to při stavbě hnízda, inkubaci a zajištění mláďat. U druhů, kde se samec zapojil do stavby hnízda, se zapojil i do inkubace, ale tyto druhy měly méně intenzivní zánubní krmění. A naopak u druhů, kde probíhalo zánubní krmění, měli samci tendenci zapojit se i do krmění mláďat, ačkoli mezi těmito krměním byla jen slabá pozitivní korelace. Stejný závěr navrhuje i Niebuhr (1981) pro racka stříbřitého (*Larus argentatus*), kde se u 20 párů signifikantně projevila korelace mezi krměním mláďat a zánubním krměním. A taktéž se samci zapojili i do inkubace. Spojitost mezi zánubním krměním a krměním mláďat se potvrdila i u rybáka obecného. Dokonce míra krmění samcem může převyšovat míru krmění mláďat samicí (Wiggins a Morris 1987). Podobně hraje dominantní roli v krmění mláďat samec u racka západního (*Larus occidentalis*), kdy krmí více jak samice a přináší větší potravu. Taktéž zajišťuje samicí celou dobu před nakladením samec, tudíž je právě on zodpovědný za pokrytí většiny nutričních nákladů mláďat (Pierotti 1981). Také nejvyšší aktivitu (nest attentiveness) na hnízdě mají druhy, kde inkubuje samec i samice. Druhou nejvyšší druhy, kde inkubuje samice a samec ji během inkubace krmí a nejnižší druhy, kde obstarává celou inkubaci samice sama (Matysioková a Remeš 2014). Jelikož se nejvíce krmění vyskytovalo tam, kde spolupracuje o péči o mláďata pár, mohlo by zánubní krmění sloužit samicím i k zhodnocení budoucích rodičovských schopností samce (Nisbet 1973; Tasker a Mills 1981; Sherley 1989; Donazar et al. 1992; Green a Krebs 2008). Například Wiggins a Morris (1988) potvrdili korelaci míry krmění samice s mírou krmění mláďat (viz kap. 1.)

Taktéž se krmění podle nasbíraných dat nejvíce vyskytovalo tam, kde inkubuje pouze samice. Tento závěr potvrdili ve svojí studii na 170 druzích pěvců i Galván a Sanz (2011), kteří taktéž uvedli, že zánubní krmění se nejvíce vyskytuje tam, kde samice inkubuje sama. Důvodem, proč se i inkubační krmění vyskytuje nejvíce tam, kde inkubuje pouze samice, by mohla být snaha o to, aby samice měla možnost strávit více času na hnízdě. Díky krmění samcem se totiž nemusí rozhodovat, zda bude spíše sedět na vejcích a strážit je nebo se zaletí nakrmit. Samec jí krměním tedy poskytuje i potravu k vyrovnání energetických nároků na

inkubaci (Martin a Ghalambor 1999). Stejný závěr navrhuje i Haľupka (1994), kde samice lindušky luční (*Anthus pratensis*) tráví 80 % svého času na hnízdě. Haľupka zde potvrdil korelaci mezi tím, kolik času stráví samice inkubací a tím, jak často je krmena. Průměr nakrmení samic samcem ze 16 pozorovaných hnízd byl 1,61x za hodinu a samice tak mohla strávit méně času hledáním potravy. Lifjeld a Slagsvold (1986) tento závěr také potvrdili u lejska černohlavého. Zásnubní krmení pomohlo samici zvýšit váhu před inkubací a díky dobré kondici během inkubace tak byla inkubace kratší a vylíhla se těžší mláďata. Lifjeld et al. (1987) potvrdili tyto závěry i v další své studii, kde samice, které utvořily monogamní svazek byly krmeny lépe než samice ve svazku polygamním. Polygamně spárené samice musely více času trávit hledáním potravy a kvůli tomu se inkubační doba prodlužovala. Nilsson a Smith (1988) u sýkory babky (*Parus palustris*) pozorovali krmení samice samcem od začátku stavby hnízda až po vylíhnutí mláďat. Během třech období (15 dní před formováním vajec; formování vajec/líhnutí; inkubace) se množství poskytnuté potravy postupně zvyšovalo. I zde vedlo zvýšené krmení ke kratší inkubační periodě a to o 0,7 dne. Autoři tyto závěry potvrdili i na kontrolní skupině samic, kterým poskytovali extra potravu. Navíc měly kontrolní samice o 6 % vyšší úspěšnost líhnutí.

Z mnou provedených analýz se nepodařilo prokázat vztah mezi mírou rozvodovosti a přítomností zásnubního a inkubačního krmení. Ačkoli byly mé výsledky pro závislost krmení a rozvodovosti nesignifikantní, předpokládám, že za to mohl malý vzorek vzhledem k malému počtu známých hodnot míry rozvodovosti. Výsledky z analýzy s párovacím systémem totiž naznačují, že krmení je častější u monogamních druhů a tedy druhů, které se nerozvádí. Analýza s párovacím systémem naznačila, že krmení by mohlo sloužit k upevnění partnerské vazby. Moskoff (2000) uvádí, že rozvodovost se liší napříč ptačími druhy, ale že rozvod se odehrává hlavně za účelem zvýšit svůj reprodukční úspěch a je většinou iniciován samicí. Tento závěr podporuje i studie od Culina et al. (2015), kde se uvádí, že hlavním spouštěčem rozvodu je u monogamních druhů nízký reprodukční úspěch v hnízdní sezóně. Samice také může zvýšit svůj reprodukční úspěch mimo-párovou kopulací a pokud najde kvalitnějšího partnera, může tato skutečnost vést k rozvodu (Cézilly a Nager 1995). Vzhledem k tomu, že k mimo-párové kopulaci svolí většinou po nabídce potravy samice špatně krmené (Donazar et al. 1992; Mougeot 2000; Gonzáles-Solis et al. 2001) naznačují tyto závěry, že zásnubní krmení by mohlo sloužit k vytvoření a udržení párového pouta. Stejný závěr naznačují i další studie (Lack 1940; Johnson 1962) a některé ho zase zamítají (Donazar et al. 1992; Helfenstein 2003). Ve svojí práci jsem předpokládala, že pokud je hlavní funkcí zásnubního krmení zpevnění páru, bude se vyskytovat častěji u těch druhů, kde je nízká rozvodovost a o mláďata pečují oba rodiče. Vzhledem k výsledkům analýz ale nemohu tento závěr zcela potvrdit.

Z mých výsledků je dále patrné, že typ konzumované potravy, kterou se daný druh živí nemá na přítomnost krmení vliv. Vzhledem k tomu, že by některé typy potravy mohly být pro zásnubní krmení méně vhodné než jiné a druhy by tedy mohly být limitovány jejich typem potravy, provedla jsem analýzu vztahu zásnubního krmení a typu konzumované potravy. Výsledky neukázaly žádný vliv typu konzumované potravy na krmení a zásnubní i inkubační krmení bylo nejvíce přítomno u omnivorních druhů. Ve studii od Yoskihawa a Endo (2017) shromáždili autoři pozorování zásnubního krmení a krmení mláďat od amatérských ornitologů

pro 16 druhů. U devíti bylo přítomno zásnubní krmení, většinou u insektivorních a omnivorních druhů. Nejvíce u řuhýka hlavatého (*Lanius bucephalus*), který je insektivorní. U něj bylo zásnubní krmení zaznamenáno 35x. Avšak zásnubní krmení se vyskytlo i u jednoho granivorního druhu, a to u zvonka čínského (*Chloris sinica*). Naopak ve studii od Galván a Sanz (2011) předpokládali více krmení od samce u granivorních druhů než u druhů insektivorních nebo částečně insektivorních, protože strava složená ze semen je chudá na bílkoviny. Vzhledem k nutričním potřebám tedy řada druhů během hnízdního období přechází k insektivorní stravě, aby kompenzovali potřebu bílkovin. Ovšem pro zásnubní krmení se nenašla spojitost, pouze pro inkubační u druhů, kde samice inkubuje sama a má bezmasou potravu. Zde mělo krmení vliv na velikost snůšky a počet vylíhnutých mláďat. Autoři navrhují, že důvod, proč se spojitost typu konzumované potravy s krmením projevila pouze u inkubačního krmení by mohl být ten, že během inkubace je pro samici krmení důležitější, jelikož je limitována tím, že čas tráví na hnízdě a celkově je inkubace energeticky náročnější než doba námluv, kdy dochází pouze k tvorbě vajec.

Dle mých výsledků nevysvětlovaly přítomnost zásnubního či inkubačního krmení ani vyšší investice do snůšky v podobě většího objemu snůšky, kratší inkubační periody či zvýšení adultní hmotnosti. Ačkoli se zásnubní i inkubační krmení vyskytovalo nejvíce u druhů, kde inkubuje pouze samice, nepotvrdila se mi jeho investice do snůšky. K podobnému závěru došli i Neuman et al. (1998) u racka tříprstého, kde se neukázala spojitost mezi přijatou potravou a hnízdní úspěšností. I přes vysoký hnízdní úspěch nemělo krmení prokazatelnou spojitost s datem naklazení vajec, s velikostí snůšky a jiné (viz kap. 1.). Naopak u rybáka obecného se zdá, že velká část energie, kterou samice rybáka investují do tvorby vajec je energie pocházející od samce ze zásnubního krmení. Dokonce energie a čas, kterou samec investuje do zásnubního krmení může převyšovat energetickou investici samic do produkce vajec (Wiggins a Morris 1987). To ale neplatí o inkubačním krmení u rybáka obecného. Moore et al. (2000) vypočítali průměrnou potřebu bílkovin, tuků a celkové energie a porovnávali tyto požadavky s tím, jak moc samec samici krmil u 24 párů. Potřebu bílkovin i lipidů samci pokrývali krmením podobným množstvím po celou dobu, ale pokrývání energie potravou výrazně vzrostlo mezi snesením druhého a třetího vejce. A to z 29 na 76 %. Paradoxně samice, které byly v tomto intervalu krmeny nejvíce měly snůšky s menším objemem vajec, poslední snesené vejce bylo nejmenší a také jim trvalo déle dokončit snůšku. Naopak samice méně krmené měly vejce ve snůšce větší. Tato studie je v kontrastu s předchozími studiemi autorů i s dalšími studiemi (viz kap. 1), kde u zkoumaných druhů došlo ke zvětšení snůšky, nabírání samice na váze a podobně (Royama 1966; Krebs 1970; Lifjeld a Slagsvold 1986; Meijer 1988; Donazar et al. 1992). K závěru, že krmení napomáhá zvětšení snůšky došel i East (1981) u červenky obecné (*Erithacus rubecula*), kde čím víc se samice dožaduje krmení voláním, tím více ji samec krmí a díky tomu samice vyprodukuje větší snůšku. V kontrastu s výše zmíněnou studií (Moore et al. 2000) Nisbet (1973) o několik let dříve u rybáka obecného potvrdil pozitivní korelaci mezi mírou zásnubního krmení a hmotností snůšky vyprodukované samicí. Osobně jsem předpokládala, že pokud má zásnubní krmení sloužit ke zlepšení nutričního stavu samice (Royama 1966), dá se předpokládat, že bude spíše u druhů s vysokou reprodukční investicí a tam, kde se stará hlavně samice. Ale výsledky mých analýz těmito tvrzením zcela neodpovídají.

Zásnubní krmení je častější u druhů, kde se vyskytuje i krmení inkubační. Z analýzy závislosti zásnubního a inkubačního krmení se mi potvrdilo, že inkubační krmení se vyskytuje více tam, kde je přítomno i krmení zásnubní. Toto tvrzení potvrdil už v roce 1940 Lack, který uvedl, že zásnubní i inkubační krmení se vyskytuje u mnoha různých skupin ptáků. Jako první přinesl ucelený přehled, u kterých skupin ptáků krmení nalezneme, kdo krmí a jaké jsou způsoby zásnubního krmení (volání samice, předávací rituály, vyvrácení potravy a další). A ačkoli se pokusil ustanovit rozdíl mezi zásnubním a inkubačním krmením, dodnes je v některých pracích nejasné, které krmení autor popisuje nebo ani nedochází k rozlišení typu krmení. I tento fakt ztěžuje zmapování výskytu a evoluce krmení, každopádně faktem zůstává, že u většiny druhů, kde se vyskytuje zásnubní krmení se vyskytuje i krmení inkubační a naopak. Lack tvrdil, že zásnubní krmení slouží k uskutečnění kopulace v počátečních fázích, ale později může sloužit spíše k vytvoření párového pouta, hlavně u těch druhů ptáků, kde krmí mláďata samec i samice. Ale Lack i další po mnoho let krmení, které se objevilo později, hlavně během inkubace, brali pouze jako symbolické, jelikož se objevovalo v malé míře. Až Royama (1966) přinesl další souhrn a přisoudil krmení i funkci nutriční kompenzace, ačkoli někteří autoři, které ve své práci zmiňuje jej stále považovali pouze za symbolické (Kluyver 1950; Morley 1949). Johnson a Kermott (1992) navrhli, že nízká intenzita inkubačního krmení je způsobena tím, že pro samce by bylo nákladné krmít více a také, že to není potřeba, protože samice i bez vyšší míry krmení tráví dostatek času na hnízdě. Sám autor ovšem uvádí, že inkubační krmení je zmapováno pro 40 % pěvců Severní Ameriky, ale jen pro několik druhů z nich je známa jeho míra. Každopádně z výše zmíněných studií i z mých dat je patrné, že existuje závislost mezi zásnubním a inkubačním krmením, ačkoli by si tato skutečnost zasloužila další zkoumání.

Znalost o evoluci zásnubního krmení u pěvců je značně nedostatečná, u mnoha druhů chybí informace o existenci zásnubního krmení a u mnoha i další informace pro posouzení jeho účelu. Výsledky mých analýz tím pádem určitě nejde zohlednit pro všechny druhy pěvců a mohlo dojít i vlivem nedostatku informací k jejich zkreslení.

5. Závěr

Cílem práce bylo zjistit, proč se zásnubní krmení u některých druhů vyskytuje, zatímco u jiných ne. Snažila jsem se ověřit dostupné hypotézy vysvětlující přítomnost zásnubního krmení pomocí dostupné literatury a vytvořených analýz. Pro analýzy jsem zvolila soubor 831 pěvců, kde bylo přítomno zásnubní nebo inkubační krmení. Ukázalo se, že zásnubní i inkubační krmení se vyskytuje podobně často a u druhů, kde je přítomno zásnubní krmení je zvýšená pravděpodobnost výskytu krmení inkubačního.

Moje výsledky dále ukázaly, že zásnubní i inkubační krmení je nejvíce přítomno u druhů, kde probíhá společná péče o mláďata a inkubuje pouze samice. Potom je nejvíce přítomno u monogamních druhů, ale neprokázala se jeho spojitost s mírou rozvodovosti. Nakonec je z mých analýz patrné, že na jeho přítomnost nemá vliv typ konzumované potravy, kterou se daný druh živí a přítomnost zásnubního či inkubačního krmení nevysvětlily ani vyšší investice do snůšky.

Vzhledem ke kontroverzním výsledkům i rozcházející se literární podpoře vnímám problematiku zásnubního krmení jako velmi komplikovanou a komplexní. Myslím, že nelze zatím jednoznačně říci, co stojí za jeho existencí ani to, zda existuje pouze jedno vysvětlení jeho existence. Spíše vnímám, že by vysvětlení mohlo být několik a lišit se napříč druhy. Již z dostupných dat, analýz a citovaných článků je patrné, že jsou mezi druhy rozdíly.

U některých druhů by mohlo zásnubní krmení sloužit k vytvoření páru, pravděpodobně hlavně u monogamních. U některých se zdá, že jde pouze o to zajistit si kopulaci, popřípadě otcovství. O něco významnější by mohlo být u druhů, kde samice na jeho základě hodnotí samce a jeho schopnost se do budoucna postarat o mláďata nebo kde ji zásnubní krmení může sloužit k zajištění či kompenzaci nutričních potřeb.

Závěrem této práce je nutno podotknout, že pokud máme dojít k závěru, proč zásnubní krmení existuje, je nezbytné, aby se pokračovalo v jeho zkoumání a snaze pochopit jeho dopady a souvislosti s dalšími životními faktory.

6. Seznam použité literatury

- Adamyán, M. S. & Klem, D. (1999): Handbook of the birds of Armenia. Yerevan: American University of Armenia. ISBN 0-9657429-3-8.
- Anderson, S.H. & Craig, J. L. (2003): Breeding biology of bellbirds (*Anthornis melanura*) on Tiritiri Matangi Island. *Notornis*, **50** (2), 75–82.
- Baeyens, G. (1981): Functional aspects of serial monogamy: the Magpie pair-bond in relation to its territorial system. *Ardea*, **69** (2), 145–166.
- Bastock, M. (2017): Courtship: an ethological study. Routledge. ISBN 9781351525480.
- Bates D., Mächler M., Bolker B. & Walker S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67** (1), 1–48.
- Beruldsen, G. (2003). Australian Birds: Their Nests and Eggs. Kenmore Hills, Qld. ISBN 0646427989.
- Bi, Z., Sun, Y., Jiang, Y. & Jia, C. (2009): Breeding notes and incubation behavior of *Phylloscopus humei* at Lianhuashan in Gansu. *Chinese Journal of Zoology*, **44** (4), 14–18.
- Billerman, S. M., Keeney, B. K., Rodewald, P. G. & Schulenberg, T. S. (2022): Birds of the World. The Cornell Laboratory of Ornithology [online]. [cit. 15.02.2023]. Dostupné z: <<https://birdsoftheworld.org/bow/home>>.
- Birds of North America (1992–2002). Philadelphia, Pa.: Academy of Natural Sciences of Philadelphia & Washington, DC: American Ornithologists' Union. Volume 1, no. 1 (1992) –Volume 18, no. 716 (2002). ISSN 1061-5466.
- Blondel, J., Perret P. & Galan, M. J. (2000): High divorce rates in Corsican blue tits: how to choose a better option in a harsh environment. *Oikos*, **89** (3), 451–460.
- Broekhuysen, G. J. (1963): The breeding biology of the orange-breasted sunbird *Anthobaphes violatea*. *Ostrich*, **34** (4), 187–234.
- Brown, L.H., Urban, E. K. & Newman, K. (1982): The Birds of Africa. Volume I.: Ostriches and Birds of Prey. London: Academic Press. ISBN 9780121373016.
- Butyev, V., Shitikov, D. & Fedotova, S. (2007): Nesting biology of the booted warbler (*Hippolais caligata*, Passeriformes) at the northern boundary of its range. *Zoologicheskii Zhurnal*, **86** (1), 81–89.
- Calder, W. A. (1967): Breeding behavior of the roadrunner, *Geococcyx californianus*. *The Auk*, **84** (4), 597–598.

- Carlson, A. (1985): Central place foraging in the red-backed shrike (*Lanius collurio* L.): allocation of prey between forager and sedentary consumer. *Animal Behaviour*, **33** (2), 664–666.
- Carlson, A. (1989): Courtship feeding and clutch size in red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *The American Naturalist*, **133** (3), 454–457.
- Cézilly, F. & Nager, R. G. (1995): Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **262** (1363), 7–12.
- Cockburn, A. (2006): Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **273** (1592), 1375–1383.
- Cramp, S. & Brooks, D. J. (1992): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 6: Warblers. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198575092.
- Cramp, S., Brooks, D. J. & Perrins, C. M. (1993): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 7: Flycatchers to shrikes. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198575106.
- Cramp, S., Brooks, D. J. & Perrins, C. M. (1994a): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 8: Crows to finches. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198546793.
- Cramp, S., Brooks, D. J. & Perrins, C. M. (1994b): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 9: Buntings and New World warblers. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198548435.
- Cramp, S. (1986): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 1: Ostrich to ducks. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198573588.
- Cramp, S. (1994a): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 2: Hawks to bustards. Oxford: Oxford University Press. ISBN 019857505X.
- Cramp, S. (1993): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 3: Waders to gulls. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198575068.
- Cramp, S. (1994b): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 4: Terns to woodpeckers. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198575076.

- Cramp, S. (1994c): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 5: Tyrant flycatchers to thrushes. Oxford: Oxford University Press. ISBN 0198575084.
- Culina, A., Radersma, R. & Sheldon, B. C. (2015): Trading up: the fitness consequences of divorce in monogamous birds. *Biological Reviews*, **90** (4), 1015–1034.
- Davanço, P. V. (2009): Biologia reprodutiva do sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) na região sudeste do Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de São Carlos, câmpus Sorocaba, Sorocaba [online]. [cit. 07.03.2023]. Dostupné z: <http://www.sorocaba.ufscar.br/ufscar/mce/arquivo/pagina49/tcc_paulo_davan%C3%A7o_texto.pdf>.
- Davies, N. B. (1977): Prey selection and search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. *Animal Behaviour*, **25** (4), 1016–1033.
- Devotor, M. (2023): Western bowerbird (*Chlamydera guttata*). Charismatic Planet [online]. [cit. 07.03.2023]. Dostupné z: <<https://charismaticplanet.com/western-bowerbird-chlamydera-guttata/>>.
- Dhondt, A. A. & Adriaensen, F. (1994): Causes and effects of divorce in the blue tit *Parus Caeruleus*. *Journal of Animal Ecology*, **63** (4), 979–987.
- Donázar, J. A., Negro, J. J. & Hiraldo, F. (1992): Functional analysis of mate-feeding in the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Ornis Scandinavica*, **23** (2), 190–194.
- Downes, J. A. (1970): The feeding and mating behaviour of the specialized Empidinae (Diptera); observations on four species of *Rhamphomyia* in the High Arctic and a general discussion. *The Canadian Entomologist*, **102** (7), 769–791.
- Dunning, J. B. (2007): CRC Handbook of avian body masses. 2nd edition. CRC Press. ISBN 9781420064445.
- East, M. (1981): Aspects of courtship and parental care of the European robin *Erithacus rubecula*. *Ornis Scandinavica*, **12** (3), 230–239.
- Elliott, B. G. (1969): Life history of the red warbler. *Wilson Bulletin*, **81** (2), 184–195.
- Engelbrecht, D. (2016): Incubation behaviour of the white-browed scrub-robin *Cercotrichas leucophrys*. *Biodiversity Observations*, **7** (2016), 1–3.
- Ens, B. J., Choudhury, S. & Black, J. M. (1996): Partnerships in birds: the study of monogamy. Mate fidelity and divorce in monogamous birds. Oxford University Press, Oxford. ISBN 0198548605.

- Francisco, M. R. (2006): Breeding Biology of the double-collared seedeater (*Sporophila caerulescens*). *The Wilson Journal of Ornithology*, **118** (1), 85–90.
- Fraser, M. W. & Briggs, D. J. (1992): New information on the nesospiza buntings at Inaccessible Island, Tristan da Cunha, and notes on their conservation. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, **112** (3), 191–205.
- Frith, C. B. & Frith, D. W. (1985): Parental care and investment in the tooth-billed bowerbird *Scenopoeetes dentirostris* (Ptilonorhynchidae). *Australian Bird Watcher*, **11** (4): 103–113.
- Frith, C. B. & Frith, D. W. (1995): Notes on the nesting biology and diet of Victoria's riflebird *Ptiloris victoriae*. *Emu* **95** (3), 162–174.
- Galván, I. & Sanz, J. J. (2011): Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. *Behavioral Ecology*, **22** (5), 1088–1095.
- Germain, R. R., Wolak, M. E. & Reid, J. M. (2018): Individual repeatability and heritability of divorce in a wild population. *Biology Letters*, **14** (6), 1–5.
- González-Solís, J., Sokolov, E. & Becker, P. H. (2001): Courtship feedings, copulations and paternity in common terns, *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour*, **61** (6), 1125–1132.
- Green, D. J. & Krebs, E. A. (2008): Courtship feeding in ospreys *Pandion haliaetus*: a criterion for mate assessment? *Ibis*, **137** (1), 35–43.
- Gross, A. O. (1958): Life history of the bananaquit of Tobago island. *The Wilson Bulletin*, **70** (3), 257–279.
- Hall, M. L. (1999): The importance of pair duration and biparental care to reproductive success in the monogamous Australian magpie-lark. *Australian Journal of Zoology*, **47** (5), 439–454.
- Hałupka, K. (1994): Incubation feeding in meadow pipit *Anthus pratensis* affects female time budget. *Journal of Avian Biology*, **25** (3), 251–253.
- Hartman, H. B. & Roth, L. M. (1967): Stridulation by a cockroach during courtship behaviour. *Nature*, **213** (5082), 1243–1244.
- Hebets, E. A. & Uetz, G. W. (1999): Female responses to isolated signals from multimodal male courtship displays in the wolf spider genus *Schizocosa* (Araneae: Lycosidae). *Animal Behaviour*, **57** (4), 865–872.
- Helfenstein, F., Wagner, R. H., Danchin, E. & Rossi, J. M. (2003): Functions of courtship feeding in black-legged kittiwakes: natural and sexual selection. *Animal Behaviour*, **65** (5), 1027–1033.
- Heth, G., Frankenberg, E. & Nevo, E. (1986): Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia*, **42** (11–12), 1287–1289.

- Higgins, P. J. & Davies, S. J. J. F. (1996): Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Volume 3: Snipe to Pigeons. Melbourne: Oxford University Press. ISBN 0-19-553070-5.
- Higgins, P. J. (1999): Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Volume 4: Parrots to Dollarbird. Melbourne: Oxford University Press. ISBN 0-19-553071-3.
- Hooge, P. N. (1990): Maintenance of pair-bonds in the house finch. *The Condor*, **92** (4), 1066–1067.
- Houck, L. D. & Reagan, N. L. (1990): Male courtship pheromones increase female receptivity in a plethodontid salamander. *Animal Behaviour*, **39** (4), 729–734.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2003): Handbook of the birds of the world. Volume 8: Broadbills to tapaculos. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 8487334504.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2004): Handbook of the birds of the world. Volume 9: Cotingas to pipits and wagtails. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 8487334695.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2005): Handbook of the birds of the world. Volume 10: Cuckoo-shrikes to thrushes. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 8487334725.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2006): Handbook of the birds of the world. Volume 11: Old world flycatchers to old world warblers. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 849655306X.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2007): Handbook of the birds of the world. Volume 12: Picathartes to tits and chickadees. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 9788496553422.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2008): Handbook of the birds of the world. Volume 13: Penduline-tits to shrikes. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 9788496553453.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2009): Handbook of the birds of the world. Volume 14: Bush-shrikes to old world sparrows. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 9788496553507.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2010): Handbook of the birds of the world. Volume 15: Weavers to new world warblers. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 9788496553682.
- Hoyo, J. del., Elliott, A. & Christie, D. A. (2011): Handbook of the birds of the world. Volume 16: Tanagers to new world blackbirds. Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 9788496553781.
- Hoyt, D. F. (1979): Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk*, **96** (1), 73–77.
- Jackson, R. R. (1982): The courtship behavior of *Phidippus femoratus* (Araneae, Salticidae). *The Southwestern Naturalist*, **27** (2), 187–195.
- Jeschke, J. M. & Kokko, H. (2008): Mortality and other determinants of bird divorce rate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63** (1), 1–9.

- Johnson, L. S. & Kermott, L. H. (1992): Why do male house wrens feed their incubating mates so rarely? *The American Midland Naturalist*, **127** (1), 200–203.
- Johnston, R. F. (1962): A review of courtship feeding in birds. *Bulletin Kansas Ornithological Society*, **13** (4), 25–32.
- Johnstone, R. E. & Storr, G. M. (2004): Handbook of Western Australian Birds. Volume 2: Passerines (Blue-winged pitta to Goldfinch). Western Australian Museum, Perth. ISBN: 9781920843113.
- Kitano, J., Mori, S. & Peichel, C. L. (2007): Phenotypic divergence and reproductive isolation between sympatric forms of Japanese threespine sticklebacks. *Biological Journal of the Linnean Society*, **91** (4), 671–685.
- Kitano, J., Mori, S. & Peichel, C. L. (2008): Divergence of male courtship displays between sympatric forms of anadromous threespine stickleback. *Behaviour*, **145** (4/5), 443–461.
- Knörnschild, M., Feifel, M. & Kalko, E. K. V. (2014): Male courtship displays and vocal communication in the polygynous bat *Carollia perspicillata*. *Behaviour*, **151** (6), 781–798.
- Koike, S. (1988): Breeding ecology of the red-cheeked myna *Sturnus philippensis*. *Strix*, **7** (1988), 113–148.
- Komdeur, J. & Kats, R. K. H. (1999): Predation risk affects trade-off between nest guarding and foraging in Seychelles warblers. *Behavioral Ecology*, **10** (6), 648–658.
- Kosinová, A. (2020): Zásnubní krmení u ptáků. Bakalářská práce. Olomouc: Univerzita Palackého.
- Krebs, J. R. (1970): The efficiency of courtship feeding in the blue tit *Parus caeruleus*. *Ibis*, **112** (1), 108–110.
- Kujala, I., Pöysä, H. & Korpimäki, E. (2022): Poor reproductive success of polygynously mated female birds with obligatory bi-parental care: a result of deceptive behaviour of males? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **76** (10), 1–10.
- Lack, D. (1940): Courtship feeding in birds. *The Auk*, **57** (2), 169–178.
- LeBas, N. R., Hockham, L. R. & Ritchie, M. G. (2004): Sexual selection in the gift-giving dance fly, *Rhamphomyia sulcata*, favors small males carrying small gifts. *Evolution*, **58** (8), 1763–1772.
- Lifjeld, J. T. & Slagsvold, T. (1986): The function of courtship feeding during incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, **34** (5), 1441–1453.
- Lifjeld, J. T., Slagsvold, T. & Stenmark G. (1987): Allocation of incubation feeding in a polygynous mating system: a study on pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, **35** (6), 1663–1669.

- Liker, A., Freckleton, R. P. & Székely, T. (2014): Divorce and infidelity are associated with skewed adult sex ratios in birds. *Current Biology*, **24** (8), 880–884.
- Lu, X. (2004): Conservation status and reproductive ecology of giant babax *waddelli* (Aves, Timaliinae), endemic to the Tibet plateau. *Oryx*, **38** (4), 418–425.
- Lu, X., Ke, D. H., Zeng, X. H. & Yu, T. L. (2009): Reproductive ecology of two sympatric Tibetan snowfinch species at the edge of their altitudinal range: response to more stressful environments. *Journal of Arid Environments*, **73** (12), 1103–1108.
- Lu, X., Xuhui, M. & Liqing, F. (2007): Nesting and cooperative breeding behaviours of a high-altitude babbler, Tibetan babax *koslowi*. *Acta Ornithologica*, **42** (2), 181–185.
- Lukianchuk, K. C. & Doucet, S. M. (2014): Cooperative courtship display in long-tailed manakins *Chiroxiphia linearis*: predictors of courtship success revealed through full characterization of display. *Journal of Ornithology*, **155** (3), 729–743.
- Madsen, V., Dabelsteen, T., Osorio, D. & Osorno, J. L. (2007): Morphology and ornamentation in male magnificent frigatebirds: variation with age class and mating status. *The American Naturalist*, **169** (S1), S93–S111.
- Marchant, S. & Higgins, P. J. (1990): Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Volume 1: Ratites to Ducks. Melbourne: Oxford University Press. ISBN 0195532449.
- Marchant, S. & Higgins, P. J. (1993): Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds. Volume 2: Raptors to Lapwings. Melbourne: Oxford University Press. ISBN 0195530691.
- Martin, T. E. & Ghalambor, C. K. (1999): Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation? *The American Naturalist*, **153** (1), 131–139.
- Matysioková, B. & Remeš, V. (2014): The importance of having a partner: male help releases females from time limitation during incubation in birds. *Frontiers in Zoology*, **11** (24), 1–10.
- Meijer, T. H. M. (1988): Reproductive decisions in the kestrel, *Falco tinnunculus*: a study in physiological ecology. PhD thesis. University of Groningen.
- Mills, J. A. (1994): Extra-pair copulations in the red-billed gull: females with high-quality, attentive males resist. *Behaviour*, **128** (1–2), 41–64.
- Mitoyen, C., Quigley, C. & Fusani, L. (2019): Evolution and function of multimodal courtship displays. *Ethology*, **125** (8), 503–515.
- Møller, A. P. & Cuervo, J. J. (2000): The evolution of paternity and paternal care in birds. *Behavioral Ecology*, **11** (5), 472–485.

- Moore, D. J., Williams, T. D. & Morris, R. D. (2000): Mate provisioning, nutritional requirements for egg production, and primary reproductive effort of female common terns *Sterna hirundo*. *Journal of Avian Biology*, **31** (2), 183–196.
- Morley, A. (1949): Observations on courtship-feeding and coition of the marsh tit. *British Birds*, **42** (8), 233–239.
- Moskoff, W. (2000): Birds and divorce. *Bird observer*, **28** (2), 76–80.
- Mougeot, F. (2000): Territorial intrusions and copulation patterns in red kites, *Milvus*, in relation to breeding density. *Animal Behaviour*, **59** (3), 633–642.
- Nakamura, M., Tateno, M. & Rakotomanana, H. (2009): Breeding ecology of the tylas vanga *Tylas eduardi* in southeastern Madagascar. *Ornithological Science*, **8** (1), 15–22.
- Neuman, J., Chardine, J. W. & Porter, J. M. (1998): Courtship feeding and reproductive success in black-legged kittiwakes. *Colonial Waterbirds*, **21** (1), 73–80.
- Niebuhr, V. (1981): An investigation of courtship feeding in herring gulls *Larus argentatus*. *Ibis*, **123** (2), 218–223.
- Nilsson, J. & Smith, H. G. (1988): Incubation feeding as a male tactic for early hatching. *Animal Behaviour*, **36** (3), 641–647.
- Nisbet, I. C. T. (1973): Courtship feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature*, **241** (5385), 141–142.
- Oliveira, L., Sousa, L., Davanço, P.V. & Francisco, M. (2010): Breeding behaviour of the lined seedeater (*Sporophila lineola*) in southeastern Brazil. *Ornitologia Neotropical*, **21** (2), 251–261.
- Oppel, S., Schaefer, H. M. & Schmidt, V. (2003): Description of the nest, eggs, and breeding behavior of the endangered pale-headed brush-finch (*Atlapetes pallidiceps*) in Ecuador. *The Wilson Bulletin*, **115** (4), 360–366.
- Orell, M., Rytkonen, S. & Koivula, K. (1994): Causes of divorce in the monogamous willow tit, *Parus montanus*, and consequences for reproductive success. *Animal Behaviour*, **48** (5), 1143–1154.
- Pierotti, R. (1981): Male and female parental roles in the western gull under different environmental conditions. *The Auk*, **98** (3), 532–549.
- Pizzari, T. (2003): Food, vigilance and sperm: the role of male direct benefits in the evolution of female preference in a polygamous bird. *Behavioral Ecology*, **14** (5), 593–601.
- Preininger, D., Boeckle, M., Freudmann, A., Starnberger, I., Sztatecsny, M. & Hödl, W. (2013): Multimodal signaling in the small torrent frog (*Micrixalus saxicola*) in a complex acoustic environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67** (9), 1449–1456.

- Ramsay, S. M., Otter, K. A., Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M. & Boag, P. T. (2000): Divorce and extrapair mating in female black-capped chickadees (*Parus atricapillus*): separate strategies with a common target. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49** (1), 18–23.
- Robinson, D. (1989): The social organization of the scarlet robin *Petroica multicolor* and flame robin *P. phoenicea* in southeastern Australia: a comparison between sedentary and migratory flycatchers. *Ibis*, **132** (1), 78–94.
- Robinson, M. H. (1982): Courtship and mating behavior in spiders. *Annual Review of Entomology*, **27** (1), 1–20.
- Royama, T. (1966): A re-interpretation of courtship feeding. *Bird Study*, **13** (2), 116–129.
- Safford, R. & Hawkins, F. (2013): The Birds of Africa. Volume VIII.: The Malagasy Region. London: Christopher Helm. ISBN 9780713665321.
- Sherley, G. (1989): Benefits of courtship-feeding for rifleman (*Acanthisitta chloris*) parents. *Behaviour*, **109** (3–4), 303–318.
- Scholes, E., Gillis, J. M. & Laman, T. G. (2017): Visual and acoustic components of courtship in the bird-of-paradise genus *Astrapia* (Aves: Paradisaeidae). *PeerJ*, **5** (6), 1–24.
- Schönwetter, M. & Meise, W. (1967): Handbuch der Oologie. Lieferung 14. Akademie Verlag, Berlin. ISBN 3112561074.
- Schönwetter, M. & Meise, W. (1968): Handbuch der Oologie. Lieferung 15. Akademie Verlag, Berlin. ISBN 3112622634.
- Schönwetter, M. & Meise, W. (1969): Handbuch der Oologie. Lieferung 16. Akademie Verlag, Berlin. ISBN 3112560590.
- Schönwetter, M. & Meise, W. (1970a): Handbuch der Oologie. Lieferung 17. Akademie Verlag, Berlin. ISBN 3112552377.
- Schönwetter, M. & Meise, W. (1970b): Handbuch der Oologie. Lieferung 18. Akademie Verlag, Berlin. ISBN 3112552474
- Schönwetter, M. & Meise, W. (1971): Handbuch der Oologie. Lieferung 19. Akademie Verlag, Berlin. ISBN 3112552458.
- Schönwetter, M. & Meise, W. (1972): Handbuch der Oologie. Lieferung 20. Akademie Verlag, Berlin. ISBN 3112525892.
- Skead, C. J. (1962): A study of the collared sunbird *Anthreptes collaris* (Vieillot). *Ostrich*, **33** (2), 38–40.
- Skutch, A. F. (1954): Life histories of Central american birds I: Families: Fringillidae, Thraupidae, Icteridae, Parulidae and Coerebidae. Cooper Ornithological Society, Berkeley. *Pacific Coast Avifauna*, **31** (1954), 1–448.

- Skutch, A. F. (1960): Life Histories of Central american birds II: Families: Vireonidae, Sylviidae, Turdidae, Troglodytidae, Paridae, Corvidae, Hirundinidae and Tyrannidae. Cooper Ornithological Society, Berkeley. *Pacific Coast Avifauna*, **34** (1960), 1–593.
- Skutch, A. F. (1969): Life Histories of Central american birds II: Families: Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Denrocolaptidae, and Picidae. Cooper Ornithological Society, Berkeley. *Pacific Coast Avifauna*, **35** (1969), 1–580.
- Smith, S. M. (1991): The black-capped chickadee: behavioral ecology and natural history. Comstock Publishing, Cornell University Press, Ithaca, NY. ISBN 0-8014-2382-1.
- Stritih-Peljhan, N. & Virant-Doberlet, M. (2021): Vibrational signalling, an underappreciated mode in cricket communication. *The Science of Nature*, **108** (41), 2–12.
- Tasker, C. & Mills, J. (1981): A functional analysis of courtship feeding in the red-billed gull, *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Behaviour*, **77** (4), 222–241.
- Tøttrup, A. P. & Larsen, J. L. (2005): First description of the egg with other notes on the biology of loveridge's sunbird *Nectarinia loveridgei*. *Scopus*, **25** (1), 37–40.
- Townsend, C. W. (1920): Courtship in birds. *The Auk*, **37** (3), 380–393.
- Tryjanowski, P. & Hromada, M. (2005): Do males of the great grey shrike, *Lanius excubitor*, trade food for extrapair copulations? *Animal Behaviour*, **69** (3), 529–533.
- Urban, E. K., Fry, C. H. & Keith, S. (1986): The birds of Africa. Volume II.: Game Birds to Pigeons. London: Academic Press. ISBN 9780121373023.
- Urban, E. K., Fry, C. H. & Keith, S. (1988): The birds of Africa. Volume III.: Parrots to Woodpeckers. London: Academic Press. ISBN 9780121373030.
- Urban, E. K., Fry, C. H. & Keith, S. (1992): The birds of Africa. Volume IV: Broadbills to Chats. London: Academic Press. ISBN 9780121373047.
- Urban, E. K., Fry, C. H. & Keith, S. (2000): The birds of Africa. Volume VI.: Picathartes to Oxpeckers. London: Academic Press. ISBN 9780121373061.
- Urban, E. K., Fry, C. H. & Keith, S. (2004): The birds of Africa. Volume VII.: Sparrows to Buntings. London: Christopher Helm. ISBN 9780713665314.
- Urban, E. K., Fry, C. H. & Keith, S. (1997): The birds of Africa. Volume V.: Thrushes to Puffback Flycatchers. London: Academic Press. ISBN 9780121373054.
- Velando, A. (2004): Female control in yellow-legged gulls: trading paternity assurance for food. *Animal Behaviour*, **67** (5), 899–907.

- Villanueva, J. F., Slade, E. M. & Curio, E. (2006): The first observations of the breeding biology of the elegant tit (*Parus elegans*). *Ökologie der Vögel (Ecology of Birds)*, **28** (2006), 31–46.
- Vincent, M. & Thomas, K. J. (2008): Nuptial colouration and courtship behaviour during induced breeding of the swamp barb, *Puntius chola*, a freshwater fish. *Current Science*, **94** (7), 922–925.
- Wang, J. (2010): Reproductive ecology of meadow nuntings (*Emberiza cioides*) in Luyashan reserve, Shanxi. *Chinese Journal of Wildlife*, **31** (4), 188–191.
- Watson, D. M., Anderson, S. E. & Olson, V. (2015) Reassessing breeding investment in birds: class-wide analysis of clutch volume reveals a single outlying family. *PLoS One*, **10** (1), 1–11.
- Werneyer, M. & Kramer, B. (2005): Electric signalling and reproductive behaviour in a mormyrid fish, the bulldog *Marcusenius macrolepidotus* (South African form). *Journal of Ethology*, **23** (2), 113–125.
- Wheelwright, N. & Teplitsky, C. (2017): Divorce in an island bird population: causes, consequences, and lack of inheritance. *The American Naturalist*, **190** (4), 557–569.
- Wiggins, D. A. & Morris, R. D. (1986): Criteria for female choice of mates: courtship feeding and paternal care in the common tern. *The American Naturalist*, **128** (1), 126–129.
- Wiggins, D. A. & Morris, R. D. (1987): Parental care of the common tern *Sterna hirundo*. *Ibis*, **129** (S2), 533–540.
- Wiggins, D. A. & Morris, R. D. (1988): Courtship feeding and copulatory behaviour in the common tern *Sterna hirundo*. *Ornis Scandinavica*, **19** (2), 163–165.
- Williams, A. J. (1989): Courtship feeding and copulation by Hartlaub's gulls *Larus hartlaubii* and probable Hartlaub's x Greyheaded gull *L. cirrocephalus* hybrids. *Marine Ornithology*, **17** (1/2), 73–76.
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M. & Jetz, W. (2014): EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, **95** (7), 2027–2027.
- Yoshikawa, T. & Endo, S. (2017): Courtship and offspring feeding in passerines, a study using citizen volunteers. *Ornithological Science*, **16** (1), 59–63.
- Zima, P. V. Q. & Francisco, M. R. (2016): Reproductive behavior of the red-crested finch *Coryphospingus cucullatus* (Aves: Thraupidae) in southeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, **33** (4), 1–6.
- Банникова, А. А. (2013): К экологии рыжехвостой мухоловки *Muscicapa ruficauda*. *Русский орнитологический журнал*, **22** (839), 155–158.

Ирисова, Н. Л. (1997): К биологии гнездования индийской пеночки *Phylloscopus griseolus* на Алтае. *Русский орнитологический журнал*, **6** (18), 5–11.