

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V
PRAZE**

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Katedra ekologie



Statut a kondiční vlastnosti hnízdících samic čejek chocholatých *Vanellus vanellus*

Status and condition traits of breeding *Northern Lapwing Vanellus vanellus* females

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: prof. Mgr. Miroslav Šálek, Dr.

Diplomant: Bc. Soňa Smetanková

2015

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie
Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Smetanková Soňa

Ochrana přírody

Název práce

Statut a kondiční vlastnosti hnízdících samic čejek chocholatých *Vanellus vanellus*

Anglický název

Status and condition traits of breeding *Northern Lapwing Vanellus vanellus* females

Cíle práce

Studentka se bude ve spolupráci s dalšími členy výzkumného týmu podílet na hledání hnízd zájmového ptačího druhu, odchytu samic na hnízdištích a jejich měření dle standardních metodik. Práce bude doplněna průběžným pozorováním inkubujících samic v definovaných časových intervalech. Cílem práce bude vyhodnotit vztahy mezi samičím statutem (monogamní versus polygamní, alfa versus beta samice, primární versus sekundární samice), její kondicí (váha, morfologické rozměry, stav opeření), načasováním hnízdění a umístěním hnízda v kolonii. Dále bude posuzováno, zda a jak se samičí statut odráží v její investici do inkubačního úsilí.

Metodika

V průběhu hnízdní sezony 2014 budou na koloniích hnízdících čejek prováděny pravidelná pozorování hnízdících párů. Na základě těchto pozorování bude stanoven statut samic a určena míra úsilí rodičů věnovaného do inkubace vajec. Ve druhé polovině inkubace budou hnízdící samice odchyceny, změřeny a zváženy pro určení kondice, nafoceny pro stanovení stavu opeření a individuálně označeny. Předpokládáme získání vzorku cca 20 takto vyhodnocených samic. Po skončení sezóny budou data vyhodnocena a výsledky zpracovány pro vlastní DP.

Harmonogram zpracování

III. - VI.2014 - terénní práce v Českobudějovické pánvi pod vedením školitele a konzultanta

VII. - XI.2014 - studium literatury, vyhodnocení dat, konzultace výsledků

XII.2014 - III.2015 - příprava první verze / struktury DP, konzultace, zpracování DP

IV.2015 - odevzdání DP

Rozsah textové části

cca 40 stran + přílohy

Klíčová slova

bahňáci, čejka *chocholatá*, hnízdní ekologie, inkubace, ptáci, reprodukční úsilí, sociální status, tělesná kondice

Doporučené zdroje informací

Blomqvist D. et al. 1997: Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110:18-24.

Deeming D.C.(ed.) 2002: Avian Incubation. Behaviour, Environment, and Evolution. Oxford University Press.

Gronstol G.B.et al.2013:Chickgrowth and survival in northern lapwings *Vanellus vanellus* indicate that secondary females do the best of a bad job.*Avian.Biol.in press.*

Gronstol, G. B., et al. 2003: Predicting polygynous settlement while incorporating varying female competitive strength. *Behavioral Ecology* 14:257-267.

Hegyí,Z.& Sasvári L. 1998: Parental condition and breeding effort in waders.*J. Anim.Ecol.*67:41-53.

Ligon J.D. 1999:The Evolution of Avian Mating Systems. Oxford University Press. Web of Science ([http:// apps.webofknowledge.com](http://apps.webofknowledge.com))

Likér, A. & Szekely T. 1999: Parental behaviour in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 141:608-614.

Likér, A. & Szekely T. 1999: Mating pattern and mate choice in the *Lapwing*. *Ornis Hungarica* 8-9:13-25.

LislevandT.& Byrkjedal 1.2004: Incubation behaviour in male *Northern Lapwings Vanellus vanellus* in relation to mating opportunities and female body condition. *Ardea* 92:19-29.

Parish D.M.B. & Coulson J.C. 1998: Parental investment, reproductive success and polygyny in the lapwing,*Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour* 56:1161-1167.

Vedoucí práce

Šálek Miroslav, prof. Mgr., Dr.

Konzultant práce

RNDr. Radka Piálková, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 19.3.2014

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 19.3.2014

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan fakulty

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci „*Statut a kondiční vlastnosti hnízdících samic čejek chocholatých Vanellus vanellus*“ vypracovala samostatně pod vedením prof. Mgr. Miroslava Šálka, Dr. ve spolupráci s RNDr. Radkou Piálkovou, Ph.D., s použitím odborné literatury a dalších publikací uvedených v přehledu literatury a použitých zdrojů na konci této diplomové práce.

V Příbrami 08. 12. 2015

.....

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala zejména svému školiteli a vedoucímu diplomové práce Mirkovi E. Šálkovi za pomoc při zpracování získaných dat, konzultace a cenné připomínky při sepisování této diplomové práce. Velké poděkování patří R. Piálkové, V. Kubelkovi, M. Sládečkovi, A. Holubovi, S. Novotné, M. Nacházelové, K. Nohejlové a dalším, kteří se v roce 2014 podíleli na získávání jednotlivých dat a bez jejichž pomoci by tato práce jen stěží vznikla. V neposlední řadě děkuji své rodině, příteli a přátelům, kteří mi po celou dobu studia byli velkou oporou a plně mě podporovali.

V Příbrami 08. 12. 2015

.....

Abstrakt:

Diplomová práce „*Statut a kondiční vlastnosti hnízdících samic čejek chocholatých *Vanellus vanellus**“ popisuje jednotlivé interakce mezi párovacím statutem hnízdících samic, jejich tělesnou kondicí, načasováním hnízdění a umístěním hnízda v dané kolonii. Zároveň poukazuje na značné rozdíly v rozdělení inkubačního úsilí mezi partnery v jednotlivých párovacích svazcích.

Čejka chocholatá, coby nejběžnější zástupce skupiny bahňáků, je známa jako monogamně hnízdící bahňák. Přesto u řady čejčích populací byla opakovaně prokázána polygynie, jejíž míra napříč Evropou se pohybovala mezi 20 – 50 %. Výsledky pozorování uskutečněného na Českokubějovicku v roce 2014 potvrdily polygamní hnízdění, a to u 21,1 % z celkového počtu 38 pozorovaných samic.

Přestože sociální svazek ani velikost hnízdní kolonie neovlivnila míru rodičovského inkubačního úsilí, přizpůsobovali samci z větších kolonií své chování ve prospěch zvýšení párovací příležitosti a stávající hnízda inkubovali výrazně méně než samice. Na úkor poskytované rodičovské péče se věnovali toku a upřednostňovali získávání dalších partnerek, zatímco samičí inkubační úsilí bylo tím intenzivnější. Předpoklad vzniku polygynních svazků v koloniích s vyšším počtem hnízd a taktéž vztah tělesné hmotnosti a tělesné kondice na začátek hnízdění nebyl statisticky prokázán. Kondičně lepší samice inkubovaly své snůšky daleko méně, nežli kondičně slabší samice, což svědčí o lepší souhrnné péči o hnízdo. Ovšem samčí a samičí inkubační úsilí na tělesnou kondici hnízdících samic nemělo žádný vliv.

Klíčová slova:

bahňáci, čejka chocholatá, hnízdní ekologie, inkubace, ptáci, reprodukční úsilí, sociální status, tělesná kondice

Abstract:

The thesis „*Status and condition traits of breeding Northern Lapwing *Vanellus vanellus* females*“ describes the interaction between the pairing statute of nesting females, their physical condition, the timing and placement of nesting nests in the colony. At the same time it points out to significant differences in distribution of incubation efforts between partners in individual breeding pairs.

Northern lapwing, as the most common representative of the group of waders, is known as monogamously nesting wader. Yet in many lapwings population polygyny, has been repeatedly proved with a rate across Europe between 20 – 50 %. The results of observations made in České Budějovice in the year 2014 confirmed the polygamous nesting, namely 21,1 % from the total number of 38 females observed.

Although the social bonds or size of the breeding colony did not affect the extent of parental incubation efforts, males of the larger colonies adjusted their behavior in favour of increasing the mating opportunities and existing nests incubated significantly less than females. At the expense of provided parental care they engaged in mating call and preferred to attract other female partners. Meanwhile female incubation efforts have been more intense. The presumption of origin of polygynous unions in the colonies with a higher number of nests and also effect of body weight and body condition on the beginning of breeding season was not statistically proven. Females with better physical condition incubated their brood far less than females with weaker physical condition suggesting a more comprehensive care for the nest. However, male and female incubation efforts had no effect on the physical condition of breeding females.

Keywords:

waders, *Northern Lapwing*, nesting ecology, incubation, birds, reproductive effort, social status, physical fitness

Obsah

1. Úvod.....	10
1.1 Párovací systémy	11
1.2 Obecná charakteristika polygynie	13
1.3 Faktory podporující polygynii.....	14
1.4 Faktory ovlivňující samičí volbu.....	15
1.5 Modely polygynie.....	17
1.6 Kondice samic	18
1.7 Agresivita primárních samic	19
1.8 Modelový druh čejka chocholatá	21
2. Cíle práce	26
3. Metodika	27
3.1 Popis sledované lokality	27
3.2 Terénní práce	27
3.2.1 Vyhledávání hnízd	27
3.2.2 Přímé sledování hnízd.....	30
3.2.3 Odchyt samic.....	31
3.3 Zpracování a vyhodnocení dat	33
3.3.1 Kondice odchycených samic.....	33
3.3.2 Určení kolonií.....	33
3.3.3 Počátek inkubace.....	34
3.4 Statistické zpracování dat.....	34
4. Výsledky	35
4.1 Deskripce inkubačního úsilí	36
4.1.1 Vliv sociálního statutu a velikosti kolonie na presenci vs. absenci inkubačního úsilí	38
4.1.2 Vliv velikosti kolonie na vznik polygamních svazků	42
4.2 Velikost a kondice samic.....	42
4.2.1 Presence vs. absence inkubačního úsilí ve vztahu k samičí tělesné hmotnosti a kondici	44
5. Diskuze.....	45
5.1 Sociální statut hnízdících samic	45
5.2 Variabilita inkubačního úsilí	47
5.3 Důsledky velikostních a kondičních vlastností samic.....	49
5.3.1 Vztah hmotnosti a délky tarsu (konstituce) vyjadřující tělesnou kondici samic	49
5.3.2 Vliv tělesných kondičních vlastností samic na načasování hnízdění... 51	

5.3.3	Absence a presence inkubačního úsilí samce a samice ve vztahu k samičí tělesné hmotnosti a kondici	52
6.	Závěr	54
7.	Přehled literatury	55
8.	Přílohy	

1. Úvod

Párovací systémy popisují výběr a získávání partnera za účelem maximalizace reprodukční úspěšnosti (Šálek, 2005). Vyjadřují jakým způsobem a za jakých podmínek partnerské svazky vznikají a zanikají, kolik partnerů jedinec má, čím je daný svazek charakteristický a kdo z partnerů poskytuje potomkům rodičovskou péči (Emlen & Oring, 1977; Ligon, 1999; Beňo, 2012). Během života, ale i v průběhu hnízdní sezóny, může párovací statut jedinců nabývat různých podob (Byrkjedal & kol., 1997; Zöllner, 2003). To je způsobeno zejména rozdílnou mírou rodičovských investic poskytovanou samcem a samicí (Székely & kol., 2007).

Unikátní skupinu tvoří bahňáci (*Charadrii*), kteří mají mimořádně širokou diverzitu párovacích systémů (Pitelka & kol., 1974; Liker & Székely, 1999b). U této skupiny se setkáváme nejen s monogamií (Brunton, 1988), polygynií (Pitelka & kol., 1974; Šálek, 2005), polyandrií (Emlen & Wrege, 2004; Schamel & kol., 2004), ale taktéž s lekovými systémy (Lanctot & kol., 1997; Sládeček, 2015). Konečná forma polygamie je dána schopností jednoho pohlaví zamezit ostatním jedincům získat potencionální partnery, a to zejména přímou obranou partnerů, popř. nepřímou kontrolou klíčových zdrojů (Emlen & Oring, 1977; Sládeček, 2015).

V této práci se zaměříme na polygynní párovací systém, který je specifický variabilním inkubačním úsilím, a to nejen mezi partnery, ale zároveň i mezi jedinci stejného pohlaví (Székely & kol., 2007). Samice, která si vybere již spárovaného samce, obvykle přebírá většinu nebo dokonce celou rodičovskou péči (Slagsvold & Lifjeld, 1994). To se negativně odráží na její tělesné kondici a schopnosti přežít do další hnízdní sezóny (Alatalo & Lundberg, 1984; Kempnaers, 1995). I relativně nízká míra inkubačního úsilí poskytovaná samcem může udržet samici v dobré tělesné kondici.

Nabízí se otázka, proč v některých případech dávají samice přednost již spárovaným samcům před doposud nespárovanými samci, ačkoliv počet nespárovaných samců je dostačující. Samci totiž nedisponují žádnými prostředky, kterými by přímo donutili samici usadit se v jejich teritoriu a tudíž uzavření polygynního svazku je možné pouze na základě samičí volby (Sládeček, 2012). V této souvislosti se pokusíme objasnit, zdali velikost hnízdní kolonie, tj. aktuální počet hnízd ve skupině, ovlivňuje vznik jednotlivých párovacích svazků.

1.1 Párovací systémy

Mezi základní párovací systémy řadíme monogamii, polygamii a lekování (Ligon, 1999). Spolu s pohlavním výběrem a způsobem rodičovské péče o snůšku a mláďata jsou párovací systémy významnou součástí reprodukčních strategií (Šálek, 2005). Tyto důležité aspekty reprodukce jsou u ptáků spolu úzce provázané a každá evoluční změna v některém z těchto aspektů se odrazí i ve všech ostatních (Ligon, 1999; Beňo, 2012).

Velmi nákladná rodičovská péče společně s typem mláďat (prekociální, semi-prekociální a altriciální) je pro vývoj jednotlivých párovacích systémů klíčová (Sládeček, 2012). Čím jsou mláďata samostatnější, tím větší prostor se otevírá alternativním párovacím systémům (Székely & kol., 2007; Sládeček, 2012). Naopak u druhů s altriciálními mláďaty, která obvykle vyžadují biparentální péči, se setkáváme s monogamií (Ligon, 1999). V takto úzkém svazku může vlivem částečné či úplné ztráty péče o potomstvo, ať ze strany samce či samice, dojít k selhání hnízdění (Beňo, 2012). Z toho vyplývá, že polygynní systém mohou uzavírat jen ty druhy, kde není potřebná úplná biparentální péče, nebo kde samec může poskytovat péči více samicím.

V závislosti na některých parametrech prostředí se může párovací systém v rámci jednoho druhu lišit. Tzv. koncept monopolizace předpokládá, že jednotlivé párovací systémy jsou závislé na schopnosti jednoho pohlaví získat si partnera (Emlen & Oring, 1977). Partnera si daný jedinec získává buď přímo anebo prostřednictvím obrany teritoria, či jiných zdrojů (Sládeček, 2012).

Nejrozšířenějším párovacím systémem u převážné většiny ptačích druhů je sociální monogamie (Lack, 1968; Gill, 2007; Beňo, 2012), kde jedna samice pečuje o své potomstvo za úzké spolupráce s jedním samcem po určitou časovou dobu (hnízdní cyklus, hnízdní sezóna nebo doživotně; Ligon, 1999; Sládeček, 2012). Přestože se v živočišné říši vyskytuje sociální monogamie relativně vzácně, u ptáků je naopak převládajícím systémem, jenž se vyskytuje u více než 90% ptačích druhů (Emlen & Oring, 1977; Beňo, 2012; Sládeček, 2012). Výhodou úzké spolupráce samce a samice při péči o potomstvo je průměrně větší množství potomků, než v případě, kdy o své potomstvo pečuje samostatně jen jeden z nich (Lack, 1968).

Kromě sociální monogamie se může vyskytovat monogamie fakultativní, kde se o snůšku dokáže postarat pouze jeden z partnerů (např. samice je schopna sama inkubovat vejce nebo vykrmit mláďata). Druhy s fakultativní monogamií mohou vykazovat určitý polygammí potenciál a oběma jedincům se tak naskytuje možnost vzniku polygammího svazku nebo mimopárové kopulace. Mimopárové kopulace (EPC - *extra pair copulation*) jsou kopulace dvou jedinců, jenž nepatří do stejné sociální jednotky a které často vedou k mimopárovému oplodnění (EPF – *extra pair fertilizations*). Předpokládá se, že právě mimopárové kopulace mohly být mezníkem pro vznik některých polygammích párovacích systémů (Ligon, 1999; Beňo, 2012; Sládeček, 2012).

I přestože jsou ptáci známi zejména vysoce rozvinutou péčí o potomstvo, setkáváme se v menší míře s polygamií, která představuje svazek samce či samice s více partnery opačného pohlaví (Ligon, 1999; Šálek, 2005). U polygamie rozlišujeme polygynii a polyandrii. Polygynií rozumíme svazek jednoho samce současně s několika samicemi (Ligon, 1999). Samec zároveň brání teritorium, skupinu hnízd nebo všechny samice, s nimiž se páří. Rodičovskou péči poskytují buď oba partneři, nebo jen samice (Davies, 1989). Oproti tomu polyandrie, jakož to zajímavý párovací systém, představuje typ svazku, kde jedna samice vytváří svazek současně nebo postupně s více samci během jedné hnízdní sezóny (Ligon, 1999).

Zvláštním druhem párovacích systémů jsou systémy lekové, které lze přiřadit k promiskuitním párovacím systémům. Tento párovací systém je charakteristický svou nestálostí sexuálních či sociálních svazků mezi jedinci. Samci či samice, popř. obě pohlaví se páří volně mezi sebou s více partnery, bez vytvoření partnerského svazku (Höglund & Alatalo, 1995; Ligon, 1999; Beňo, 2012). Samci takových druhů se sdružují na tokaništích (tzv. lecích), kde obhajují malá teritoria a za velmi složitého toku se snaží nalákat samice ke kopulaci (Lanctot & kol., 1997; Sládeček, 2012). Samice samce navštěvují pouze za účelem páření a naopak samci neposkytují potomkům žádnou rodičovskou péči (Beňo, 2012). Mezi ptáky je výskyt lekových systémů poměrně vzácný (Ligon, 1999).

Jednotlivé projevy chování jsou podřízeny jednomu cíli a to dosažení maximálního reprodukčního úspěchu jedince (*fitness*; Šálek, 2005). Nejvýstižnějším měřítkem dosaženého reprodukčního úspěchu je množství odchovaného potomstva (Ligon, 1999; Šálek, 2005). V rámci uplatňování několika různých reprodukčních strategií v kombinaci s různými párovacími systémy tvoří ojedinelou skupinu bahňáci z řádu dlouhokřídlí (*Charadriiformes*; Székely & Reynolds, 1995; Šálek, 2005). Jedná se o taxon zahrnující 216 druhů, rozšířených na většině planety (Hudec & Šťastný, 2005).

1.2 Obecná charakteristika polygynie

Emlen & Oring (1977) se domnívají, že polygynní párovací systém je systém preferovaný samci, a že většina monogamních druhů bude vykazovat alespoň minimální polygamní potenciál. Jednotlivé druhy považujeme za polygynní, jestliže míra polygynie v některých z jejich populací přesáhne 5 % (Møller, 1986; Beňo, 2012). Samec se v tomto svazku může současně párovat s několika samicemi najednou (Berg, 1994; Hafsmo & kol., 2001). Dle pořadí, v jakém jednotlivé samice zahrní, hovoříme o samici primární, sekundární atd. (Slagsvold & Lifjeld, 1994; Liker & Székely, 1999b).

Přestože je polygynie v porovnání s ostatními polygamními párovacími systémy běžná, její výskyt ve srovnání s monogamním párovacím systémem je ojedinelý (Ligon, 1999). Již řadu let je polygynie intenzivně studována a zároveň je oblíbeným předmětem studia mnoha ekologů. Zatím se nepodařilo najít žádné univerzální vysvětlení evoluce polygynie, které by bylo platné pro všechny polygynní druhy ptáků, nebo alespoň pro různé populace stejného druhu (Beňo, 2012).

Největší pozornost byla věnována polygynii u *čejky chocholaté* (*Vanellus vanellus*), kde se v různých částech Evropy míra polygynie (vyjádřená % polygynních samic) pohybovala v rozmezí 20 – 54 % (shrnuto v: Šálek, 2005). Vzácně byly vyzorovány i svazky trigynní a tetragynní (Šálek, 2005). Samec *čejky chocholaté* se může současně párovat až se čtyřmi samicemi (Berg, 1994; Byrkjedal & kol., 1997; Parish & kol., 1997; Hafsmo & kol., 2001; Piálková, 2014).

Jednotlivé benefity a náklady, které vyplývají z polygynního svazku, se pro jednotlivé samice, ale i pro obě pohlaví, výrazně liší (Sládeček, 2012). Polygynie je párovací systém preferovaný samcem (Emlen & Oring, 1977; Székely & kol., 2007), který si polygammními svazky může zvýšit svůj celkový reprodukční úspěch (Parish & Coulson, 1998; Šálek, 2005). Výsledkem konfliktu mezi samcem a samicí je určitý kompromis, smíšený párovací systém, ve kterém řada *čejek* hnízdí pouze monogamně, zatímco někteří samci uzavírají partnerské svazky se dvěma, popř. vzácněji se třemi až čtyřmi samicemi, které následně zahnízdí a umístí snůšky v teritoriích těchto samců (Parish & Coulson, 1998; Zöllner, 2003; Olson & kol., 2008; Šálek, 2005).

1.3 Faktory podporující polygynii

Předpokladem pro vznik polygynie může být buď přítomnost samčí péče rozdělovaná mezi dvě a více snůšek, nebo naopak ztráta této samčí péče a její úplná postradatelnost (Ligon, 1999). V obou případech dochází ke střetu zájmů mezi samcem a samicí. Samec v polygynním svazku zvyšuje svou reprodukční úspěšnost produkcí více mláďat s více samicemi, a naopak jednotlivé samice tímto způsobem přicházejí o část samčí péče, která by jinak byla poskytnuta jejich potomstvu (Ligon, 1999). Částečným či úplným snížením rodičovské péče ze strany samce může obvykle dojít k poklesu počtu mláďat vyvedených z hnízda a tím i ke snížení reprodukční úspěšnosti samice (Hannon, 1984; Yasukawa & kol., 1990; Ferretti & Winkler, 2009).

Pro samice je polygynie nevýhodným svazkem, neboť při aplikaci polygynního párovacího systému obvykle přebírají většinu, nebo dokonce celou rodičovskou péči (Šálek, 2005). Uzavření polygynního svazku je možné pouze v návaznosti na samičí volbu, neboť samec nedisponuje žádnými prostředky, kterými by přímo donutil samici usadit se v jeho teritoriu (Sládeček, 2012). Klíčovou otázkou zůstává, proč jsou samice v některých případech ochotny uzavřít partnerský svazek s již spárovaným samcem a dávají mu tak přednost před doposud nespárovaným, ačkoliv jsou nespárovaní samci dostupní a jejich počet je dostačující (Ligon, 1999; Šálek, 2005; Sládeček, 2015).

Abychom mohli tuto otázku blíže objasnit, je třeba u daného druhu nebo populace zjistit, zda existují nějaké náklady (či dokonce zisky) spojené s polygynií, a jestli samice tyto náklady dokážou alespoň částečně vykompenzovat (Beňo, 2012). Benefity a náklady se pro jednotlivé samice, ale i pro obě pohlaví, značně liší (Sládeček, 2012). Samičí volba partnera bude ovlivňována nejen kvalitou samce, ale také kvalitou teritoria, přičemž s rostoucím rozptylem v kvalitě teritorií bude růst i míra polygynie v populaci (Emlen & Oring, 1977; Sládeček, 2012).

1.4 Faktory ovlivňující samičí volbu

Samičí volba může být ovlivněna kvalitou samce, popř. kvalitou teritoria, které samec brání. Pokud samice upřednostní k hnízdění kvalitu prostředí, stávají se potencionální partnerkou samce, který danou lokalitu brání (Ligon, 1999). Zdali se však rozhodne hnízdit v teritoriu samce s určitými vlastnostmi nebo dá přednost samci s kvalitním teritoriem nelze vždy rozlišit.

Grønstøl (1996) ve své studii prokázal vliv kvality samčích zasnubných letů *čejky chocholaté* na počtu samic ve svazku uzavřeném s konkrétním samcem. Úhel, který samec předvedl při vzdušných manévrech (*lopingu*), určil jak počet samic, které samec monopolizoval, tak počátek doby snášení. Úhel *lopingu* koreloval s denzitou zemních kroužkoců (*Annelida*), naopak denzita potravy, ani velikost teritoria nekorelovala s počtem samic v teritoriu určitého samce (Grønstøl, 1996; Sládeček, 2015). Autor se domnívá, že pokud je potrava ve všech teritoriích zastoupena v dostatečné míře, základní roli při samičím výběru partnera hraje právě kvalita samce.

Liker a Székely (1999b) se ve své studii zaměřili na podíl času, který jednotliví samci věnovali zasnubným letům. Prokázali, že bez ohledu na svůj budoucí úspěch všichni nespárovaní samci toku věnovali srovnatelné množství času, ovšem po spárování s první samicí se tento pattern měnil. I nadále se daleko více věnovali toku samci, kteří v budoucnu získali další samici. Můžeme se domnívat, že i čas věnovaný toku ovlivňuje samičí volbu potencionálního partnera. Na základě těchto zjištění je nepravděpodobné, že samice volí partnera na základě kvality teritoria, které samec brání.

Mezi benefity, které mohou ovlivnit samičí volbu, patří zejména podíl samce na inkubaci, vodění mláďat, aktivní obrana hnízda, či genetická kvalita samce.

Vzhledem ke své extrémně energetické náročnosti může být ukazatelem genetické kvality samce kvalita prováděných zásuných letů (Grønstøl, 1996). Tento ukazatel může vyjadřovat schopnost samce ochránit hnízdo, popř. své potomstvo před predátory - lépe hnízdo a následně mláďata ochrání samci s větší plochou křídel a s většími manévrovacími schopnostmi.

Liker a Székely (1999a) zkoumali rozdělení rodičovské péče *čejek* uvnitř partnerských svazků. Ve většině případů obstarávala inkubaci a vodění mláďat převážně samice, zatímco samec trávil více času obranou hnízda. Krom toho polygynní samci ve srovnání s monogamními inkubují méně a své investice rozdělují mezi obě snůšky tak, že více inkubují na sekundárních hnízdech než na primárních (Beňo, 2012). Pokud je primární samice schopna nedostatečnou míru rodičovských investic ze strany samce kompenzovat, pak teoreticky samec poskytuje 1/3 investic do primárního hnízda a 2/3 investic do sekundárního hnízda, aby tak maximalizoval svoji reprodukční úspěšnost (Grønstøl, 2003).

Dalším kritériem, které může ovlivňovat samičí volbu, je věk samce. Parish & kol. (2001) ve své studii zjistili navýšení hnízdní produktivity samců *čejky chocholaté* mezi prvním a druhým rokem o 40 % a mezi druhým a třetím rokem o dalších 10 %. To bylo dáno jak vyšším počtem samců v populaci, tak jejich polygamním potenciálem. V párech se mnohem častěji vyskytoval starší samec nežli starší samice, což si Weatherhead (1984) vysvětluje tím, že starší samec má větší zkušenosti, je fenotypově lepším rodičem, a tudíž bude poskytovat kvalitnější rodičovskou péči svému potomstvu. Vyššího věku se mohou dožít též jedinci s kvalitnější genetickou výbavou. Uzavřením svazku s geneticky kvalitnějším samcem získá samice inkluzivní fitness, tj. fitness samotného jedince, tak jeho příbuzných. Řada polygynních samců neposkytuje svým potomkům rodičovskou péči nebo poskytuje péči jen minimální, proto Weatherhead (1984) považuje za pravděpodobnější příčinu samičí volby genetickou výbavu samců.

Jak již bylo řečeno, samičí volba partnera na základě kvalit samce či kvalit jeho teritoria nelze vždy rozlišit. Z toho důvodu bylo formulováno několik teoretických modelů, jejichž cílem je vysvětlit vznik a udržování polygynie na úrovni druhu, populace anebo jedince (Verner & Willson, 1966).

1.5 Modely polygynie

Jedním z modelů popisující samičí volbu partnera, je **model polygynního prahu** (PTM – *polygyny treshold model*), který předpokládá, že pro samici je polygynní svazek vždy nákladný a tudíž samice zahnízdí s již spárovaným samcem pouze za předpokladu, že tento náklad bude kompenzován vyšší kvalitou samce nebo jeho teritoria (Searcy & Yasukawa, 1989; Grønstøl & kol., 2003a,b; Beňo, 2012). Abychom PTM mohli potvrdit, musí nastat několik předpokladů (Davies, 1989):

- samci brání teritoria, která se liší v kvalitě (např.: potravní nabídkou), což ovlivňuje samičí reprodukční úspěšnost,
- pro samice je polygynní svazek nákladný,
- samice si partnera vybírají na základě jeho kvalit nebo na základě kvalit teritoria
- samice hnízdí tam, kde se předpokládá jejich nejvyšší reprodukční úspěšnost.

Mnohem výhodnější bude pro nově příchozí samici vybrat si samce s velmi kvalitním teritoriem, přestože již v teritoriu jednu samici má, než si zvolit doposud nespárovaného samce, ovšem s nekvalitním teritoriem (Sládeček, 2012). Vztah mezi polygynií u *čejek chocholatých* a velikostí samčího teritoria, či jeho potravní kvalitou, nebyl zjištěn (Liker & Székely, 1999b). Krom toho se místa využívaná pro vyhledávání potravy často nepřekrývají s hnízdním teritoriem (Sládeček, 2012).

Jednou z alternativních hypotéz PTM je tzv. **hypotéza sexy synů** (*sexy son hypothesis*), která předpokládá, že náklady vyplývající z polygynního svazku jsou samici kompenzovány geneticky a umožní jí tak produkci „*sexy synů*“ (Weatherhead & Robertson, 1979). Synové polygynních samců s vynikající genetickou výbavou zdědí atraktivnost svého otce, což jim v následujících generacích poskytne větší šanci pářit se s více samicemi, rozmnožit se a danou ztrátu tak kompenzovat (Weatherhead & Robertson, 1979; Sládeček, 2012). Náklady, jenž vznikají samici, jsou v tomto případě kompenzovány geneticky, ovšem neprojeví se okamžitě, ale až s delším časovým odstupem.

1.6 Kondice samic

Polygynie je pro samice *čejky chocholaté* vždy spojena s určitými náklady. Samice, která si vybere již spárovaného samce, obvykle přebírá většinu nebo dokonce celou rodičovskou péči. Menší míra samčích investic může negativně ovlivnit její reprodukční úspěšnost. Uzavře-li samice se samcem polygammí svazek, může za sekundární postavení v rámci harému zaplatit např. ztrátou fitness způsobenou nižší rodičovskou péčí ze strany samce, který svou péči musí rozdělit mezi dvě snůšky. Čím o větší počet snůšek samec pečuje, tím méně samčích investic každá snůška dostane a zároveň se pro jednotlivé snůšky zvyšují náklady (Searcy & Yasukawa, 1989). U polygynního svazku tak musí samec rozdělit svou rodičovskou investici mezi dvě hnízda. Oproti samci, který si polygynií zvyšuje svoji reprodukční úspěšnost, je pro samice polygynie nevýhodným svazkem (Šálek, 2005). Primární samice přichází o část samčí péče a je proto v jejím zájmu zabránit nebo oddálit zahnízdění sekundární samice, aby ke snížení rodičovské péče ze strany samce nedošlo (Slagsvold & Lifjeld, 1994).

Přestože rodičovská péče může výrazně ovlivnit růst a zvýšit přežívání potomstva, pro samotné rodiče je velmi nákladná. Samice mají navíc vlivem snížení samčích rodičovských investic o to méně času na sebeudržování (např.: odpočívání, krmení, čištění peří; Grønstøl, 2003) a musí vynaložit více úsilí na výchovu mláďat. To nejenže vyžaduje velké energetické výdaje, ale také se negativně odráží na jejich kondici na konci hnízdní sezóny, kdy nejen samice čeká extrémně energeticky náročná cesta zpět na zimoviště. Špatná kondice zmenšuje pravděpodobnost přežití do další hnízdní sezóny a tím i pravděpodobnost budoucí reprodukce (Alatalo & Lundberg, 1984; Kempenaers, 1995; Houston & kol., 2005). Jelikož samice v polygynním svazku nemají dostatek inkubační podpory ze strany samce, musí často inkubovat samy a v případě vyhledávání potravy ji úplně přerušit (Ferretti & Winkler, 2009), čímž se zároveň zvyšuje riziko predace hnízd (Knight & Temple, 1988).

Výhody plynoucí pro samice *čejky chocholaté* z inkubační péče poskytované samcem rozebírá Lislevand (2001). Samotná inkubace je velmi energeticky náročná, proto dochází ke kompromisu mezi uspokojování vlastních energetických a nutričních potřeb a mezi požadavky embrya. Dojde-li během inkubace k opuštění hnízda, je zapotřebí délku absence přizpůsobit teplotě vajec tak, aby nedošlo k jejich

podchlazení pod teplotu „fyzilogické nuly“, při které dochází k zastavení vývoji embrya. U většiny druhů se teplota fyziologické nuly pohybuje mezi 25 – 27 °C (Sládeček, 2012).

Energii, kterou samice musí vynaložit na inkubaci svých snůšek, výrazně navyšuje znovuzahřívání vajec. Je evidentní, že samičí inkubační náklady mohou v průběhu hnízdní sezóny značně kolísat. Energetické náklady samice mohou být výrazně sníženy vlivem inkubační péče poskytované ze strany samce. Lislevand (2001) ve své studii prokázal vliv samčí inkubace na zvýšení průměrné teploty vajec při návratu samice na hnízdo. Současně může dojít ke zkrácení inkubační doby a ke zvýšení přežívání potomků. Bez samčí inkubační péče je samice nucena inkubovat snůšku samostatně. Důsledkem může být snížená samičí kondice v průběhu hnízdní sezóny, snazší podlehnutí samice a její snůšky vlivem predace (Hegyí & Sasvári, 1998) a následně snížení samičího reprodukčního potenciálu do budoucnosti (Székely & kol., 2007).

Aby ztráty v reprodukční úspěšnosti byly co nejmenší, snaží se samice část samčí péče, která jí samotné, ale i jejím potomkům chybí, vynahradiť vlastním zvýšeným úsilím. Primární samice *čejky chocholaté* kompenzují sníženou samčí péči v polygynním svazku daleko více než samice sekundární, jelikož samci více pečují o sekundární hnízda než o hnízda primární (alespoň co se inkubace týče; Grønstøl, 2003).

1.7 Agresivita primárních samic

Zájmem samice je vyjma klíčových zdrojů teritoria a samčí kvality i samcem vynakládaná rodičovská péče. Pro rezidentní samici (první partnerku samce) je hnízdění další samice v teritoriu samce nevýhodné. Čím dříve začne sekundární samice hnízdit v teritoriu samce (ve vztahu k primární samici), tím méně rodičovské péče ze strany samce dostane potomstvo primární samice. Reakcí rezidentní samice na přítomnost dalších samic v teritoriu daného samce je tak velmi často zvýšená agresivita (Sládeček, 2012). Agresivita samic v tomto směru patrně souvisí s jejich velkými investicemi do reprodukce, na rozdíl od samců, kteří v porovnání se samicemi investují mnohem méně. Samice vynakládají mnoho energie nejen do samotné snůšky, ale taktéž do inkubace vajec a vodění mláďat (Cramp & Simmons

1983; Šálek, 2005). Jejich snahou je vytěžit maximum nejenom z klíčových zdrojů v teritoriu samce (Berg, 1994), samčího inkubačního úsilí (Lislevand, 2001), ale především z jeho pozdější péče o potomstvo (Liker & Székely, 1997). Rezidentní samice může mít důvodů k agresivitě mnohem více. Příčina může spočívat v obraně hnízda před hnízdním parazitismem nebo jeho úplným zničením, soutěží o prostor a potravu, monopolizaci samce pro případné další hnízdění a v neposlední řadě v samotné obraně a rodičovské péči ze strany samce, která zdaleka není u polygynních druhů samozřejmá (Slagsvold & Lifjeld, 1994). Agresivita rezidentní samice spočívá nejen v přímém odstrašení dalších samic z teritoria, ale zejména v oddálení usazení samic v tomto teritoriu (Slagsvold & Lifjeld, 1994).

Agresivitu samic vůči imitacím samce a samice *čejky chocholaté* experimentálně pozorovali ve své studii Liker & Székely (1997). Na počátku hnízdního cyklu byl počet ataků vůči samičím imitacím výrazně větší, než vůči imitacím samčím. Během hnízdního cyklu množství ataků na samičí imitace výrazně klesalo, kdežto míra ataků na samčí imitace se nijak neměnila. Podobné agresivní chování bylo zpozorováno i u řady dalších polygynních druhů (shrnutí v: Slagsvold & Lifjeld, 1994).

Rezidentní samice jsou nejagresivnější právě během počátku hnízdního cyklu (stavba hnízda, snášení vajec), čili ještě před inkubací vajec (Orians, 1980; Pinxten & Eens, 1990; Sandell & Smith, 1996), kdy se snaží zabránit brzkému zahnízdění sekundárních samic. S pokročilostí hnízdního cyklu míra agresivity primárních samic výrazně klesá, neboť je časově i energeticky náročná (Kempnaers, 1995). Navíc pravděpodobnost úspěšného odrazení dalších samic není příliš velká. Soužití samice a jejího hnízda v těsné blízkosti dalších samic může být částečně výhodou při obraně proti případným predátorům (Slagsvold & Lifjeld, 1994). Snůšky sekundárních samic *čejky* bývají oproti snůškám primárních samic obvykle zpožděny jen o několik dní (medián = 4; Šálek, 2005). Na ojedinělém příkladu Hafsmo & kol. (2001) prokázali obdobné zpoždění i u snůšek dalších samic.

Samec může reagovat na konflikt mezi jednotlivými samicemi vznikem polyteritoriality, tj. obranou několika (nejčastěji dvou) navzájem od sebe prostorově oddělených teritorií (Slagsvold & Lifjeld, 1994). Polyteritorialita byla prokázána u 2 z 55 polygynních samců *čejky chocholaté*. Vzdálenost mezi jednotlivými teritorii tvořilo jen několik desítek metrů (Parish & kol., 1997). Samec se polyteritorialitou

může pokusit uvést sekundární samici v omyl ohledně svého párovacího statutu (*deception hypothesis*; Alatalo & Lundberg, 1984; Sonerud, 1992). Pokud se samice nechá oklamat je její volba hodnocena jako maladaptivní, ovšem jak shrnují Slagsvold & Lifjeld (1994), u řady druhů bylo prokázáno, že sekundární samice párovací statut samce znají.

1.8 Modelový druh čejka chocholatá

Jednoznačně největší pozornost byla věnována polygynnímu párovacímu systému u *čejky chocholaté* (Sládeček, 2012). Vzhledem ke své početnosti je vyhledávaným modelovým druhem pro studium párovacích systémů, které u *čejky* dosáhly extrémní diverzifikace. Tento hojně a relativně dobře prozkoumaný palearktický bahňák byl do nedávné doby považován za typicky monogamní druh (Glutz von Blotzheim & kol., 1975; Hudec & Šťastný, 2005; Šálek, 2005), ovšem v různých evropských populacích byla opakovaně zjištěna polygynie (hnízdění dvou nebo více samic v teritoriu jednoho samce; Ligon, 1999; Šálek, 2005). V různých částech Evropy se zjištěná míra polygynie (vyjádřená % polygynních samic) pohybovala mezi 20 – 54 %. Vzácně byly zjištěny i svazky trigynní a teragynní (celkem 7 prací, shrnuto v: Šálek, 2005; Sládeček, 2012). Nejmenší míra polygynie byla zjištěna v maďarské pustě. Liker & Székely (1999b) patrně vidí příčinu v relativně homogenní a malé úživnosti pusty v porovnání s ostatními plochami, kde byly studie prováděny. Marginálně byly u *čejky* zjištěny i vícenásobné snůšky, či postupná polyandrie (Blomqvist & Johansson, 1994).

Je prokázáno, že menší část samců, zejména starších (Glutz von Blotzheim & kol., 1975), se vrací na hnízdiště ze zimovišť dříve a přednostně si vybírá nejlepší teritoria (Šálek, 2005). Tato teritoria pak brání před ostatními samci, kteří přilétají později, zejména ve velkých smíšených hejnech společně se samicemi (Cramp & Simmons, 1983). Teritoriální jsou i spárované samice, které aktivně brání jednotlivá teritoria kvalitních samců před usazením dalších samic a snaží se zamezit případnému polygamnímu svazku (Parish & Coulson, 1998).

Čejka chocholatá, coby typický zástupce podřádu bahňáků z čeledi kulíkovitých (*Charadriidae*), obývá převážnou část Palearktu (Svensson & kol., 2012). I přes trvalý úbytek v posledních desetiletích je *čejka* stále nejběžnější a

nejpočetnější hnízdící druh bahňáka v České republice. Odhaduje se početnost do 10 000 hnízdících párů (Šťastný & kol., 2006). I tak je řazena mezi nejrychleji ubývající ptačí druhy nejen naší krajiny. Významný je i pokles napříč Evropou – celkem ve 22 evropských zemích (Pakkala & kol., 1997 ex. Hagemeijer & Blair, 1997), včetně těch, kde je početnost *čejek* největší, a to Velká Británie, Nizozemí, Polsko, Maďarsko, Bělorusko a evropská část Ruska (BirdLife International, 2004; Kubelka, 2014). Nehnízdí pouze v Portugalsku a v Itálii (Šťastný & kol., 2006).

Vzhledem k intenzifikaci zemědělství a změnám v krajinné struktuře došlo za poslední desetiletí k drastickému úbytku tohoto druhu. Z některých oblastí *čejky* prakticky vymizely. Její stavy se snížily i na tradičních hnízdištích v jižních a východních Čechách i na jižní Moravě (Zámečník & kol., 2015). Přestože se uvádí, že ještě v polovině 80. let u nás hnízdilo 20.000 – 40.000 párů (Šťastný & kol., 2006), mapování v letech 2001 – 2003 potvrdilo výrazný pokles populace zhruba o 70 % (Zámečník & kol., 2015). Dnes čítá populace České republiky něco kolem 7.000 – 10.000 hnízdících párů (Šťastný & kol., 2006).

Současný způsob obhospodařování luk je zcela odlišný od dřívějšího, který se u nás praktikoval do 60. let 20. století. *Čejky* mají daleko vyšší hnízdní úspěšnost na vlhkých loukách kde se ve vegetačním období pase dobytek a tráva se nekosí. Extensivní pastva udržuje optimální výšku vegetace a zároveň zvyšuje potravní nabídku dané lokality. Bohužel dnešní pastva na nivních loukách jako na tradičních hnízdištích je jen minimální (Zámečník, 2013; Zámečník & kol., 2015). Při sklizni travní hmoty bývají mláďata *čejek* ještě nevzletná a hrozí jejich zabití, jelikož se tisknou k zemi a spoléhají na své kryptické zbarvení (Zámečník, 2013). Stále trávající pokles početnosti *čejky chocholaté* se i přes řadu ochranných aktivit zatím nedaří zastavit (Delany & kol. 2009; O'Brien & Wilson, 2011). Hnízdní populaci *čejky*, ale i dalších druhů bahňáků v některých evropských zemích podporuje speciální agroenvironmentální opatření (AEO), jejichž cílem je zachovat vhodná hnízdiště v dobrém stavu (Sheldon & kol., 2004; Kubelka & kol., 2012a).

Čejka je zavalitý pták, který dosahuje přibližně velikosti holuba (délka těla cca 32 cm, rozpětí křídel cca 85 cm, hmotnost 130 – 330g). Zbarvení je u obou pohlaví podobné, kovově třpytivě černozeleňé opeření na hřbetě kontrastující s bílou spodinou a černobílou obličejovou maskou. Samička má stejné zbarvení jako sameček, avšak méně kontrastní, na hrudi má bíle skvrnitou pásku a v létě se navíc

od samce liší kratší chocholkou. Právě úzkou vztyčenou chocholkou je *čejka* charakteristická a dala ji druhové jméno. Během letu je *čejka* rozpoznatelná i z velké dálky, zejména pomalým plácavým máváním křídlů, která jsou zespodu bílá a shora černá. Ocas je bílý s černým koncovým lemem a ocasní krovky jsou skořicově hnědé. V průběhu zimy mají obě pohlaví pod zobákem větší bílé pole a na svrchní straně těla šupinatou kresbu. Přestože je mladý pták podobný dospělému jedinci v průběhu zimy, liší se od něj výrazně kratší chocholkou a úplnými světlými lemy per (ne jen na špičkách per), což na svrchní straně těla tvoří výraznější vroubkovanou kresbu (Hudec & Šťastný, 2005; Svensson, 2012; Zoubková, 2013).

Čejka chocholatá hnízdí na zemi. Preferuje otevřenou krajinu nižších poloh, která jí poskytuje dobrý rozhled umožňující včas zareagovat na blížícího se predátora (Cramp & Simmons, 1983) a kde viditelně inkubuje svou snůšku (Hudec & Šťastný, 2005). Zpravidla hnízdí jednou ročně v monogamním, či polygynním svazku (Cramp & Simmons, 1983; Kubelka, 2014). Načasování jejího hnízdění je bezprostředně ovlivňováno výkyvy počasí (Both & kol., 2005; Musters & kol., 2010), které mohou významně ovlivnit nejen úspěšnost líhnutí snůšek (Hegyi & Sasvári, 1998; Chamberlain & Crick, 2003), ale zejména přežívání mláďat (Jackson & Jackson, 1975; Galbraith, 1988b; Beintema & Visser, 1989; Beintema & kol., 1991; Eglinton & kol., 2010). K hnízdění využívá různé typy mokřadních biotopů s nízkou a řídkou vegetací (Kubelka, 2014), např. okraje rybníků, mokré louky a pastviny, drobné mokřady a prameniště (Hudec & Šťastný, 2005; Zámečník, 2013), odkud má dokonalý přehled o predátorech (Zámečník, 2013). Přestože tato stanoviště představují pro *čejky* optimální hnízdní i potravní prostředí, v průběhu jara zamokřená místa často vysychají či úplně chybí (Zámečník & kol., 2015) a tak jsou *čejky* nuceny využívat i náhradní sušší potravní stanoviště jako jsou zemědělsky obhospodařované travní porosty a orná půda (Cramp & Simmons, 1983; Shrubbs, 2007; Kubelka, 2014, Zámečník & kol., 2015).

Čejka preferuje louky a další biotopy s šedohnědým zbarvením a naopak se zcela vyhýbá loukám výhradně zeleným. Tento podstatný prvek hraje u *čejky* roli při výběru hnízdiště (Klomp, 1954). Na rozdíl od jednotvárně zelených souvislých travních porostů poskytují šedohnědé plochy s místy prosvítající půdou a s méně rozvinutou vegetací důležité podmínky pro úspěšnou reprodukci, tj. dostatečný výhled z hnízda, což umožňuje včasnou reakci na blížícího se predátora, méně

náročný pohyb v porostu, snadnější sběr potravy na půdním povrchu a větší šance ukrytí hnízd před predátory ze vzduchu (Klomp, 1954; Glutz von Blotzheim & kol., 1975, Cramp & Simmons, 1983; Baines, 1990; Šálek, 1993).

Čejky začínají hnízdit velmi brzy a jejich hnízda jsou tak ohrožována všemi jarními pracemi na polích i loukách (Zámečník & kol., 2015). První čejčí snůšky lze objevit již v druhé polovině března, přestože hlavní období snášení připadá až na začátek dubna (Zámečník, 2013). Kompletní snůšku v naprosté většině tvoří čtyři vejce, jako je tomu ostatně i u většiny druhů bahňáků (Hudec & Šťastný, 2005). Přesto ve výjimečných případech nacházíme snůšky se 2 – 3 vejci, popř. snůšky až se 7 vejci (Cramp & Simmons, 1983; Klabník, 1984; Cramp, 1990). Vejce mají olivově žlutohnědé zbarvení s drobnými až velkými černými nebo černohnědými skvrnami (Hudec & Šťastný, 2005). Každé z vajec představuje přibližně 11 % váhy samice (Galbraith, 1988a; Kubelka, 2014), přičemž velikost vajec v náhradních snůškách (Galbraith, 1988b; Šálek, 1995b; Hegyi, 1996) a ve snůškách sekundárních samic (Grønstøl, 1997) bývá obvykle menší. Velikost jednotlivých vajec je pozitivně korelována se samičí tělesnou kondicí, ovšem ne s její váhou (Galbraith, 1988c; Hegyi & Sasvári, 1998). Čejčí vejce jsou snášena denně, obden nebo s přestávkou jednoho i více dnů. Samotná inkubace začíná snesením posledního nebo předposledního vejce a zpravidla trvá 21 – 25 dní, za špatného počasí to může být i déle (Jackson & Jackson, 1975; Galbraith, 1988a; Formánek & kol., 1995; Zámečník, 2013). Přestože inkubují oba rodiče, většina inkubace spadá na samici, zatímco samec pomáhá částečně zejména s denní inkubací (Cramp, 1990; Lislevand & Byrkjedal, 2004; Lislevand & kol., 2004; Jongbloed & kol., 2006).

Dojde-li během hnízdního cyklu ke zničení snůšky, jsou velmi časté snůšky náhradní. Samice čejky je schopna po ztrátě snůšky snést až čtyři náhradní (Klomp, 1951; Formánek & kol., 1995), ovšem v průběhu hnízdní sezóny ubývá vhodných míst pro zahníždění i následné vodění mláďat. Nejpozdější snůšky jsou tak snášeny během května, výjimečně začátkem června (Šálek, 1995; Hudec & Šťastný, 2005; Shrubbs, 2007; Kubelka, 2014). Náhradní snůšky již nebývají tak kvalitní a početné jako snůšky první (Šimková, 2010).

Nejčastější ztráty čejčích snůšek bývají spojovány s predací, zemědělskými pracemi, případně s pasením dobytka (Baines, 1990; Martin, 1993; Sheldon & kol., 2007). Predátory můžeme rozdělit na predátory pozemní, čili savce a predátory ptačí,

tj. nebezpečí přicházející ze vzduchu (Štorek, 2011). Hnízda a mláďata *čejek* jsou nejčastějším zdrojem potravy *lišky obecné* (*Vulpes vulpes*), krkavcovitých ptáků (*Corvidae*), dravců (*Falconiformes*), lasicovitých šelem (*Mustelidae*), *motáka pochopa* (*Circus aeruginosus*) či toulavých koček (Teunissen & kol., 2008). Podíl na zvyšující se predaci má také zarůstání krajiny náletovými dřevinami, jenž jsou krkavcovitými ptáky a dravci využívány jako pozorovatelné. Z těchto míst jsou predátoři schopni čejčí hnízda snadno nalézt a vyplenit (Berg & kol., 1992). Míra predace je individuální dle jednotlivých stanovišť, ovšem v některých případech může být predována více než polovina hnízd (Zámečník & kol., 2015).

V návaznosti na vysokou míru predace došlo u *čejky* k vyvinutí morfologické a behaviorální adaptace snižující míru predace. Jde zejména o atakování ptačích predátorů v kombinaci s koloniálním hnízděním (Berg & kol., 1992; Šálek & Šmilauer, 2002; Zoubková, 2013) a kryptickým zbarvením hnízd i vajec – oproti inkubujícím rodičům, kteří na hnízdech sedí nekrytě (Šálek & Cepáková, 2006; Zoubková, 2013). Berg & kol. (1992) ve své studii uvádějí, že až 92% *čejek* minimalizuje vliv ptačích predátorů tím, že hnízdí v koloniích (až 28 hnízd v kolonii). *Čejka* volí mezi dvěma způsoby aktivní obrany hnízda, a to podle typu predátora, proti kterému je obrana směřována (Štorek, 2011; Zoubková, 2013). Jedná-li se o predátora, který neohrozí bránícího dospělého jedince na životě (zejména ptačí predátoři), odpovídá *čejka* na přítomnosti predátora agresí v podobě náletů, které mohou vyvrcholit i fyzickým kontaktem s následkem zranění některého z účastníků konfliktu. Naopak u predátorů, kteří představují pro bránícího jedince vážné nebezpečí (většinou se jedná o šelmy), nepodstupuje *čejka* riziko útoků na predátora a raději odvádí pozornost od hnízda (Elliot, 1985a).

Pokud *čejky* objeví vhodnou lokalitu k zahnízdění, často hnízdí v početnějších skupinách, tzv. volných koloniích, které se snáze ubrání případnému predátorovi než jednotlivě hnízdící páry (Zámečník, 2013). Ty však nejsou zdaleka tak obvyklé, jako tomu bylo dříve. V současné době spíše zpozorujeme jen jednotlivé páry anebo dvojice párů (Šálek, 2000). Při společném hnízdění více párů mohou *čejky* včas odhalit případného predátora a zároveň tak dochází ke snížení míry predace jejich hnízd (Berg & kol., 1992; Šálek & Šmilauer, 2002). Rovněž se snižují nároky hnízdícího jedince, který může část ostražitosti přenechat na svých susedech. Odhalí-li *čejky* blízkého se predátora, mohou při zahánění společného nepřítele

využít aktivní obrany svých sousedů, čímž se výrazně zvyšuje efektivnost antipredačního chování (Zoubková, 2013).

Společné hnízdění může přinášet i jistá negativa – početnější skupiny ptáků mohou snáz upoutat pozornost predátorů než jednotlivá hnízda nebo malé skupiny. Je známo, že predátoři opakovaně navštěvují místa předchozího loveckého úspěchu a vracejí se tak pro snadnou kořist. K postupnému i úplnému vyplenění může dojít, pokud i přes vyšší počet bránících jedinců je predátor silnější a tudíž ho hnízdící ptáci nejsou schopni zahnat. V našich zeměpisných podmínkách se zpravidla jedná o šelmy (Seymour & kol., 2003; Štorek, 2011). Aby *čejka* uchránila své hnízdo, volí v případě ptačích predátorů většinou nálety, případně střet s ptačím predátorem (káně, pochop, vrána; Zoubková, 2013).

2. Cíle práce

Jedním z cílů této předložené práce bylo vyhodnotit vztahy mezi samičím párovacím statutem (monogamní vs. polygamní), tělesnou kondicí (určenou na základě tělesné hmotnosti a délky pravého tarsu), načasování hnízdění a umístění hnízda v dané kolonii. Studie si dále kladla za cíl prozkoumat vliv samičeho párovacího statutu na míru inkubačního úsilí, a to zejména prostřednictvím níže uvedených otázek:

- 1) Ovlivňuje párovací statut a velikost hnízdního uskupení míru inkubačního úsilí rodičů či jejich případnou inkubační absenci?
- 2) Ovlivňuje velikost hnízdního uskupení vznik polygynního párovacího svazku?
- 3) Souvisí načasování hnízdění s tělesnými vlastnostmi hnízdících samic (tj. tělesná kondice a tělesná hmotnost)?
- 4) Jak se odráží míra inkubačního úsilí rodičů či jejich případná inkubační absence na tělesné kondici hnízdících samic?

3. Metodika

3.1 Popis sledované lokality

Sledovaná plocha o celkové rozloze zhruba 50 km² zemědělské půdy se nacházela v jižních Čechách, západně od Českých Budějovic, na území Českobudějovické rybníční pánve (49°15'N, 14°05'E). Pro účely diplomové práce byla využita data získaná z lokalit Břehov Z, Čakov S, Čejkovice S, Češňovice JZ, Dívčice SZ, Jaronice S, Knížecí rybník Z, Nové Dvory, Olší V, SHR Pastviny, Vyšatov SS, Zavadilka, Zbudov ŽST SV, Žabovřesky SV (pracovní názvy lokalit). Nadmořská výška sledovaného území se pohybovala v rozmezí 380 – 410 m n. m. Každoročně zde hnízdí přibližně 100 párů *čejky chocholaté* (Piálková, 2014).

Po celou dobu hnízdní sezóny 2014 (od konce března do poloviny června) byl na Českobudějovicku zjišťován statut a kondiční vlastnosti hnízdících samic *čejky chocholaté*. Celá tato oblast již mnoho let vytváří rozsáhlá útočiště vhodná nejen pro hnízdění *čejky chocholaté*, ale i pro jiné druhy bahňáků [např.: *Kulík říční (Charadrius dubius)*] a to zejména díky vhodným vlhkým biotopům, na kterých *čejka* hnízdí či sbírá potravu (Šálek & Cepáková, 2006; Bulla & kol., 2012; Řezáčová, 2012; Zoubková, 2013).

3.2 Terénní práce

3.2.1 Vyhledávání hnízd

Přestože terénní práce probíhaly po celou dobu hnízdní sezóny, klíčové bylo období na přelomu března a dubna, kdy docházelo k výběru hnízdišť a začátku hnízdění (Kubelka & kol., 2014). Zejména díky akrobatickému letu, kontrastnímu černobílému zbarvení, pronikavým voláním kvííí-vit a nízké vegetaci byly *čejky* v tomto období nejsnáze zjištělné. Jejich početnost na obsazených lokalitách dosahovala maximálních hodnot. *Čejky* a jejich hnízda jsme vyhledávali za účasti celého pracovního týmu i několika dobrovolníků po celý den, nicméně jejich aktivita výrazně klesala za větrného počasí a také v časných odpoledních hodinách za velmi teplých slunečných dní. Hledání nových hnízdišť bylo rovněž velmi přínosné i v následujícím hnízdním období, přestože se již mohlo jednat o náhradní snůšky na tzv. provizorních hnízdištích. Prioritou bylo zmapovat co největší počet *čejčích*

hnízdíšť za dané hnízdní období (Kubelka & kol., 2012a; Kubelka & kol., 2012b; Kubelka & Šálek., 2013). Celkem bylo v roce 2014 na Českobudějovicku nalezeno 134 čejčích hnízd.

Na základě zkušeností z předchozích let byla hnízda systematicky dohledávána propátráváním ploch pomocí stativových (např.: SWAROVSKI ATX 25–60 x 65) či binokulárních dalekohledů (o rozlišení nejméně 10 x 50) na předem vytipovaných lokalitách. Mezi sledované plochy byla zařazena především všechna známá tradiční hnízdiště *čejek chocholatých*. Vybrané lokality byly dostatečně přehledné i z větší vzdálenosti, tak aby hnízdící *čejky* neopustily hnízdo, popř. nezměnily své dosavadní chování. Již za brzkých ranních hodin jsme jednotlivé lokality objížděli a z pozorovacích míst na okrajích pozemků, popř. z auta, sledovali přítomnost a početnost *čejek*. Následně byl z pozorovacího místa za pomoci vysílačky navigován k nalezeným hnízdům vybraný člen týmu. V obtížně přehledných lokalitách (např. podmáčená oraniště) s vyšším výskytem *čejek* jsme jednotlivá hnízda následně dohledávali procházením dané lokality tzv. rojnicí o 6 až 10 lidech (podrobněji Kubelka & kol., 2012c). S ohledem na počasí, byly práce uspořádány tak, aby nedocházelo k systematickému rušení jedné lokality po dobu delší než 1 – 2 hodiny (Sládeček, 2015). V přibližně týdenních intervalech byly za účelem zjištění osudu hnízda prováděny několikaminutové kontroly. Za úspěšně vylíhnutá hnízda byla považována ta hnízda, u nichž byla nalezena líhnoucí se kuřata, případně presence či absence většího množství drobných úlomků skořápek v hnízdní kotlince, které tam zůstávají po líhnutí mládřat, ovšem ne při predaci (Šálek & Šmilauer, 2002; Mabee & kol., 2006; Sládeček, 2015). V době předpokládaného líhnutí kuřat byly návštěvy častější (Kubelka, 2014). I přes zvýšenou návštěvnost hnízd nedošlo ke zvýšení míry predace (Fletcher & kol., 2005; Kragten & kol., 2008). Hledání dalších hnízd v průběhu hnízdní sezóny se věnovali většinou jednotlivci, případně 2 – 3členné skupiny.

Při vyhledávání hnízd byla též velmi nápomocná akce Čejkování, pořádána v období, kdy již převážná část *čejek* inkubovala své snůšky, ale zároveň ještě nebylo plošně provedeno vláčení oranišť, kdy by tak *čejky* o svá vajíčka mohly kompletně přijít. Čejkování v jižních Čechách se uskutečnilo první dubnový víkend, tj. 4. – 6. dubna 2014. Akce se zúčastnila řada zkušených ornitologů, ale i pouhých příznivců *čejky chocholaté*. Celkově se za celý víkend sešlo 8 – 12 účastníků.

Pro každé nalezené hnízdo se snůškou se zakládala hnízdní karta, do které se zaznamenávaly následující údaje: ID hnízda, datum nálezu, název lokality, typ biotopu, ve kterém se hnízdo nacházelo, pozice GPS hnízda, poloha hnízda vzhledem k okolním hnízdům (samostatné hnízdo, hnízdo v kolonii, poloha hnízda v kolonii; Piálková, 2014), výška porostu, počet vajec ve snůšce, jejich délka a šířka a v neposlední řadě začátek hnízdění. Délka a šířka vajec byla měřena posuvným měřítkem v náhodném bodě. Na ostrém pólu byla lihovým fixem jednotlivá vejce označena římskou číslicí. Začátek inkubace odpovídal dni snesení třetího vejce, ovšem pokud byla nalezena kompletní snůška, začátek inkubace a předpokládaný den líhnutí byl odhadnut na základě vodního testu (van Paassen & kol., 1984; Šálek, 1995a; Kubelka & kol., 2013; Kubelka, 2014). ID hnízda bylo zaznamenáno lihovým fixem na světlý kamínek, umístěný zhruba 5 cm od okraje hnízdní kotlinky, což umožňovalo spolehlivě identifikovat hnízdo např. při selhání přesnosti GPS u větší skupiny blízko umístěných hnízd (Sládeček, 2015).

Hnízdní biotop byl zařazen do jedné z 15 kategorií rozlišených podle pěstované plodiny: oraniště, podmítnuté strniště, čerstvě zvláčené případně oseté pole, obilí (nebylo-li možné rozlišit, zda se jedná o ozim či jařinu), ozim, jarní obilovina, řepka, kukuřice, fazole, brambory, úhor (pole nechané ladem, ruderální plocha), louka, pastvina, jetel a dno upuštěného rybníka (též: Kubelka, 2014).

Pro snadnější opětovné dohledání byla hnízda označena tenkým cca 70 cm dlouhým vrbovým prutem, zapíchnutým šikmo do země, ve vzdálenosti 10 metrů od hnízda. Naopak hnízda umístěná v rizikových biotopech (zejména hnízda na oraništích a zvláčených polích připravených k osetí), kterým hrozilo nebezpečí zničení zemědělskou technikou, se po předchozí dohodě s hospodařícími zemědělci značila dvěma bambusovými opěrami o výšce 180 – 210 cm, jejichž horní okraj byl reflexně označen výstražným červeným sprejem. Tyče se umísťovaly z každé strany na řádku ve vzdálenosti cca 5 m od hnízda, což upozornilo zemědělce, aby se takto označeným hnízdům včas vyhnuli a nedošlo tak k následnému zničení hnízda (Zámečník, 2013). Opatření umožnilo vylíhnutí řady hnízd, která by jinak byla zničena zemědělskou technikou (Kubelka, 2014). Tento způsob značení nesnížil kypsi hnízd a neměl prokazatelný vliv na predaci hnízd (Galbraith, 1987; Fletcher & kol., 2005; Kragten & kol., 2008; Štorek, 2011).

3.2.2 Přímé sledování hnízd

Za účelem zjištění inkubačního úsilí rodičů a identifikaci statutu hnízdících samic *čejek chocholatých* jsme prováděli ve 2 – 3 členné skupině přímé pozorování vybraných lokalit. Sociální statut byl určen podle počtu samic hnízdících současně v teritoriu jednoho samce. Za polygamní byla považována taková hnízda, kde byl v průběhu jednoho pozorování prokazatelně zpozorován samec inkubující dvě hnízda, či opakovaně danému hnízdu vykazoval teritoriální chování (též: Sládeček, 2015). Samice v polygynním svazku, která započala snůšku jako první, byla označena jako primární samice (*primary female*), zatímco samice, která začala snášet jako druhá, byla nazývána samicí sekundární (*secondary female*) atd., podle pořadí, ve kterém samice v hnízdě zahnízdlily (Slagsvold & Lifjeld, 1994; Liker & Székely, 1999b). Za monogamní hnízda byla považována hnízda osamocená, hnízda v koloniích s detailně známým párovacím rozvržením či hnízda v malých skupinách, u kterých bylo možné vyloučit existenci nenalezených hnízd na základě celkového počtu ptáků vyskytujících se na dané lokalitě (též: Sládeček, 2015). Pozorování inkubujících ptáků probíhalo po celou dobu inkubačního období do samotného vylíhnutí mláďat, anebo v opačném případě zničení hnízd predátory, případně zemědělskou technikou.

Jednotlivá pozorování byla přesně organizována, probíhala podle předem stanoveného plánu, a pozorované jevy a procesy byly přesně definovány. Vybrané lokality musely být dostatečně přehledné i z větší vzdálenosti tak, aby hnízdící *čejky* nebyly sledováním rušeny. Pozorování jsme prováděli z úkrytu při okraji pole (posed, strom, atd.), případně přímo z osobního automobilu, ovšem vždy s dobrým výhledem na vybranou lokalitu. Pozorování probíhalo v kombinaci binokulárního dalekohledu s dalekohledem stativovým za dobrých světelných podmínek v časovém intervalu 06:00 – 19:00 h. Detailní pozorování umožnilo rozlišovat nejen pohlaví, ale i konkrétní jedince (Šálek, 2005). Bylo žádoucí provést 4 pozorování, dvě dopoledne a dvě odpoledne.

Pozorování jsme prováděli sledováním dané lokality a jejího okolí ve dvou minutových intervalech po dobu 2 hodin. Během jednotlivých pozorování byly zaznamenávány pozice a chování u všech jedinců sledované lokality (tj. sběr potravy, čištění peří, odpočinek, tok/námluva, hlídkování, páření, inkubace a agrese vůči predátorům či jiným *čekám*). Z jednoho pozorování jsme získali celkem 60 údajů o sledovaných jedincích.

Pozorovatel, za pomoci stativového dalekohledu, hlásil jednotlivé události ze sledované lokality zapisovateli. Ten jednotlivé události zapisoval do předem definovaných formulářů. Zároveň za pomoci stopek hlásil pozorovateli začátek a konec sledovaného dvouminutového intervalu. Formulář pozorování obsahoval datum provedení pozorování, jméno pozorovatele a jeho zapisovatele, aktuální počasí, ID hnízda, začátek a konec pozorování a již zmíněné pozice a chování jedinců sledované lokality.

3.2.3 Odchyt samic

K odchytu hnízdících samic za pomoci speciální odchytové pasti umístěné na hnízdě (tzv. pulapky – „*walk-in trap*“) docházelo na předem vybraných lokalitách v druhé polovině inkubačního období (15 – 20 den). Odchytová past byla vyrobena z pletiva se šestihrannými oky o Ø 6 cm, což díky vysoké flexibilitě materiálu umožnilo umístit past i ve velmi členitém terénu, kde by bylo naprosto nemožné umístit dostatečně velkou sklopku (též: Sládeček, 2015). Odchyt probíhal nejčastěji v ranních až dopoledních hodinách ve dvoučlenných skupinách, kdy samice *čekek* nejvíce inkubovaly. Poslední odchty byly plánovány tak, aby vypuštění odchycených samic nebylo později než dvě hodiny před soumrakem.

Samotný odchyt začínal sledováním hnízda a jeho okolí z pozorovacího místa za pomoci stativového dalekohledu v kombinaci s binokulárním dalekohledem. Po zhruba 5 – 10 minutách pozorování byla na vybrané hnízdo umístěna sklopka z pletiva s padacími dvířky, která se po okrajích upevnila a zamaskovala dle terénu tak, aby byla pro samici co nejméně nápadná. Vejce byla v celkovém počtu vajec umístěných na hnízdě zaměněna za dřevěnou náhradu, aby při odchytu nedošlo k poškození vajec odchyceným ptákem. Dřevěná vejce *čeky* bez problémů přijímala a inkubovala (též: Sládeček, 2015). Po celou dobu odchytu byla vejce umístěna v

automobilu ve vyhříváném boxu. V závislosti na terénu trvala celá akce umístění sklopky a výměny vajíček zhruba 2 – 5 minut.

Po umístění odchytné pasti následovalo opětovné pozorování hnízda stativovým a binokulárním dalekohledem. Pokud se samice nevrátila na hnízdo po 1,5 hodině od nastražení pasti, byl samotný odchyt ukončen. Ovšem v okamžiku, kdy se samice na hnízdo vrátila, vlezla do sklopky, shodila za sebou dvířka a došlo tak k jejímu uvěznění, běželi jsme k danému hnízdu a odchycenou samici, spolu se sklopkou odnesli na pozorovací místo, kde byl samici odebrán krevní vzorek, přibližně 100 μ a taktéž došlo k jejímu zvážení, měření a nafocení.

U odchycené samice byla změřena digitálním posuvným měřítkem (popř. měřítkem se zarážkou – přesnost 0,1cm) délka zobáku, tarsu včetně obou kloubů a délka hlavy se zobákem s přesností na 0,01cm. Následně došlo ke zvážení samice digitální vahou s přesností na 0,5g. Standardně podle reziduálů ze vztahu délky tarsu a tělesné hmotnosti jsme schopni určit tělesnou kondici samice. Mimo jiné byla samice vyfocena – portrét, svrchní i spodní strany obou roztažených křídel, obě tváře, hrud' s dopředu nataženým zobákem, temeno, ocas atd. Focení probíhalo ve stínu, kolmo na focenou část těla a s přiloženou barevnou škálou (BST13) a měřítkem v úrovni focené části těla (též: Sládeček, 2015). Veškeré zvážené a naměřené informace se zapisovali do předtištěné karty samice, která mimo zmíněné informace obsahovala údaje o lokalitě, datu odchytu, počasí, ID hnízda, pohlaví ale také časové údaje o naličení sklopky, odchytu a vypuštění samice.

Před vypuštěním byla samice v souladu s platnou kroužkovací licenci (č. licence 1082) okroužkována hliníkovým kroužkem Kroužkovací stanice Národního muzea v Praze a specifickou kombinací barevných kroužků s identifikačním číslem. Na levé tibii byla umístěna oranžová vlajka s dvoumístným kódem a pravé tibii žlutým kroužkem. Barevné označení umožňovalo individuální rozpoznání jedinců stativovým dalekohledem až na vzdálenost do 150 m. Následně ji byla odebrána dvě rýdovací pera pro pozdější analýzu kortikosteronu z peří. Došlo také k provádění testu personality – nejprve byla odchycená samice vložena do látkového pytlíku a následně do papírové krabice. Celý test personality, včetně samotného vypouštění byl natáčen na kameru. Současně při provádění testu personality došlo k vrácení zahříváných vajec do hnízda, vždy špičkou do středu snůšky a to proto, aby pro vypuštění nedocházelo k dalšímu rušení na lokalitě. Celá akce trvala zhruba 30 minut

(viz: odst. 2 § 2 vyhlášky č. 152/2006 Sb.: manipulace s odchycenými ptáky je možná pouze po dobu nezbytnou k naplnění daného účelu odchyty, zejména pro určení druhu, pohlaví a stáří, pořízení dokumentace, zjištění biometrických charakteristik a označení ptáka).

3.3 Zpracování a vyhodnocení dat

3.3.1 Kondice odchycených samic

Pro určení tělesné kondice hnízdících samic byly použity kondiční indexy, tj. reziduály z regrese třetí odmocniny tělesné hmotnosti s přesností na dvě desetinná místa a lineárního rozměru, v našem případě délka pravého tarsu včetně obou kloubů (Tella & kol., 1997).

3.3.2 Určení kolonií

Pro hnízda, u kterých byla provedena pozorování inkubačního úsilí rodičů, byla v programu Google Earth Pro podle GPS souřadnic nalezených hnízd za pomoci funkce pravítka měřena vzdálenost hnízda k nejbližšímu čejčímu hnízdu. Vzdálenost mezi hnízdy byla měřena 3krát a následně z naměřených hodnot byla vypočítána průměrná vzdálenost s přesností na dvě desetinná místa. S takto zjištěnou vzdáleností bylo dále pracováno v prováděných analýzách. Vzdálenost byla změřena a vypočítána i pro druhé nejbližší hnízdo. Z naměřených vzdáleností prvního a druhého nejbližšího hnízda byla vypočtena průměrná vzdálenost k nejbližším dvou hnízdům, opět s přesností na dvě desetinná místa (též: Štorek, 2011).

Dále se zjišťoval aktuální počet hnízd v kolonii, přičemž kritériem pro identifikaci společného hnízdního seskupení (kolonii) byla brána hnízda navzájem od sebe vzdálená do 100 m. Krom toho byla v programu Google Earth Pro zjišťována pomocí funkce mnohoúhelníku velikost polygonu v hektarech (velikost dané kolonie) s přesností na dvě desetinná místa. Opět byl polygon změřen 3krát a následně spočítán ze zjištěných hodnot průměr (též: Štorek, 2011)

3.3.3 Počátek inkubace

Pro statistickou analýzu byla data počátku inkubace čejčí snůšky vyjádřena jako pořadí konkrétního dne od začátku roku, tj. hodnota 91. den = 1. duben, 121. den = 1. květen, 152. den = 1. červen apod. (též: Kubelka, 2014).

3.4 Statistické zpracování dat

Pro veškeré analýzy a výpočty byl použit statistický program R (verze 3.2.0; R Core Team 2015). Pokud není u dané analýzy uvedeno jinak, byl zpravidla při statistickém zpracování využit zobecněný lineární model (GLM) za použití binomické distribuce. V případě nadměrné variability dat (*overdispersion*) byla významnost otestována pomocí GLM za použití quasibinomického modelu distribuce. Vztah tělesné hmotnosti a tělesné kondice na načasování hnízdění byl otestován pomocí analýzy rozptylu.

GLM s binomickou distribucí:

- Vliv velikosti kolonie na vznik polygammních svazků

GLM s quasibinomickou distribucí:

- Vliv sociálního statutu a velikosti kolonie na presenci vs. absenci inkubačního úsilí
- Presence vs. absence inkubačního úsilí ve vztahu k samičí tělesné hmotnosti a kondici (ANOVA)

Pro lepší popis variability v datech jsou vedle průměrné hodnoty (\bar{x}) s přesností na dvě desetinná místa vždy uváděny střední chyby průměru (SE) s přesností na tři desetinná místa. Při zobrazování statistických výsledků jsou uvedeny počty stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky (F) s přesností na dvě desetinná místa a hodnota dosažené statistické významnosti (P) s přesností na čtyři desetinná místa. Normalita dat pro jednotlivé proměnné byla ověřována pomocí Shapiro-Wilk testu normality.

4. Výsledky

Za účelem zjištění kondičních vlastností hnízdících samic došlo celkem k 19 odchytům na 12 různých lokalitách (Tab. 1). Na 8 různých lokalitách došlo k 28 pozorování, při nichž se vyzorovalo inkubační úsilí samce a samice u 36 čejčích hnízd (Tab. 2). Synchronizovaně bylo získáno 8 vzorků z 5 různých lokalit, u kterých došlo k provedení odchytu hnízdících samic za účelem zjištění jejich tělesné kondice, ale také k pozorování jejich inkubačního úsilí.

V roce 2014 bylo ve sledovaném území a jeho okolí nalezeno a zmapováno celkem 134 čejčích snůšek na 21 lokalitách různého biotopu. Celkem u 38 hnízd se podařilo zjistit sociální statut hnízdící samice (28,4 %). Více než dvě třetiny svazků (88,2 %, $n = 30$) tvořily monogamní páry (s 78,9 % samic), zatímco polygynní svazky jednoho samce se dvěma samicemi (21,1 % samic) byly prokázány ve 4 případech (11,8 %). Monogamní samice začaly snášet své snůšky v rozpětí 84. – 107. dne; tj. 25. března – 17. dubna [$x = 93,86 \pm 1,026$ (SE); medián = 93. den (tj. 3. dubna)]. Polygamní samice snášely své snůšky v rozpětí 82. – 96. dne, tj. 23. března – 6. dubna [$x = 91,40 \pm 2,184$ (SE); medián = 93. den (tj. 3. dubna)]. Rozdíl mezi mediánem monogamních a polygamních samic nebyl statisticky průkazný (Wilcoxon test: $W = 0,5$, $P > 0,05$).

Tab. 1: Seznam ID hnízdících samic a lokalit, na kterých byly samice odchyceny.

č.	lokalita	ID nest	datum odchyty
1	Jaronice S	2	12.4.2014
2	Čejkovice S	6	13.4.2014
3	Žabovřesky SV	9	13.4.2014
4	Dívčice SZ	47	13.4.2014
5	Vyšatov SS	63	13.4.2014
6	Češňovice JZ	17	20.4.2014
7	Dívčice SZ	51	20.4.2014
8	Knížecí rybník Z	39	25.4.2014
9	SHR Pastviny	19	26.4.2014
10	SHR Pastviny	20	26.4.2014
11	Zbudov ŽST SV	27	26.4.2014
12	Olší V	48	26.4.2014
13	Knížecí rybník Z	40	27.4.2014
14	Nové dvory	76	3.5.2014
15	Čejkovice S	72	4.5.2014
16	Nové dvory	77	4.5.2014
17	Zavadilka	100	10.5.2014
18	Olší V	113	10.5.2014
19	Čejkovice S	71	11.5.2014

Tab. 2: Seznam lokalit a jednotlivých hnízd, u kterých byla provedena pozorování inkubačního úsilí.

č.	lokalita	počet pozorování	ID nest
1	Břehov Z	4	53, 54, 55, 56, 57, 58, 59
2	Čakov S	3	79, 80, 81, 82, 83
3	Dívčice SZ	4	46, 47, 50, 51, 52, 65
4	Jaronice SS	3	4, 60, 86
5	Knížecí rybník Z	4	39, 40, 41, 42
6	SHR Pastviny	4	19, 20, 67, 68
7	Vyšatov SS	2	61, 62, 63, 70
8	Zbudov ŽST SV	4	27, 28, 102

4.1 Deskripce inkubačního úsilí

Z celkových 12 000 minut pozorování činila celková doba inkubačního úsilí rodičů 9 765 minut (81,38 %), tj. doba, po kterou hnízdo inkuboval alespoň jeden z rodičů. Samice z celkového inkubačního úsilí byly na snůšce přítomny 7 940 minut (81,31 %), zatímco samci pouhých 1 825 minut (18,69 %). Z toho je jasně patrné, že inkubační úsilí samic bylo výrazně vyšší než inkubační úsilí jejich partnerů. Mezi

jednotlivými hnízdy se inkubační přítomnost samců na hnízdě výrazně lišila. Podíl inkubačního úsilí se pohyboval v rozmezí 0 – 85 % (medián = 5,56 %; Tab. 3). Průměrná doba, po kterou samci své snůšky inkubovali, činila $17,04 \pm 3,631$ (SE) %. U samic se podíl inkubačního úsilí pohyboval v rozmezí 5 – 95 % (medián = 66,04 %; Tab. 3). V průměru strávily samice na hnízdě $63,55 \pm 3,995$ (SE) %. Rozdíl zjištěný v podílu na inkubačním úsilí mezi samcem a samicí byl vysoce průkazný (Wilcoxon test; $W = 1178$, $P < 0,0001$).

Tab. 3: Shrnutí základních charakteristik podílu inkubačního úsilí samce a samice na hnízdě.

pohlaví	MIN	MAX	PRŮMĚR	MEDIÁN	SE
M	0	85	17.04	5.56	3.631
F	5	95	63.55	66.04	3.995

M – samec; F – samice; MIN – minimální inkubační úsilí, kterého proměnná nabývá; MAX – maximální inkubační úsilí, kterého proměnná nabývá; PRŮMĚR – aritmetický průměr inkubačního úsilí; MEDIÁN – prostřední hodnota inkubačního úsilí; SE – střední chyba průměru inkubačního úsilí.

Samci v monogamním svazku se na inkubaci podíleli v rozmezí 0 – 85 % (medián = 4,41 %; Tab. 4). Průměrný podíl doby, po kterou trávili monogamní samci inkubací, činil $17,84 \pm 4,247$ (SE) %, zatímco polygynním samcům, kteří uzavřeli svazky se dvěma samicemi, se podíl inkubačního úsilí pohyboval 0 – 33 % (medián = 13,78 %; Tab. 4). Průměrně své snůšky inkubovali $13,93 \pm 4,534$ (SE) %. Rozdíl zjištěný v podílu na inkubačním úsilí mezi monogamními a polygynními samci nebyl statisticky průkazný (Wilcoxon test; $W = 113$, $P < 0,6567$).

Podíl inkubačního úsilí monogamních samic se pohyboval v rozmezí 5 – 95 % (medián = 62,92 %; Tab. 4). Průměrný podíl doby, po kterou monogamní samice své snůšky inkubovaly, činil $60,02 \pm 4,783$ (SE) %. U polygynních samic se podíl inkubačního úsilí pohyboval v rozmezí 47 – 92 % (medián = 69,79 %; Tab. 4). Průměrný podíl, který polygynní samice strávily na snůšce inkubací, činil $68,77 \pm 5,651$ (SE) %. Rozdíl zjištěný v podílu na inkubačním úsilí mezi monogamními a polygynními samicemi nebyl statisticky průkazný (Wilcoxon test; $W = 84$, $P < 0,4967$).

Tab. 4: Shrnutí základních charakteristik podílu inkubační úsilí v monogamním a polygynním párovacím svazku u samce a samice na hnízdě.

pohlaví	MIN	MAX	PRŮMĚR	MEDIÁN	SE
Monogamní M	0	85	17.84	4.41	4.247
Polygynní M	0	33	13.93	13.78	4.534
Monogamní F	5	95	60.02	62.92	4.783
Polygynní F	47	92	68.77	69.79	5.651

M – samec; F – samice; MIN – minimální inkubační úsilí, kterého proměnná nabývá; MAX – maximální inkubační úsilí, kterého proměnná nabývá; PRŮMĚR – aritmetický průměr inkubačního úsilí; MEDIÁN – prostřední hodnota inkubačního úsilí; SE – střední chyba průměru inkubačního úsilí.

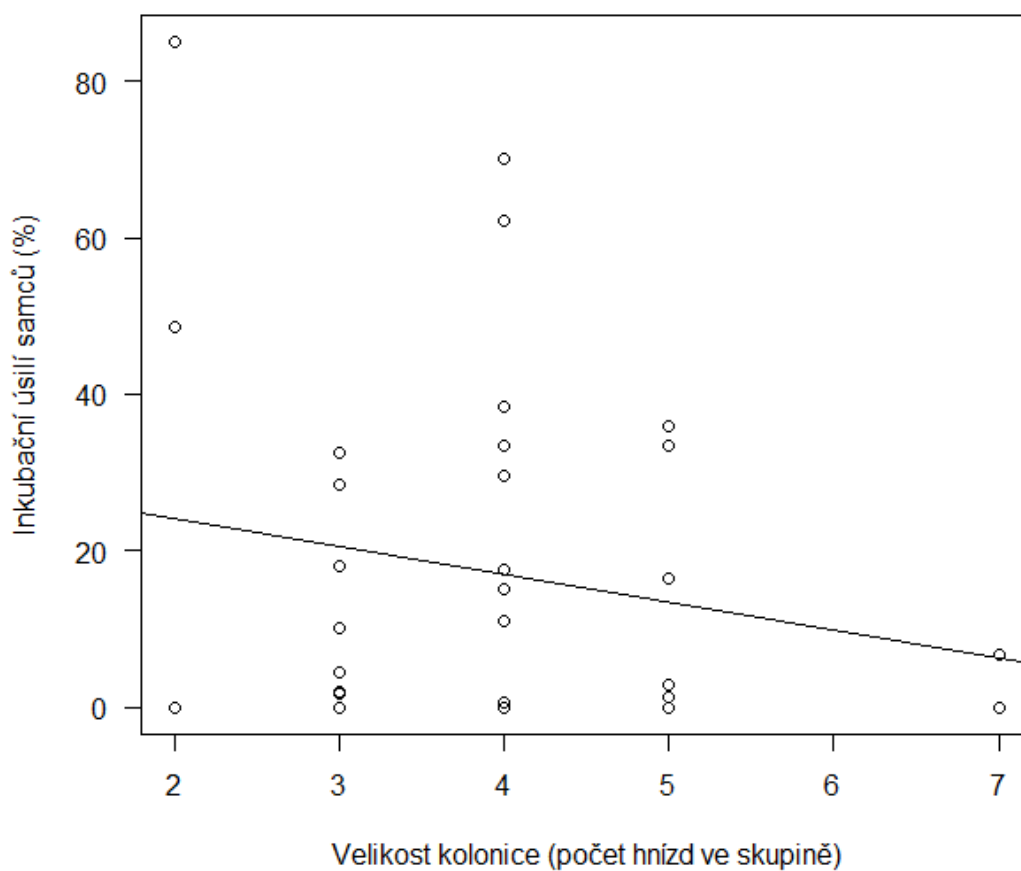
4.1.1 Vliv sociálního statutu a velikosti kolonie na presenci vs. absenci inkubačního úsilí

Žádný z vybraných prediktorů průkazně neovlivnil inkubační úsilí samců (Tab. 5), i když v koloniích se zvyšujícím se počtem hnízd byl náznak sníženého samčího inkubačního úsilí (Obr. 1). Obdobně tomu bylo i v případě inkubujících samic, kde ani jeden z prediktorů průkazně neovlivnil jejich inkubační úsilí (Tab. 6), avšak byl zde zjištěn trend intenzivní inkubace v koloniích s vyšším počtem hnízd (Obr. 2). V případě absence inkubačního úsilí nebyl zjištěn žádný efekt vlivu párovacího statutu a velikosti kolonie (Tab. 7), taktéž bez zřejmého trendu velikosti kolonie (Obr. 3).

Tab. 5: Výsledky zobecněného lineárního modelu (GLM) posuzujícího vliv párovacího statutu a velikosti kolonie na míru inkubačního úsilí samce u sledovaných hnízd.

Faktor	Estimate	SE	df	deviance	F	P
párovací statut	-0.2214	0.615	1	3052.4	0.13	0.7153
velikost kolonie	-0.2947	0.191	1	3283.0	2.70	0.1006

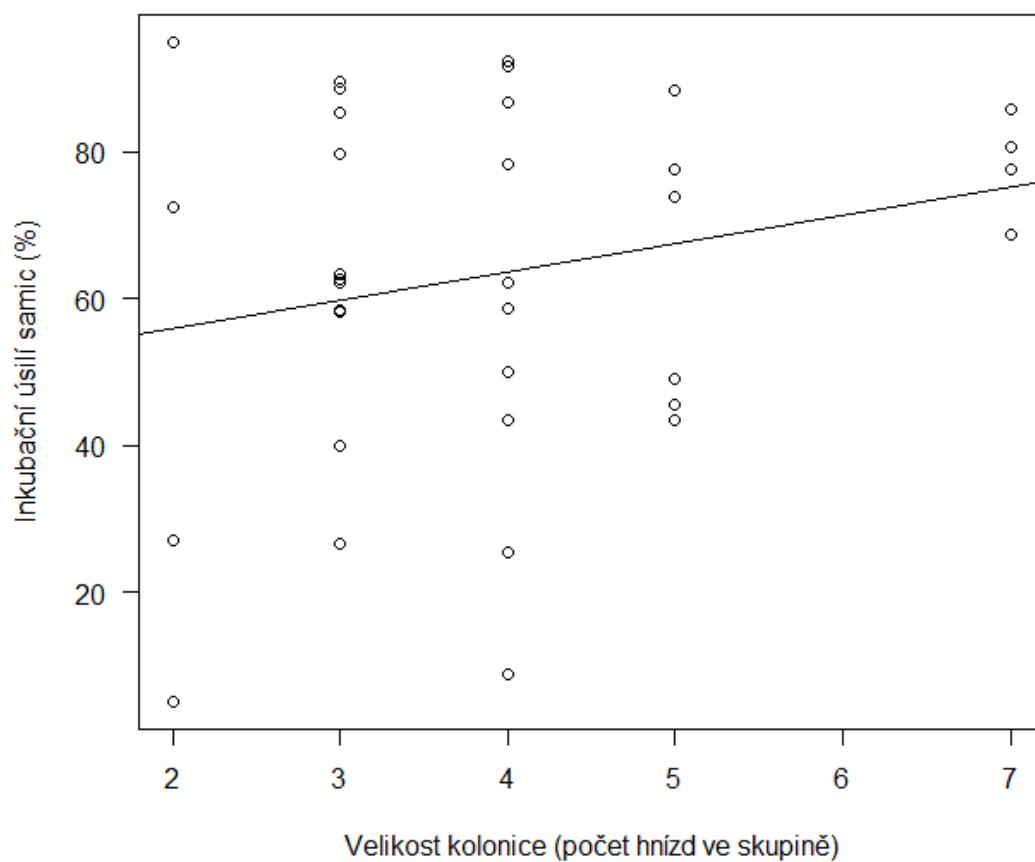
Obr. 1: Vliv velikosti kolonie na inkubační úsilí samce u sledovaných hnízd.



Tab. 6: Výsledky zobecněného lineárního modelu (GLM) posuzujícího vliv párovacího statutu a velikosti kolonie na míru inkubačního úsilí samice u sledovaných hnízd.

Faktor	Estimate	SE	df	deviance	F	P
párovací statut	0.1926	0.383	1	2460.8	0.26	0.6132
velikost kolonie	0.1302	0.113	1	2538.2	1.37	0.2421

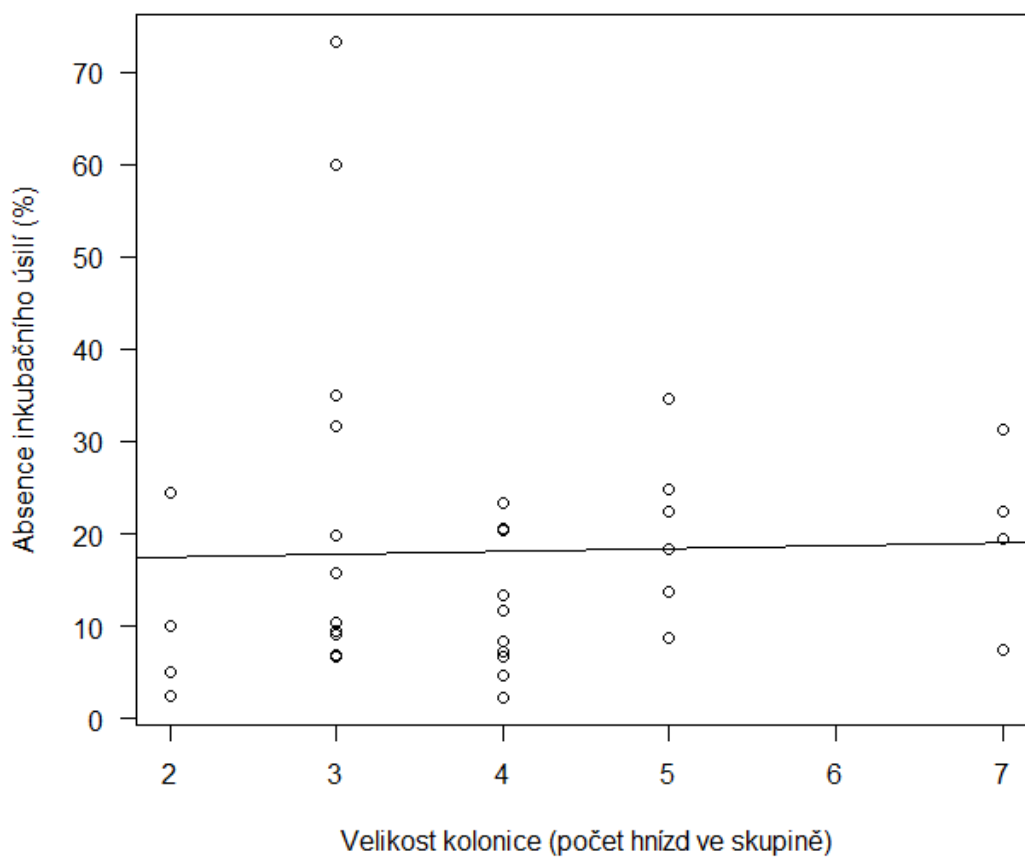
Obr. 2: Vliv velikosti kolonie na inkubační úsilí samice u sledovaných hnízd.



Tab. 7: Výsledky zobecněného lineárního modelu (GLM) posuzujícího vliv párovacího statutu a velikosti kolonie na míru absence inkubačního úsilí u sledovaných hnízd.

Faktor	Estimate	SE	df	deviance	F	P
párovací statut	0.0235	0.344	1	1120.7	0.00	0.9455
velikost kolonie	0.0954	0.100	1	1155.5	0.90	0.3426

Obr. 3: Vliv velikosti kolonie na absenci inkubačního úsilí u sledovaných hnízd.



4.1.2 Vliv velikosti kolonie na vznik polygammních svazků

Velikost společného hnízdního seskupení se pohybovala v rozmezí 2 – 7 hnízd. Průměrnou hnízdní kolonii tvořilo $3,97 \pm 0,231$ (SE) hnízd ($n = 38$; medián = 4 hnízda). U 30 hnízd tvořily svazek monogamní páry (s 78,9 % samic), zatímco polygynní svazky jednoho samce se dvěma samicemi (21,1 % samic) byly prokázány ve 4 případech. Velikost kolonie výrazně neovlivnila vznik polygammních svazků (Tab. 8). Z toho je zřejmé, že polygamní svazky nevznikaly jen ve velkých koloniích, ale i v malých skupinách.

Tab. 8: Výsledky zobecněného lineárního modelu (GLM) posuzujícího vliv velikosti kolonie na vznik polygammních svazků.

faktor	Estimate	SE	df	deviance	P
velikost kolonie	0.3620	0.292	1	1.5395	0.2147

4.2 Velikost a kondice samic

Odchyt hnízdicích samic byl prováděn na 12 různých lokalitách v období mezi 12. dubnem – 11. květnem 2014 ($n = 19$). Váha odchycených samic se pohybovala v rozmezí od 205,00 – 243,00 g (medián = 224,00 g; Tab. 9). Průměrná váha samice činila $224,05 \pm 2,690$ (SE) g. Nejmenší naměřená délka pravého tarsu činila 50,18 mm, zatímco největší naměřená délka 58,88 mm (medián = 54,40 mm; Tab. 9). Průměrná délka tarsu činila $54,77 \pm 0,484$ (SE) mm.

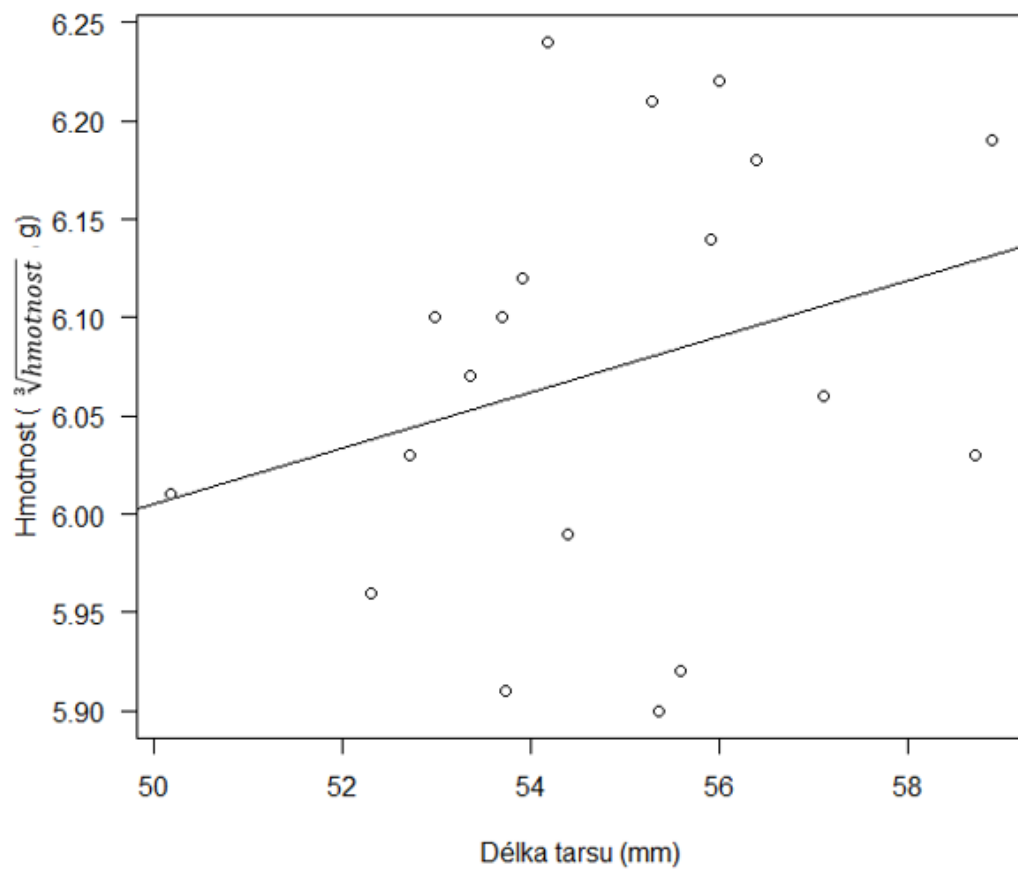
Tab. 9: Shrnutí základních charakteristik prediktorů, určujících tělesnou kondici.

Prediktor	MIN	MAX	PRŮMĚR	MEDIÁN	SE
tělesná hmotnost	205.00	243.00	224.05	224.00	2.690
délka tarsu	50.18	58.88	54.77	54.40	0.484

MIN – minimální hodnota, které proměnná nabývá; MAX – maximální hodnota, které proměnná nabývá; PRŮMĚR – aritmetický průměr, kterého proměnná nabývá; MEDIÁN – prostřední hodnota, které proměnná nabývá; SE – střední chyba průměru, které proměnná nabývá.

Vztah mezi tělesnou hmotností (třetí odmocninou tělesné hmotnosti) a délkou tarsu nebyl statisticky průkazný (Pearsonův korelační koeficient; $R = 0,2858$, $P = 0,2356$, $n = 19$). Z neprůkazného vztahu mezi tělesnou hmotností samice a délkou jejího tarsu vyplývá, že aktuální tělesná hmotnost samice nezávisela na tělesné konstituci. Přesto byly pro další hodnocení vlivu uplatněny jako prediktory oba deskriptory. I konstitučně slabé samice mohly být v dobré kondici a naopak (Obr. 4).

Obr. 4: Tělesná hmotnost hnízdící samice v závislosti na délce tarsu vyjadřující tělesnou kondici hnízdící samice.



Začátek hnízdění byl ověřen v závislosti na tělesné hmotnosti a tělesné kondici. Žádný z prediktorů však průkazně neovlivnil načasování hnízdění (Tab. 10).

Tab. 10: Výsledky regresního modelu vyjadřující vztah tělesné hmotnosti a tělesné kondice samic na načasování hnízdění.

faktor	Estimate	SE	df	F	P
tělesná hmotnost	-0.3718	0.633	1	0.03	0.8762
tělesná kondice	41.7743	73.901	1	0.32	0.5797

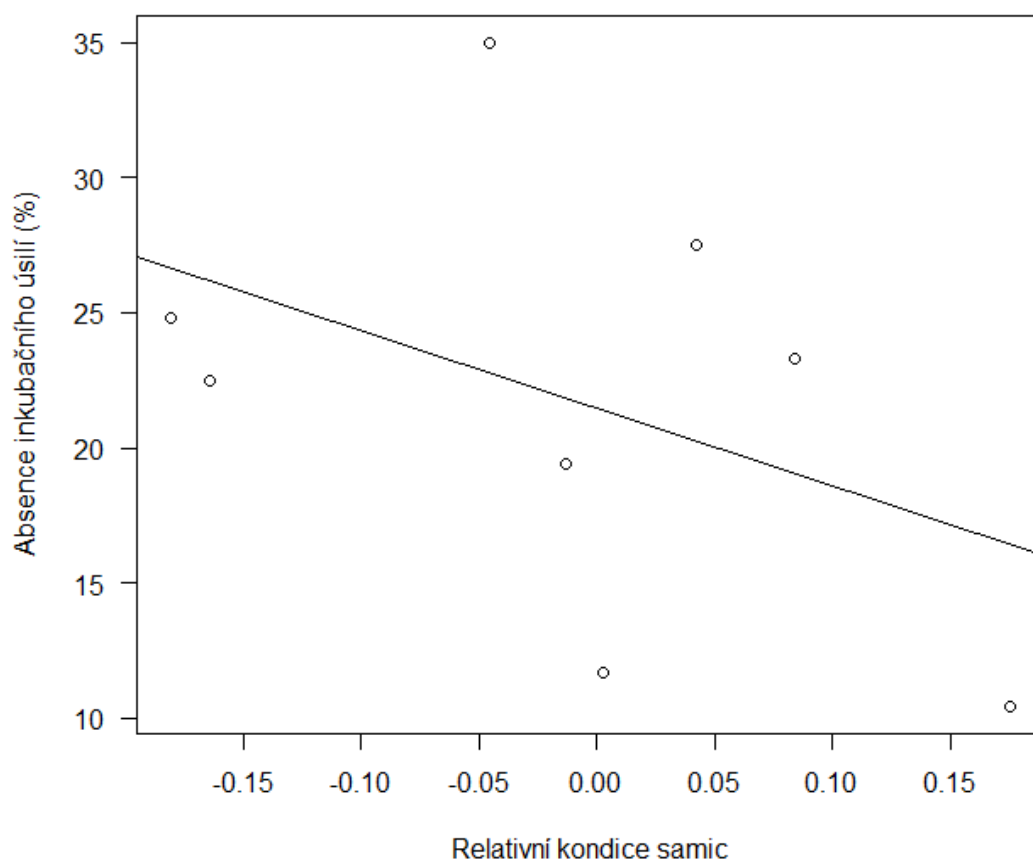
4.2.1 Presence vs. absence inkubačního úsilí ve vztahu k samičí tělesné hmotnosti a kondici

V případě absence inkubačního úsilí byl jistý náznak vlivu tělesné kondice – samice v lepší tělesné kondici inkubovaly daleko méně, nežli kondičně slabší samice. Trend napovídá, že samice s lepší tělesnou kondicí měly trochu lepší souhrnnou péči o hnízdo nežli samice v horší kondici (Obr. 5). Ostatní prediktory (samčí a samičí inkubační úsilí) na samičí tělesnou kondici neměly žádný vliv (Tab. 11).

Tab. 11: Výsledky regresního modelu vyjadřující vztah presence vs. absence inkubačního úsilí na tělesnou kondici samice.

Inkubační úsilí	Faktor	Estimate	SE	df	deviance	P
samec	váha	-0.2057	0.022	1	26.146	0.6578
	tělesná kondice	28.0834	2.709	1	126.993	0.3290
samice	váha	0.0174	0.013	1	0.003	0.9931
	tělesná kondice	-1.9096	1.377	1	1.915	0.8316
absence	váha	0.0674	0.051	1	12.518	0.2858
	tělesná kondice	-8.7216	5.471	1	29.443	0.1016

Obr. 5: Vztah absence inkubačního úsilí na tělesnou kondici hnízdící samice.



5. Diskuze

V rámci této studie není možné vzhledem k malé velikosti vzorků získaných pro jednotlivé prediktory vyvodit solidní a statisticky podložené závěry. Prezentované výsledky jsou interpretovány jen s největší mírou opatrnosti. Přesto lze i v tak malém vzorku získaných dat sledovat slabý náznak jistých trendů, které jsou popsány níže v jednotlivých kapitolách.

5.1 Sociální statut hnízdících samic

Výsledky sledování hnízdících *čejek* na Českobudějovicku v roce 2014 potvrdily polyganní hnízdění u 21,1 % z 38 pozorovaných samic, což je v porovnání s ostatními evropskými populacemi výrazně méně. V rámci šesti studií se podíl polyganně hnízdících samic (včetně polyganního hnízdění *čejek* na Písecku; Šálek,

2005) pohyboval v rozmezí 37 – 54 % (Berg, 1994; Byrkjedal & kol., 1997; Parish & Coulson, 1998; Grønstøl, 2003; Zöllner, 2003; Šálek, 2005).

Nižší míra polygynním samic byla prokázána také v maďarské populaci *čejek*, kde monogamie dosahovala 80 % (Liker & Székely; 1999a,b). V porovnání s ostatními teritorii napříč Evropou vidí autoři příčinu v chudé potravní nabídce, což může snižovat atraktivitu ploch a vést k většímu rozptylu samic mezi teritoria samců (Šálek, 20015). Existuje však několik dalších důvodů, které mohou vysvětlovat nízkou míru polygamie. Vedle již zmíněné potravní nabídky daného stanoviště se jedná o poměr pohlaví v populaci, její věkovou strukturu a individuální kvality hnízdících ptáků (Šálek, 2005). V rámci této studie se jako pravděpodobné vysvětlení nízké míry polygamie jeví patrně malá velikost vzorků shromážděných v dané populaci, získaných za použití přímého pozorování jednotlivých hnízd.

Polygamie v populacích *čejek* je prokázaným jevem, ačkoliv se mezi jednotlivými populacemi její míra liší. Ta je nepochybně vedle již zmíněných příčin ovlivňována i tím, že sociální statut jedinců může mít různou podobu nejen v průběhu hnízdění sezóny (např.: po ztrátě snůšky), ale i během života (Byrkjedal & kol., 1997; Zöllner, 2003; Šálek, 2005). Přestože samice mohou zahájit snůšku jako monogamní, pod tlakem dalších konkurenčních samic se některé z nich stávají polygamními (Šálek, 2005). V rámci dalších studií by bylo žádoucí objasnit, nakolik je pro samice při výběru hnízdiště důležitá kvalita teritoria a nakolik vlastnosti samců.

Metoda přímého pozorování se následně projevila jako časově velmi náročná a neefektivní. Přímým pozorováním byl zkoumán současně jen malý vzorek hnízd, který byl zároveň nenáhodným výběrem z celé populace, v němž se promítla potřeba zohlednit pozorovací podmínky lokalit (Šálek, 2005). Vzhledem k nízké úspěšnosti provedených odchytů a zároveň vysoké predaci hnízd se podařilo spolehlivě určit sociální statut jen u velmi malého vzorku odchycených samic. V několika případech byl namísto samice do nastražené pasti odchycen samec.

V rámci dalších studií bude klíčové systematicky sjednotit lokality, na kterých dojde k pozorování inkubačního úsilí rodičů společně s lokalitami odchytu hnízdících samic, a zároveň v případě neúspěšného odchytu vyvinou mnohem více úsilí. Pro svou neefektivnost se na rozdíl od přímého pozorování mnohem

vhodnějším způsobem pozorování inkubačního úsilí jeví nahrávání hnízd videokamerami, které byly využity v již řadě studií (např.: Lislevand & Byrkjedal, 2004; Lislevand & kol., 2004). Nahrávky mohou umožnit spolehlivé určení i samců s velmi nízkou intenzitou inkubační péče (Sládeček, 2015).

5.2 Variabilita inkubačního úsilí

Tato studie zjistila značné rozdíly v rozdělení inkubačního úsilí mezi partnery. Samci inkubovali výrazně méně než samice, což pravděpodobně naznačuje důležitost pohlavního výběru při rodičovském chování tohoto druhu (Lislevad & kol., 2004). Výsledky analýzy inkubačního úsilí u *čejek* jsou prokazatelně srovnatelné s výsledky několika dalších populací *čejek* napříč celé Evropy (Parish & Coulson, 1998; Liker & Székely, 1999a; Lislevad & Byrkjedal, 2004; Lislevand & kol., 2004). Předchozí studie sexuálních rolí v jednotlivých svazcích ukázaly, že inkubačního úsilí mezi partnery je rovněž vyšší u samic, nežli u samců.

Studie udává nižší odhad průměrného podílu samčí inkubační péče (17,04 %) než je tomu u ostatních studií (Parish & Coulson, 1998; Liker & Székely, 1999a; Lislevad & Byrkjedal, 2004; Lislevand & kol., 2004). Rovněž celkové inkubační úsilí partnerů v rámci této studie, které činí 81,38 %, představuje ve srovnání s ostatními studii neočekávaně nízkou hodnotu. Lislevand & Byrkjedal (2004) uvádějí celkové inkubační úsilí *čejek* v jihozápadním Norsku 87,7 % (u náhradních snůšek 88,4 %). Ovšem je zapotřebí si uvědomit, že naprostá většina výsledků zahraničních studií inkubačního úsilí byla získána v podmínkách s výrazně nižšími okolními teplotami, než je tomu v našich zeměpisných podmínkách. Průměrná denní teplota námi zkoumané oblasti činila 13,82 °C (medián = 13,92 °C) s výraznými teplotními výkyvy v průběhu dne a tak zejména v teplejších částech dne *čejky* nemusely vynakládat tak vysokou míru inkubačního úsilí, jako je tomu na lokalitách s nižší teplotou (Sládeček, 2015).

Dá se předpokládat, že v koloniích s vyšším počtem hnízdících párů bude pravděpodobnost samce získat další partnerky a tudíž vznik polygynního párovacího svazku daleko vyšší nežli u méně početných skupin. V rámci této studie tomu tak nebylo, neboť velikost kolonie neovlivnila vznik polygammích svazků a kolonie tak mohly vznikat i v méně početných skupinách. Dokonce ani sociální statut a velikost

hnízdni kolonie průkazně neovlivnila inkubační úsilí rodičů na hnízdě, přesto ve vztahu velikosti hnízdniho uskupení a inkubačního úsilí samce a samice byl vypořádan mírny náznak trendu. V čím větším hnízdni uskupením se samec a samice nacházeli, tím menší byl samčí podíl na inkubaci a samičí inkubační úsilí bylo tím intenzivnější. To může být následkem několika příčin, zejména pak věnování se ze strany samce jiným aktivitám.

Příčinu snížení podílu inkubačního úsilí samce a rozdělení inkubačního úsilí ve prospěch samice lze hledat v polygynním párovacím svazku. Samci *čejky chocholaté* přizpůsobují své chování ve vztahu ke zvýšení párovací příležitosti. Na úkor rodičovské péče o stávající hnízda se samci věnují toku a upřednostňují získávání dalších partnerek před poskytováním této péče, čímž zvyšují svůj reprodukční potenciál (Emlen & Oring, 1977; Parish & Coulson, 1998; Liker & Székely, 1999a). To může vysvětlovat převládající samičí inkubační úsilí.

Vzhledem k malé proporcii samčí inkubační péče je evidentní, že převážnou většinu již tak energeticky náročné inkubace vykonává samice (Lislevand, 2001). Samice navíc zastávají inkubační péči výhradně v průběhu noci a podstatně více ve dnech se srážkami, což pro jednotlivé samice znamená zvýšený podíl inkubačního úsilí v období s většími energetickými požadavky na inkubaci (Sládeček, 2015).

Zvyšující se míra inkubačního úsilí samce snižuje jeho časový interval, po který by se mohl věnovat toku a zvyšovat tak svou párecí příležitost lákáním dalších samic ke kopulaci (Lanctot & kol., 1997; Sládeček, 2012). Během hnízdni sezóny se samci často páří s více samicemi (Byrkjedal & kol., 1997; Parish & kol., 1997). Samčí náklady na rodičovskou péči představují tzv. „ztracené příležitosti pro znovuspáření“, které se zdají být u samců vyšší než u samic (Liker & Székely, 1999a).

Magrath & Elgar (1997) ve své studii zjistili, že samci *vlaštovky australské* (*Petrochelidon ariel*) reagovali na zvýšený počet samic v hnízdni uskupení snížením rodičovských investic. Zároveň Lislevand & Byrkjedal (2004) se ve své studii zaměřili na podíl času, který jednotliví samci věnovali zasnubním letům před a po ztrátě čejčí snůšky. Po umělém odstranění vybraných hnízd nezaznamenali žádnou změnu v chování okolních samců. Samci věnovali toku srovnatelné množství času jako před odstraněním vybrané snůšky. Navíc naprostá většina samic opětovně

zahnízdila se stejným samcem. Liker & Székely (1999b) zjistili u monogamních samců, kteří se později stali polygynními, zvýšený podíl toku při získávání další partnerky. Lislevand & kol. (2004) zjistili slabou korelaci mezi samčí inkubací a jejich úsilí v toku, či soubojích s ostatními samci. Existují přinejmenším dva důvody rozdílného chování *čejek* oproti *vlaštovkám*. Vzhledem k samčí teritorialitě může být těžší uzavřít partnerské svazky, neboť plodné samice již uzavřely svazek s jiným samcem (Lislevand & Byrkjedal, 2004). Zároveň samice, hnízdící na otevřených stanovištích v relativně malých územích mohou být pro samce méně přístupné (Blomqvist & kol., 2006).

Další možná příčina rozdělení inkubační péče mezi partnery souvisí s pohlavním dimorfismem, který hraje roli při efektivní obraně hnízda (Reynolds & Székely, 1997). Do ochrany se významněji zapojují právě samci (Liker & Székely, 1999b), a proto může být další možnou příčinou snížení inkubační péče ze strany samce zvýšená obrana samic a jejich snůšek. Příkladem může být obratnost samců *čejky* při provádění zásnubních letů (Grønstøl, 1996). Samci mají širší křídla než samice (Cramp & Simmons, 1983) a i přes své nápadnější zbarvení jsou velmi dobří obránci proti vizuálně se orientujícím predátorům (Elliot, 1985b; Liker & Székely, 1999a). Je pravděpodobné, že v důsledku jejich nápadného vzhledu jsou samci schopni aktivní obranou hnízd vyrovnat potenciální zvýšení rizika predace (Sládeček, 2015). Nicméně v průběhu dne může být přítomnost aktivněji bránícího pohlaví na hnízdě, nebo v jeho těsné blízkosti, žádoucí. Na druhou stranu by bylo logické očekávat výraznější konflikt mezi výše zmíněnými aktivitami spojenými se získáváním dalších partnerů a rodičovskou péčí (Sládeček, 2015). Přestože je noční absence inkubace samců známá (Lislevand & kol., 2004), zůstává doposud nevysvětleným fenoménem (Sládeček, 2015).

5.3 Důsledky velikostních a kondičních vlastností samic

5.3.1 Vztah hmotnosti a délky tarsu (konstituce) vyjadřující tělesnou kondici samic

Tělesná kondice ptáků může výrazně ovlivnit jejich teritoriální chování, sociální postavení v rámci hnízdního uskupení, ale i reprodukční úspěšnost jedince (Wilson, 1976). To v jaké tělesné kondici se jedinec nachází, má rozhodující vliv na zvládnutí extrémně energeticky náročné cesty zpět na zimoviště a úspěšné

přezimování (Harvey, 1971). Tělesná kondice může vypovídat jak o kvalitní genetické výbavě (Sundberg & Dixon, 1996), tak o momentálním stavu jedince a tedy i schopnosti poskytovat rodičovskou péči (Gustafsson & kol., 1995).

Optimální způsob zjištění tělesné kondice dodnes není stanoven (Stejskalová, 2001). Již samotné pojetí slova „kondice“ není v literatuře pevně ukotveno. V různých literárních pramenech se můžeme setkat s několika, více či méně složitými definicemi. Owen & Cook (1977) popisují tělesnou kondici jako zdatnost jedince (fitness), kterou využívá pro své současné či budoucí potřeby, zatímco Brown (1966) vnímá tělesnou kondici jako úroveň, které fyziologický stav jedince přizpůsobuje své chování (Stejskalová, 2001).

Je zapotřebí uvědomit si, že tělesná kondice není jen vyjádření komplexního stavu jedince. Vždy je třeba mít na zřeteli, za jakým účelem je tělesná kondice hodnocena, čím je ovlivněna a jaké vztahy lze pomocí stanovení tělesné kondice vysvětlit (Stejskalová, 2001). Mezi jednu z nejčastěji používaných metod pro stanovení tělesné kondice patří odhad tělesné kondice na základě morfologických ukazatelů. Snadno získatelnou jednoduchou hodnotu představuje tělesná hmotnost jedince. Ta se na základě fyziologických nároků v průběhu roku mění (např. změna způsobená změnou tukových zásob během migrace, či období rozmnožování; Stejskalová, 2001). Tělesná hmotnost jedince úzce souvisí s jeho velikostí, která má na tělesnou kondici taktéž výrazný vliv – větší pták může být dominantnější a snáze se dostává k potravě; Stejskalová, 2001).

Pro stanovení tělesné kondice je zapotřebí použít kondičních indexů, kde je tělesná hmotnost jedince vyjádřena poměrem k nějakému lineárnímu rozměru (nejčastěji délka křídla, ocasu, běháku či zobáku). Daleko přesnější kondiční indexy získáme použitím reziduálů z regrese třetí odmocniny tělesné hmotnosti a nějakého snadno měřitelného tělesného rozměru (Hochachka & Smith, 1991; Tella & kol., 1997). Délka křídla, jakožto rozměr, s významnými důsledky pro energetiku ptačího pohybu (Pennycuick, 2008; Sládeček, 2015), je jako měřítko velikosti v rámci řady studií používán relativně běžně (Tella & kol., 1997; Liker & Székely, 1999b; Lislevand & Byrkjedal, 2004).

V rámci této studie nebyl prokázán vztah mezi tělesnou hmotností a délkou tarsu na tělesnou kondici hnízdící samice. I konstitučně slabší samice mohly být v dobré kondici a naopak. Nelze vyloučit, že vztah mezi tělesnou hmotností a délkou tarsu nebyl prokázán na základě velmi malé velikosti získaných vzorků. Také Liker & Székely (1999b) nenašli na území Maďarska žádné rozdíly v tělesné kondici mezi monogamními, primárními a sekundárními samicemi. Naopak Lislevand & Byrkjedal (2004) zjistili, že tělesná kondice hnízdících samic byla ke konci inkubačního období nižší u náhradních snůšek než u snůšek původních. Přestože je produkce náhradních snůšek pro samice energeticky velmi náročná a ovlivňuje jejich tělesnou kondici, jsou samice schopny během hnízdění sezóny snést až čtyři náhradní snůšky (Klomp, 1951). Dá se předpokládat, že samice budou u náhradních snůšek vyžadovat zvýšené inkubační úsilí samce oproti vynaloženému úsilí u snůšky původní. Tato hypotéza však nebyla potvrzena, neboť zvýšená samčí pozornost u náhradních snůšek nebyla prokázána (Lislevand & Byrkjedal, 2004).

Pro rozklíčování tělesné kondice u hnízdících samic *čejky chocholaté* se do budoucna jeví jako perspektivní přístup využití některé z dalších metod používaných u ptáků pro zjišťování tělesné kondice, např.: krevní indikátory, analýza látkového složení těla, množství podkožního tuku atd.

5.3.2 Vliv tělesných kondičních vlastností samic na načasování hnízdění

Je známo, že načasování hnízdění je u *čejky chocholaté* bezprostředně ovlivňováno výkyvy počasí (teplotou a srážkami; Borh & kol., 2005, Musters & kol., 2005; Musters & kol., 2010; Kubelka & Šálek, 2013), které mohou významně ovlivnit úspěšnost líhnutí snůšek (Hegyi & Sasvári, 1998; Chamberlain & Crick, 2003), přežívání mláďat (Jackson & Jackson, 1975; Galbraith, 1988b; Beintema & Visser, 1989, Beintema & kol., 1991), ale také se odrážejí na tělesné kondici hnízdící samice. Bez ohledu na časový interval strávený před začátkem snášení na dané lokalitě se *čejky* snaží začít hnízdit co nejdříve po vzniku příhodných klimatických (Cramp, 1990) i potravních (Högstedt, 1974) podmínek. Při vyšších únorových a březnových teplotách začínají *čejky* i po vlhčí zimě hnízdit dříve (Both & kol., 2005; Musters & kol., 2010, Kubelka & Šálek, 2013).

Snaha *čejek* zahníztit co nejdříve po oteplení souvisí se zvýšenou nabídkou a snazší dostupností zemních kroužkoců a dalších důležitých složek čejčí potravy (Högstedt, 1974). Zvýšená potravní nabídka na dané lokalitě udržuje samice v lepší tělesné kondici. Kondičně lépe postavené samice jsou schopny více investovat do reprodukce, tj. tvorby jednotlivých vajec ve snůšce (velikost snůšky), ale také načasování hnízdění (Galbraith, 1988a; Blomqvist & kol., 1997, Grønstøl & kol., 2003b). Je známo, že samice *čejky* s lepší tělesnou kondicí, případně starší samice (Parish & kol., 2001) snázejí snůšky s většími vejci (Galbraith, 1988a; Blomqvist & Johansson, 1995; Lislevand & kol., 2005). Zároveň tyto samice poskytují kvalitnější rodičovskou péči svým mláďatům (Blomqvist & kol., 1997). Dá se předpokládat, že samice s lepší tělesnou kondicí načasují počátek hnízdění oproti samicím s horším tělesnou kondicí podstatně dříve. Tyto samice by z hlediska reprodukční zdatnosti (fitness) měly být oproti samicím v horší kondici ve výhodě (Kubelka, 2014). Mezi výhody brzkého zahnízdění patří kromě již uvedené lepší potravní nabídky na začátku sezóny větší časový prostor pro náhradní hnízdění (Hegyi & Sasvári, 1998; Sládeček, 2015), či dokonce vícenásobné snůšky (Blomqvist & Johansson, 1994; Sládeček, 2015). V rámci této studie však tělesná samičí kondice s tělesnou hmotností průkazně neovlivnila načasování hnízdění.

5.3.3 Absence a presence inkubačního úsilí samce a samice ve vztahu k samičí tělesné hmotnosti a kondici

V rámci této studie byl v případě absence inkubačního úsilí zjištěn jistý náznak vlivu tělesné samičí kondice. Kondičně lepší samice inkubovaly své snůšky daleko méně, nežli samice s horší tělesnou kondicí, což může být způsobeno řadou důvodů. Jedním z nich je výběr dané lokality, na které se samice *čejky* rozhodne zahníztit. Na klidnější lokalitě nebude inkubující samice vystavena rušení případnými predátory či dalšími samicemi. Taktéž opouštění snůšky a následné znovuzahřívání vajec nebude tak časté, jako u samic hnízdících v opačného prostředí. Příčinou může být rovněž sehraný sociální svazek uzavřený mezi samcem a samicí kdy se během inkubace rodiče efektivně střídají a ve kterém samec poskytuje nejen snůšce, ale také samicí dostatek rodičovské péče.

Studie Lislevanda & kol. (2004) zjistila pozitivní korelaci mezi tělesnou kondicí hnízdících samic a mírou inkubačního úsilí, které samec poskytoval hnízdu. Možných důvodů tohoto vztahu může být několik: 1) po dobu samčí inkubační péče se samice mohly věnovat sběru potravy a tím zamezit snižování váhy a případnému zhoršení tělesné kondice (Hegyi & Sasvári, 1998), 2) samci poskytují více inkubační péče samicím, které mají od začátku hnízdní sezóny lepší tělesnou kondici nebo 3) kombinace bodu 1 a 2 (Lislevand & kol., 2004). Vzhledem k tomu, že míra rodičovských kvalit je důležitým prediktorem pro přežití čejčích mlád'at (Blomqvist & kol., 1997), měl by zájem samců být vyšší podíl investic do snůšek s kondičně lepšími samicemi. Přestože Lislevand & kol. (2004) nenašli alternativní vysvětlení, nepochybně míra inkubačního úsilí, kterou samec hnízdu poskytuje, může být z energetického hlediska pro samici přínosná. I poměrně malá míra inkubační péče poskytovaná samcem může pomoci udržet samici v dobré tělesné kondici po celou dobu inkubace (Sládeček, 2015). V rámci této studie však nebyl vliv samčího inkubačního úsilí ve vztahu k samicí tělesné kondici prokázán.

U některých ptačích druhů s prekociálním typem mlád'at došlo v průběhu inkubační doby ke snížení tělesné hmotnosti v důsledku snížení příjmu potravy [např.: *berneška bělolící* (*Branta leucopsis* Bechst.; Lessells & kol., 1979), *kur bankivský* (*Gallus gallus* L.; Mrosovsky a Sherry, 1980), *berneška velká* (*Branta canadensis* L.; Aldrich & Raveling; 1983)]. Hegyi & Sasvári (1998) ve své studii prokázali snížení tělesné hmotnosti u samic *čejky chocholaté* a *břehouše černoocasého* (*Limosa limosa*), které vynaložily extrémně vysoké investice do inkubace. Jednalo se o samice, které snůšku inkubovaly samy, popř. inkubovaly snůšky náhradní. Za nepříznivého počasí navíc došlo k navýšení inkubačního podílu samic a v důsledku toho ke snížení jejich tělesné hmotnosti. Oproti tomu samice, které inkubovaly za pomoci samce pouze jednu snůšku, si udržely svou tělesnou hmotnost na stabilní úrovni. Samice *břehouše černoocasého* stabilizovay svou tělesnou hmotnost rychleji než samice *čejky chocholaté* (Hegyi & Sasvári, 1998).

6. Závěr

Diplomová práce zhodnotila interakce mezi párovacím statutem hnízdících samic *čejky chocholaté*, jejich tělesnou kondicí, načasováním hnízdění a umístěním hnízda v dané kolonii. Zároveň zhodnotila míru inkubačního úsilí poskytovanou oběma rodiči v různých párových svazcích.

Podíl polygammích samic vykazoval v porovnání s výsledky ostatních populací *čejek* napříč Evropou nejnižší zjištěnou hodnotu. Předpoklad nízkého podílu polygammích samic patrně spočívá v malé velikosti nashromážděných vzorků, oproti vzorkům získaných v ostatních studiích.

Mezi partnery různých párovacích svazků, ale i jedinci stejného pohlaví, se zjištěná míra inkubačního úsilí značně lišila. Stejně jako v předešle publikovaných studiích, i zde samci inkubovali snůšky výrazně méně než samice. Průměrný podíl samčí inkubační péče, i celkového inkubačního úsilí byl ve srovnání s ostatními studiemi výrazně nižší. Míra inkubačního úsilí samce byla ovlivněna pouze velikostí dané kolonie, párovací statut úsilí samce nikterak neovlivnil. V koloniích s vyšším počtem hnízdících párů klesala míra inkubačního úsilí samce. Naopak předpoklad vzniku polygynních párovacích svazků v koloniích s vyšším počtem hnízdících párů nebyl prokázán.

Vztah mezi tělesnou hmotností a délkou tarsu, který určuje tělesnou kondici hnízdící samice, nebyl prokázán, což naznačuje, že i konstitučně slabší samice mohly být v dobré kondici a naopak. Přestože je známé, že samice s lepší tělesnou kondicí jsou schopny začít hnízdit dříve než kondičně slabší samice, nebyl tento předpoklad v rámci této studie zaznamenán. Tělesná hmotnost ani tělesná kondice neovlivnila načasování hnízdění. Naopak kondičně lepší samice inkubovaly daleko méně, nežli kondičně slabší samice, což svědčí o lepší souhrnné péči o hnízdo.

7. Přehled literatury

- ALATALO R. V. & LUNDBERG A., 1984: Polyterritorial polygyny in the *Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca* – evidence for the deception hypothesis. *Ann. Zool. Fennici* 21: 217 – 228.
- ALDRICH T. W. & RAVELING D. G., 1983: Effects of experience and body weight on incubation behaviour of Canada geese. *The Auk* 100: 670 – 679.
- BAINES D., 1990: The roles of predation, food and agricultural practice in determining the breeding success of the Lapwing (*Vanellus vanellus*) on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology* 59: 915 – 929.
- BEINTEMA A. J. & VISSER G. H., 1989: The effect of weather on time budgets and development of chicks of meadow birds. *Ardea* 77: 181 – 192.
- BEINTEMA A. J., THISSEN J. B., TENSEN D. & VISSER G. H., 1991: Feeding ecology of charadriiform chicks in agricultural grassland. *Ardea* 79: 31 – 44.
- BEŇO R., 2012: Rodičovské investice a reprodukční úspěšnost v polygynních párovacích systémech u ptáků – Bakalářská práce. Nепublikováno, Masarykova univerzita.
- BERG Å., 1994: Habitat selection by monogamous and polygamous Lapwings on farmland – The importance of foraging habitats and suitable nest sites. *Ardea* 81: 99 – 105.
- BERG Å., LINDBERG T. & KÅLLEBRINK K. G., 1992: Hatching success of Lapwings on farmland: differences between habitats and colonies of different sizes. *Journal of Animal Ecology* 61: 469 – 476.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL, 2004: *Birds in Europe: Population Estimates, Trends and Conservation Status*. BirdLife International, Cambridge.
- BLOMQVIST D. & JOHANSSON O. C., 1994: Double clutches and uniparental care in Lapwing *Vanellus vanellus*, with a comment on the evolution of double-clutching. *Journal of Avian Biology* 25: 77 – 79.
- BLOMQVIST D. & JOHANSSON O. C., 1995: Trade-offs in nest site selection in coastal populations of Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 137: 550 – 558.
- BLOMQVIST D., JOHANSSON O. C. & GÖTMARK F., 1997: Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18 – 24.
- BLOMQVIST D., HOI H. & WEINBERGER I., 2002: To see or not to see: the role of habitat density on the occurrence of extra-pair paternity and paternity assurance behaviors. *Acta Zoologica Sinica* 52: 229 – 231.

- BOTH CH., PIERSMA T. & ROODBERGEN S. P., 2005: Climatic change explains much of the 20th century advance in laying date of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in the Netherlands. *Ardea* 93: 79 – 88.
- BRUNTON D. H., 1988: Energy expenditure in reproductive effort of male and female Killdeer (*Charadrius vociferus*). *The Auk* 105: 553 – 564.
- BULLA M., ŠÁLEK M. & GOSLER A. G.; 2012: Eggshell spotting does not predict male incubation but marks thinner areas of a shorebird's shells. *The Auk* 129: 26 – 35.
- BYRKJEDAL I., GRØNSTØL G. B., LISLEVAND T., PEDERSEN K. M., SANDVIK H. & STALHEIM S., 1997: Mating systems and territory in Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 139: 129 – 137.
- CRAMP S., 1990: The birds of Western Palearctic. Vol 3, Oxford University Press, Oxford.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L., 1983: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford.
- DAVIES N. B., 1989: Sexual conflict and the polygamy threshold. *Animal Behaviour* 38: 226 – 234.
- DELANY S., SCOTT D., DODMAN T. & STROUD D., 2009: An Atlas of Wader Populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.
- ELLIOT R. D., 1985a: The effects of predation risk and group size on the anti-predator responses of nesting Lapwings *Vanellus vanellus*. *Behaviour* 92: 168 – 187.
- ELLIOT R. D., 1985b: The exclusion of avian predators from aggregations of nesting lapwings (*Vanellus vanellus*). *Animal Behaviour* 33: 308 – 314.
- EMLEN S. T. & ORING L. W., 1977: Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215 – 223.
- EMLEN S. T. & WREGE P. H., 2004: Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in Wattled Jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panama. *The Auk* 121: 391 – 403.
- EGLINGTON S. M., BOLTON M., SMART M. A., SUTHERLAND W. J., WATKINSON A. R. & GILL J. A., 2010: Managing water levels on wet grasslands to improve foraging conditions for breeding Northern Lapwing *Vanellus vanellus*. *Journal of Applied Ecology* 47: 451 – 458.
- FERRETTI V., & WINKLER D. W., 2009: Polygyny in the tree swallow *Tachycineta bicolor*: a result of the cost of searching for an unmated male. *Journal of Avian Biology* 40: 289 – 295.

- FLETCHER K., WARREN P. & BAINES D., 2005: Impact of nest visits by human observers on hatching success in Lapwings *Vanellus vanellus*: a field experiment: Capsule Increased nest visits during incubation did not reduce Lapwing clutch survival whereas nesting in pastures with high Black-headed Gull *Larus ridibundus* abundance did. *Bird Study* 52: 221 – 223.
- FORMÁNEK J., HUDEC K., PLESNÍK J., ŘEZNÍČEK J., ŠÁLEK M., SCHRÖPFER L., ŠKOPEK J. & ŠTASTNÝ K., 1995: Pták roku 1995 – Čejka chocholatá. Česká společnost ornitologická, Praha.
- GALBRAITH H., 1987: Marking and visiting Lapwing *Vanellus vanellus* nests does not affect clutch survival. *Bird Study* 34:2: 137 – 138.
- GALBRAITH H., 1988a: Effect of egg size and composition on the size, quality and survival of Lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *Journal of Zoology* 214: 383 – 398.
- GALBRAITH H., 1988b: Effect of agriculture on the breeding ecology of Lapwings *Vanellus vanellus*. *Journal of Applied Ecology* 25: 487 – 503.
- GALBRAITH H., 1988c: Adaptation and constraint in the growth pattern of Lapwing *Vanellus vanellus*. *Journal of Zoology* 215: 537 – 548.
- GILL F. B., 2007: Ornithology (3rd edition). W. H. Freeman and Company, New York.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N., BAUER K. M. & BEZZEL E., 1975: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 6. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- GRØNSTØL G. B., 1996: Aerobic components in the song-flight display of male Lapwings *Vanellus vanellus* as cues in female choice. *Ardea* 84: 45 – 55.
- GRØNSTØL G. B., 1997: Correlates of egg-size variation in polygynously breeding Northern Lapwings. *The Auk* 114: 507 – 512.
- GRØNSTØL G. B., 2003: Mate-sharing costs in polygynous Northern Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 145: 203 – 211.
- GRØNSTØL G. B., BYRKJEDAL I. & FIKSEN Ø., 2003a: Predicting polygynous settlement while incorporating varying female competitive strength. *Behavioral Ecology* 14:2: 257 – 267.
- GRØNSTØL G. B., HAFSMO J. E., BYRKJEDAL I. & LISLEVAND T., 2003b: Chick growth and survival in Northern Lapwings *Vanellus vanellus* indicate that secondary females do the best of a bad job. *Journal of Avian Biology* 44: 376 – 382.
- GUSTAFSSON L., QVARNSTRÖM A. & SHELDON B. C., 1995: Trade-offs between lifehistory traits and secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375: 311 – 313.

- HANNON S. J., 1984: Factors limiting polygyny in the willow ptarmigan. *Animal Behaviour* 32: 153 – 161.
- HAFSMO J. E., BYRKJEDAL I. & GRØNSTØL G. B., 2001: Simultaneous tetragyny in Northern Lapwing *Vanellus vanellus*. *Bird Study* 48: 124 – 125.
- HARVEY J. M., 1971: Factors affecting blue goose nesting success. *Canadian Journal of Zoology* 49: 223 – 234.
- HEGYI Z., 1996: Laying date, egg volumes and chick survival in Lapwing (*Vanellus vanellus* L.), Redshank (*Tringa totanus* L.) and Black-tailed Godwit (*Limosa limosa* L.). *Ornis Hungarica* 6: 1 – 7.
- HEGYI Z. & SASVARI L., 1998: Parental condition and breeding effort in Waders. *Journal of Animal Ecology* 67: 41 – 53.
- HOUSTON A. I., SZÉKELY T. & McNAMARA J. M., 2005: Conflict between parents over care. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 33 – 38.
- HÖGLUND J. & ALATALO R. V., 1995: *Leks*. Princeton University Press, Princeton – New Jersey.
- HÖGSTEDT G., 1974: Length of the pre-laying period in the Lapwing *Vanellus vanellus* L. in relation to its food resources. *Ornis Scandinavica* 5: 1 – 4.
- HOCHACHKA W. M. & SMITH J. N. M., 1991: Determinants and consequences of nestling condition in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology* 60: 995 – 1008.
- HUDEK K. & ŠŤASTNÝ K., 2005: *Fauna ČR. Ptáci 2/I*. Academia, Praha.
- CHAMBERLAIN D. E. & CRICK H. Q. P., 2003: Temporal and spatial associations in aspects of reproductive performance of Lapwings *Vanellus vanellus* in the United Kingdom, 1962–99. *Ardea* 91: 183 – 196.
- JACKSON R. & JACKSON J., 1975: A study of breeding Lapwings in the New Forest, Hampshire 1971–74. *Ringling & Migration* 1: 18 – 27.
- JONGBLOED F., SCHEKKERMAN H. & TEUNISSEN W., 2006: Verdeling van de broedinspanning bij Kieviten. *Limosa* 79: 63 – 70.
- KEMPENAERS B., 1995: Polygyny in the blue tit: intra- and inter-sexual conflicts. *Animal Behaviour* 49: 1047 – 1064.
- KLABNÍK L., 1984: Příspěvek k populační dynamice a hnízdní bionomii čejky chocholaté (*Vanellus vanellus* L.) ve Šluknovském výběžku. *Zpráva MOS* 42: 107 – 120.

- KLOMP H., 1951: Over de achteruitgang van de Kievit, *Vanellus vanellus* (L.), in Nederland en gegevens over het legmechanisme en het einreproductie-vermogen. *Ardea* 39: 143 – 182.
- KLOMP H., 1954: De terreinkeus van de Kievit *Vanellus vanellus* (L.). *Ardea* 42: 1 – 139.
- KNIGHT R. L. & TEMPLE S. A., 1988: Nest-defense behavior in the red-winged blackbird. *The Condor* 90: 193 – 200.
- KRAGTEN S., NAGEL J. C. & de SNOO G. R., 2008: The effectiveness of volunteer nest protection on the nest success of Northern Lapwings *Vanellus vanellus* on Dutch arable farms. *Ibis* 150: 667 – 673.
- KUBELKA V., ZÁMEČNÍK V. & ŠÁLEK M., 2012a: Monitoring čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v České republice v roce 2008: výsledky a efektivita práce dobrovolníků. *Sylvia* 48: 1 – 23.
- KUBELKA V., ZÁMEČNÍK V. & ŠÁLEK M., 2012b: Mapování hnízdišť čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v roce 2012. *Vanellus* 7: 57 – 65.
- KUBELKA V., ZÁMEČNÍK V. & ŠÁLEK M., 2012c: Přímá ochrana hnízd čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) – metodika pro rok 2012. *Vanellus* 7: 66 – 75.
- KUBELKA V. & ŠÁLEK M., 2013: Vliv extrémního počasí na průběh hnízdění čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v roce 2013. *Sylvia* 49: 145 – 156.
- KUBELKA V., ZÁMEČNÍK V. & ŠÁLEK M., 2013: Mapování hnízdišť čejek chocholatých – poděkování a výzva do roku 2013. *Vanellus* 8: 52 – 60.
- KUBELKA V., 2014: Přežívání kuřat čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v zemědělské krajině – Diplomová práce. Nepublikováno, Univerzita Karlova v Praze.
- KUBELKA V., ZÁMEČNÍK V. & ŠÁLEK M., 2014: Mapování hnízdišť čejek chocholatých – poděkování a výzva do roku 2014. *Vanellus* 9: 81 – 85.
- LACK D., 1968: Ecological adaptations for breeding in birds. Chapman and Hall, London.
- LANCTOT R. B., SCRIBNER K. T., KEMPENAERS B. & WEATHERHEAD P. J., 1997: Lekking without a paradox in the Buff-breasted Sandpiper. *The American Naturalist* 149: 1051 – 1070.
- LANDE R., 1980: Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution* 34: 292 – 305.
- LESSELLS C. M., SIBLY R. M., OWEN, M. & ELLIS S., 1979: Weights of female Barnacle Geese during breeding. *Wildfowl* 30: 72 – 74.

- LIGON J. D., 1999: The Evolution of Avian Breeding Systems. Oxford University Press, Oxford.
- LIKER A. & SZÉKELY T., 1997: Aggression among female Lapwings, *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour* 54: 797 – 802.
- LIKER A. & SZÉKELY T., 1999a: Parental behaviour in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 141: 608 – 614.
- LIKER A. & SZÉKELY T., 1999b: Mating pattern and mate choice in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ornis Hungarica* 8-9: 13 – 25.
- LISLEVAND T., 2001: Male incubation in Northern Lapwings: effects on egg temperature and potential benefits to females. *Ornis Fennica* 78: 23 – 29.
- LISLEVAND T. & BYRKJEDAL I., 2004: Incubation behaviour in male Northern Lapwings *Vanellus vanellus* in relation to mating opportunities and female body condition. *Ardea* 92: 19 – 30.
- LISLEVAND T., BYRKJEDAL I., GRØNSTØL G. B., HAFSMO J. E., KALLESTAD G. R. & LARSEN V. A., 2004: Incubation Behaviour in Northern Lapwings: Nocturnal Nest Attentiveness and Possible Importance of Individual Breeding Quality. *Ethology* 110: 177 – 192.
- LISLEVAND T., BYRKJEDAL I., BORGE T. & SÆTRE G. P., 2005: Egg size in relation to sex of embryo, brood sex ratios and laying sequence in Northern Lapwings (*Vanellus vanellus*). *Journal of Zoology* 267: 81 – 87.
- MABEE T. J., WILDMAN A. M. & JOHNSON CH. B., 2006: Using egg flotation and eggshell evidence to determine age and fate of Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology* 77: 163 – 172.
- MAGRATH M. J. L. & ELGAR M. A., 1997: Paternal care declines with increased opportunity for extra-pair matings in fairy martins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* Vols. 264: 1731 – 1736.
- MARTIN T. E., 1993: Nest Predation Among Vegetation Layers and Habitat Types: Revising the Dogmas. *The American Naturalist* 141:6: 897 – 913.
- MØLLER A. P., 1986: Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128: 234 – 250.
- MROSOVSKY N. & SHERRY D. F., 1980: Animal anorexias. *Science* 207: 837 – 842.
- MUSTERS C. J. M., ter KEURS W. J. & de SNOO G. R., 2010: Timing of the breeding season of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in The Netherlands. *Ardea* 98: 195 – 202.

- O'BRIEN M. & WILSON J. D., 2011: Population changes of breeding waders on farmland in relation to agri-environment management. *Bird Study* 58: 399 – 408.
- OLSON V. A., LIKER A., FRECKLETON R. P. & SZÉKELY T., 2008: Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. *Proceedings of the royal society* 275: 301 – 307.
- ORIAN G. H., 1980: Some adaptations of marsh-nesting blackbirds. Princeton University Press, Princeton.
- OWEN M. & COOK W. A., 1977: Variations in body weight, wing length and condition of Mallard *Anas platyrhynchos platyrhynchos* and their relationship to environmental changes. *Journal of Zoology* 183: 377 – 395.
- PAKKALA T., ŠÁLEK M. & TIAINEN J.; 1997 *Vanellus vanellus* Lapwing. In: HAGEMEIJER W. J. M. & BLAIR M. J.: The EBCC Atlas of European Breeding Birds Their Distribution and Abundance. T. A. D.Poyser, London.
- PARISH D. M. B., THOMPSON P. S. & COULSON J. C., 1997: Mating systems in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 139: 138 – 143.
- PARISH D. M. B., & COULSON J. C., 1998: Parental investment, reproductive success and polygyny in the Lapwing, *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour* 56: 1161 – 1167.
- PARISH D. M. B., THOMPSON P. S. & COULSON J. C., 2001: Effect of age, cohort and individual on breeding performance in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis*, 143: 288 – 295.
- PENNYCUICK C. J., 2008: Modelling the flying bird. Elsevier, Philadelphia.
- PIÁLKOVÁ R., 2014: Role materiálních efektů v reprodukci čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*). Nepublikováno, Česká zemědělská univerzita v Praze.
- PINXTEN R. & EENS M., 1990: Polygyny in the European starling: effect on female reproductive success. *Animal Behaviour* 40: 1035 – 1047.
- PITELKA F. A., HOLMES R. T. & MacLEAN S. F., 1974: Ecology and evolution of social organization in Arctic sandpipers. *American Zoologist* 14: 185 – 204.
- REYNOLDS J. D. & SZÉKELY T., 1997: The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology and sexual selection. *Behavioral Ecology*. 8: 126 – 134.
- ŘEZÁČOVÁ K., 2012: Vliv rodičů na riziko hnízdní predace čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) - Diplomová práce. Nepublikováno, Česká zemědělská univerzita v Praze.

- SANDELL M. I. & SMITH H. G., 1996: Already mated females constrain male mating success in the European starling. *Proceedings: Biological Sciences* 263: 743 – 747.
- SEARCY W. A. & YASUKAWA K., 1989: Alternative models of territorial polygyny in birds. *The American Naturalist* 134: 323 – 343.
- SEYMOUR A. S., HARRIS S., RALSTON C. & WHITE P. C. L., 2003: Factors influencing the nesting success of Lapwings *Vanellus vanellus* and behaviour of Red Fox *Vulpes vulpes* in Lapwing nesting sites. *Bird Study* 50: 39 – 46.
- SHELDON R., BOLTON M., GILLINGS S. & WILSON A., 2004: Conservation management of Lapwing *Vanellus vanellus* on lowland arable farmland in the UK. *Ibis* 146:2: 41 – 49.
- SHELDON R. D., CHANEY K. & TYLER G. A., 2007: Factors affecting nest survival of Northern Lapwings (*Vanellus vanellus*) in arable farmland: an agri-environment scheme prescription can enhance nest survival: Capsuel A spring/summer fallow agri-environment prescription improved Lapwing nest survival. *Bird Study* 54: 168 – 175.
- SHRUBB M., 2007: *The Lapwing*. T. & A. D. Poyser, London.
- SCHAMEL D., TRACY D. M., LANK D. B. & WESTNEAT D. F., 2004: Mate guarding, copulation strategies and paternity in the sex-role reversed, socially polyandrous red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 110 – 118.
- SLAGSVOLD T. & LIFJELD, J. T., 1994: Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *The American Naturalist* 143: 59 – 94.
- SLÁDEČEK M., 2012: Párovací systémy a inkubační rytmy u bahňáků (*Charadriiformes*) – Bakalářská práce. Nepublikováno, Česká zemědělská univerzita v Praze.
- SLÁDEČEK M., 2015: Vliv individuálních vlastností samic čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) na kvalitu snůšky, párovací status a inkubační úsilí samce – Diplomová práce. Nepublikováno, Univerzita Karlova v Praze.
- SONERUD G. A., 1992: Nest predation may make the „deception hypothesis“ unnecessary to explain polygyny in the Tengmalm’s owl. *Animal Behaviour* 43: 871 – 874.
- STEJSKALOVÁ L., 2001: Odhad tělesné kondice u ptáků – literární review. *Sylvia* 37: 3 – 16.
- SUNDBERG J. & DIXON A., 1996: Old, colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour* 52: 113 – 122.

- SVENSSON L., MULLARNEY K. & ZETTERSTRÖM D., 2012: Ptáci Evropy, Severní Afriky, Blízkého východu. Ševčík, Plzeň.
- SZÉKELY T. & REYNOLDS J. D., 1995: Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* Vols. 262: 57 – 64.
- SZÉKELY T., KOSZTOLÁNYI A., KÜPPER C. & THOMAS G. H., 2007: Sexual conflict over parental care: a case study of shorebirds. *Journal of Ornithology* 148: 211 – 217.
- ŠÁLEK M., 1993: Hnízdění čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v jihočeských pánvích: hustota populace a výběr prostředí. *Sylvia* 30: 46 – 58.
- ŠÁLEK M., 1995a: Sledování hnízdních populací čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v České republice. *Zprávy ČSO* 40: 18 – 25.
- ŠÁLEK M., 1995b: Změny ve velikosti snůšek a vajec u čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v průběhu sezóny. *Sylvia* 31: 16 – 25.
- ŠÁLEM M., 2000: Aktuální problémy ochrany ptáků a jejich prostředí v ČR – Čejka chocholátá (*Vanellus vanellus*). *Sylvia* 36/1: 51 – 52.
- ŠÁLEK M., 2005: Polygamní hnízdění čejek chocholatých (*Vanellus vanellus*) na Písecku v jižních Čechách. *Sylvia* 41: 72 – 82.
- ŠÁLEK M. & ŠMILAUER P., 2002: Predation on Northern Lapwing *Vanellus vanellus* nests: the effect of population density and spatial distribution of nests. *Ardea* 90: 51 – 60.
- ŠÁLEK M. & CEPÁKOVÁ E., 2006 Do Northern Lapwings *Vanellus vanellus* and little ringed plovers *Charadrius dubius* rely on egg crypsis during incubation? *Folia Zoologica* 55/1: 43 – 51.
- ŠIMKOVÁ J., 2010: Ochrana bahňáků hnízdicích na orné půdě v České republice – Bakalářská práce. Nepublikováno, Česká zemědělská univerzita v Praze.
- ŠTOREK V., 2011: Rizika hnízdní predace čejky chocholaté: vliv krypte hnízd a koloniality – Diplomová práce. Nepublikováno, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- ŠŤASTNÝ K., BEJČEK V. & HUDEC K., 2006: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001 – 2003. Aventinum, Praha.
- TELLA J. L., FORFERO M. G., DONÁZAR J. A. & HIRALDO F., 1997: Is the expression of male traits in female Lesser Kestrels related to sexual selection? *Ethology* 103: 72 – 81.
- TEUNISSEN W., SCHEKKERMAN H., WILLEMS F. & MAJOOR F., 2008: Identifying predators of eggs and chicks of Lapwing *Vanellus vanellus* and Black-

- tailed Godwit *Limosa limosa* in the Netherlands and the importance of predation on wader reproductive output. *Ibis* 150/1: 74 – 85.
- van PAASEN A. G., VELDMAN D. H. & BEINTEMA A. J., 1984: A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35: 173 – 178.
- VERNER J. & WILLSON M. F., 1966: Mating systems, sexual dimorphism, and the role of male north american passerine birds in the nesting cycle: Ornithological monographs. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- VYHLÁŠKA č. 152/2006 Sb., o odchylném postupu při ochraně ptáků a výjimce ze základních ochranných podmínek zvláště chráněných druhů ptáků pro jejich značení, v platném znění.
- WEATHERHEAD P. J., 1984: Mate choice in avian polygyny: Why do females prefer older man? *The American Naturalist* 123: 873 – 875.
- WEATHERHEAD P. J. & ROBERTSON R. J., 1979: Offspring quality and the polygyny threshold: „The sexy son hypothesis“. *The American Naturalist* 113: 201 – 208.
- WILSON E. O., 1976: *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge.
- WILSON J. D., WHITTINGHAM M. J. & BRADBURY R. B., 2005: The management of crop structure: a general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? *Ibis* 147: 453 – 463.
- YASUKAWA K., McCLURE J. L., BOLEY R. A. & ZANOCCO J., 1990: Provisioning of nestlings by male and female red-winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour* 40: 153 – 166.
- ZÁMEČNÍK V., 2013: – Metodická příručka pro praktickou ochranu ptáků v zemědělské krajině. Metodika AOPK ČR, Praha.
- ZÁMEČNÍK V., KUBELKA V. & ŠÁLEK M., 2015: Mapování hnízdišť čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v roce 2015. Online: <http://www.cso.cz/index.php?ID=2461>, vystaveno: 27. 02. 2015.
- ZÖLLNER T., 2003: Paarsysteme beim Kiebitz *Vanellus vanellus* und deren Auswirkungen auf die Brutpartner und ihre Gelege. *Vogelwelt* 124: 35 – 44.
- ZOUBKOVÁ E., 2013: Hnízdní krypta u čejky chocholaté: role výstelky a chování rodičů - Diplomová práce. Nепublikováno, Česká zemědělská univerzita v Praze.