

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Biologie

Zoologie



Bc. Martina Nacházelová

Epigamní projevy samců čejky chocholaté: variabilita vizuálních atributů toku a vztahy s dalšími reprodukčními ukazateli

Epigamic behaviour in male Northern Lapwings: variability of visual attributes of song-flight and their relationships with other reproductive traits

Diplomová práce

Vedoucí práce: **Prof. Mgr. Miroslav Šálek, Dr.**

Konzultanti: **RNDr. Roman Fuchs, CSc.**

Mgr. Veronika Javůrková, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení

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

V Praze, 27.4. 2016

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především mému školiteli Mirku „Ešusovi“ Šálkovi, za jeho nápady, podněty, technickou podporu a pomoc se sepsáním finální verze této práce. Dík mu patří také za organizaci „čejkařského“ týmu, jehož spolupráce mi usnadnila sběr dat. Členové týmu byli Vojta Kubelka, Martin Sládeček, Radka Piálková, Hanka Vitnerová, Jana Hronková, Eva Vozabulová, ale i další, příležitostní účastníci terénních prací. Dále mému příteli, Halu Caswellovi, který mi pomohl s opravou alespoň dřívější verze anglického abstraktu a poskytl zajímavé podněty pro mé rozjímání o tématu této práce. Honzovi Setničkovi též za užitečné připomínky a nápady, stejně jako konzultantům Romanu Fuchsovi a Veronice Javůrkové. Poděkování patří mému tátovi Jaromíru Nacházeli, nadšenému pozorovateli ptáků, který mi byl společníkem a pomocníkem v terénu. Jeho řidičské a nosičské schopnosti i celkovou pomoc jsem ocenila zejména v době, kdy jsem jezdila do terénu o jedné noze a s berlemi, jejichž části mi obětavě vytahoval z bláta oranišť, ve kterých občas uvízly. A konečně všem zúčastněným čejkám za jejich přiměřenou míru spolupráce a za jejich zajímavé projevy chování, jejichž pozorování je krásnou náplní jarních dní.

Abstrakt

Čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*) je druh se zajímavým epigamním chováním, z něž nejnápadnější část tvoří samčí akrobatický svatební let. Cílem této práce bylo zjistit, které charakteristiky svatebního letu jsou důležité v samičí volbě partnera a je-li zdánlivá náročnost tohoto letu korelovaná s jinými indikátory samčí kvality. V letech 2014 a 2015 byli čejčí samci pozorováni na tradičních hnízdištích na loukách a orné půdě na Českobudějovicku v jižních Čechách. Celkem 24 samců bylo pozorováno a nafilmováno v toku. Pozorováním bylo zjištěno, s kým se pářili a/nebo zda se podíleli na inkubaci hnízda, v případě, že nějaké vlastnili. Měřili jsme různé aspekty technicky a energeticky náročných částí svatebního letu („Ascent“, „Vertical Dive“ a „Alternating Flight“) a pokusili se zjistit, které z nich jsou atraktivní a hrají roli v samičí volbě. Výsledky ukázaly, že čím složitější piruetu ve „Vertical Dive“ samci předvedli a čím rychlejší tempo „Alternating Flight“, tím časnější hnízdění. Nejprůkaznější výsledek pak byl, že čím delší čas, který samec strávil letem s rovinou křídel nakloněnou téměř vertikálně v rámci „Alternating Flight“, než se překlopil na druhý bok, tím větší byla jeho šance vstoupit do polygynního svazku – nalákat více než jednu samici. Jedná se pravděpodobně o čestný signál kvality, který ukazuje samčí schopnost manévrovat v tomto zřejmě agresivně motivovaném typu letu, čímž samec demonstruje svoji schopnost odhánět predátory.

Klíčová slova: Čejka chocholatá, epigamní chování, samčí svatební let, tok, atraktivita samců, samičí volba partnera, interindividuální variabilita

Abstract

The Northern Lapwing (*Vanellus vanellus*) is a species with conspicuous courtship rituals, the most noticeable part being the males' aerobic song-flight. The aim of this study was to determine which song-flight characteristics are important in female mate choice and whether the perceived difficulty of the song-flight is correlated with other indicators of male quality. In 2014 and 2015 male lapwings were observed in the meadows and arable land in South Bohemia, Czech Republic, in the vicinity of České Budějovice, a traditional breeding area. In 24 males we video-recorded their song-flights and observed mating behaviour and/or incubation of nests, had they any. We measured various aspects of the most dramatic displays of agility and stamina in the song-flight (Ascent, Vertical Dive, and Alternating Flight) in order to find which of them acted as influencing factors in female mate choice. We found that the more complicated the pirouette in the Vertical Dive and the faster the pace of the Alternating Flight, the earlier the male nested. The most convincing result showed that the longer the male spent more or less vertically inclined along his longitudinal axis in the Alternating Flight on one side before revolving to the other, the higher the probability for him to establish a polygynous bond – attract more than one female. This is probably an honest signal of quality, showing the male's ability to manoeuvre in what is probably an aggressively motivated type of flight, demonstrating the ability to deter predators.

Key words: Northern Lapwing, epigamic behaviour, male song-flight, display, male attractiveness, female mate choice, inter-individual variability

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Čejka chocholátá (<i>Vanellus vanellus</i>) a její biologie	2
1.2. Přílet na hnízdiště	2
1.3. Párovací systém a polygynie	3
1.3.1. Méně běžné strategie popsané u čejky	4
1.3.2. Význam věku a atraktivita teritorií	5
1.3.3. Sexy synové a „Polygyny Threshold“ model	7
1.3.4. Agrese mezi samicemi a hypotéza o kompetici o samčí parentální péči	8
1.4. Rodičovská péče a průběh hnízdí sezóny	10
1.4.1. Samčí a samičí parentální péče	11
1.5. Okolnosti ohrožující hnízda a čejčí adaptace	12
1.5.1. Čejky v zemědělské krajině	12
1.5.2. Koloniální hnízdění a predace	12
1.5.3. Antipredační chování ve skupině	13
1.5.4. Rizika antipredačního chování a role toku	14
1.6. Svatební lety	15
1.6.1. Popis toku a jeho částí	16
1.6.2. Akustické projevy během toku	18
1.6.3. Příčiny vyvolávající tok u samců	18
1.6.4. Trajektorie letu	19
1.6.5. Načasování a frekvence letů	19
1.7. Čestné signály a samičí výběr	19
1.8. Cíle diplomové práce	22
2. Materiál a metodika	23
2.1. Výběr lokalit a načasování sběru dat	23
2.2. Rozlišování jedinců v terénu a značení	26
2.2.1. Variabilita ornamentů využívaných k identifikaci	27

2.3. Sběr dat	31
2.3.1. Pozorování a záznam teritorií	31
2.3.2. Určení vytvořených svazků mezi čejkami	33
2.3.3. Čas pozorování	35
2.3.4. Videozáznam a jeho zpracování	35
2.3.5. Dohledávání hnízd	38
2.4. Analýza dat a statistické metody	39
3. Výsledky	41
3.1. Pozorování samci a naměřené veličiny	41
3.2. Svatební lety	43
3.2.1. „Butterfly Flight“ (BF)	43
3.2.2. „Alternating Flight“ (AF)	43
3.2.3. „Low Flight“ (LF)	46
3.2.4. „Ascent“ (A)	46
3.2.5. „High Flight“ (HF)	47
3.2.6. „Vertical Dive“ (VD)	48
3.2.7. Variabilita mezi jedinci	49
3.3. Posouzení souvislostí v projevech toku	51
3.3.1. Individuální opakovatelnost projevů	51
3.3.2. Vzájemná korelace jednotlivých projevů	51
3.4. Vliv komponent toku na reprodukční parametry	53
3.5. Vztahy mezi teritorií, polygynií a kvalitou toku	56
4. Diskuze	58
4.1. Polygynie	58
4.2. Svatební lety	59
4.2.1. „Alternating Flight“	60
4.2.2. „Ascent“	61
4.2.3. „Vertical Dive“	61
4.3. Samičí volba a signální funkce svatebního letu	63
4.3.1. Prediktory samčí kvality	64
4.3.2. Signální funkce „Alternating Flight“ a jeho parametrů	65
4.3.3. „Vertical Dive“ a akustické signály	67
4.4. „Polygyny Threshold“ model a kompetice o samčí rodičovskou péči	68

4.5. Další možné ukazatele samčí atraktivity	69
4.5.1. Věk a ornamentace	69
4.5.2. Teritorium	71
4.6. Průběh hnízdní sezóny	73
4.6.1. Kopulace	73
4.6.2. Hnízdění a epigamní chování	74
5. Shrnutí	76
6. Seznam použité literatury	78



Čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*) je nejběžnějším druhem bahňáka v České republice, přestože její počty stále ubývají a jeho typický tok a volání signalizující příchod jara jsou vidět a slyšet stále vzácněji.

1. Úvod

Již evoluční teorie Charlese Darwina poukázala na důležitou roli rozmnožování a vybírání partnerů, které je, dalo by se říci, hnacím motorem evoluce. Správnost těchto rozhodnutí, co se týká pohlavního výběru, je pod silným selekčním tlakem, protože přímo souvisí s množstvím genů jedince předaným do dalších generací, a tedy jeho sexuální zdatností (fitness). Cílem každého jedince je sehnat partnera, který by tuto fitness maximalizoval – buď vyprodukoval životaschopnější, nebo pro opačné pohlaví atraktivnější potomstvo, případně svojí rodičovskou péčí přispěl k produkci a přežití co největšího počtu potomků. Aby vybírající pohlaví (mezi obratlovci typicky samice) mohlo posoudit, který partner je nejvhodnější, vyvinuly se častěji u samců sekundární pohlavní znaky nebo i typy chování, které signalizují určité kvality svého nositele a slouží jako reklama pro samice. U mnoha obratlovců probíhají před rozmnožováním souboje mezi samci a objevuje se epigamní chování – tj. chování atraktivní pro opačné pohlaví související s rozmnožováním – které můžeme označit například jako námluvy (Andersson & Iwasa 1996; Møller & Jennions 2001).

Námluvy či tok je typ signálu, kterým se vybírané pohlaví (samec) snaží upoutat zájem potenciálních sexuálních partnerů. Slouží jako ukazatel kvality jedince. Tyto znaky by měly být nějakým způsobem nákladné, aby pravdivě ukazovaly, že jejich nositel je dostatečně životaschopný (čestné signály). Takové znaky mohou být například určitým typem „handicapu“ (Zahavi 1975, Grafen 1990).

Často studovanou skupinou obratlovců v tomto ohledu jsou ptáci. Vděčí za to své druhové rozmanitosti, ale také variabilitě signálů a strategií námluv. A protože podobně jako lidé využívají ze smyslového vnímání obvykle nejvíce zrak a sluch, tyto signály jsou nám nápadné a můžeme je snadno vnímat. Mezi ptačími skupinami jsou svoji variabilitou v párovacích systémech a péči o potomstvo zajímaví například bahňáci (Charadrii). Proto byla jako cílový druh této diplomové práce, zabývající se signalizací samčí kvality, vybrána čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*), nejběžnější a v otevřené krajině i z dálky dobře pozorovatelný bahňák hnízdící na území ČR.

Čejka je zajímavá svým variabilním párovacím systémem – fakultativní polygynií – a nápadnými epigamními projevy – akrobatickými svatebními lety samců. Tato práce se zabývala sledováním tohoto chování a dala si za cíl zjistit, které konkrétní prvky jsou důležitým signálem pro samice a napomáhají ve výběru partnera.

1.1. Čejka chocholátá (*Vanellus vanellus*) a její biologie

Čejka chocholátá, *Vanellus vanellus* (Linnaeus, 1758) je středně velký bahňák z čeledi kulíkovitých (Charadriidae), řádu dlouhokřídlých (Charadriiformes). Jde o kontrastně, převážně černobíle zbarveného ptáka velikosti holuba s širokými, na konci zaoblenými křídly. Zejména samci jsou nápadní dlouhou chocholkou a nazelenalými kovově lesklými krovkami. Tento druh má palearktický typ rozšíření.

V České republice jde jednoznačně o nejběžnějšího bahňáka, který hnízdí i protahuje na většině území (Šálek 1992; Šťastný et al. 2006; Cepák et al. 2008). Již od počátku 20. století jsou pozorovány měnící se preference čejek pro výběr hnízdního prostředí, a sice jejich postupné stěhování hnízd z původně obsazovaných travnatých oblastí či luk do zemědělsky obhospodařované krajiny (Cramp & Simmons 1983 ex Šálek 1993; Šálek 1993). Obecně si vybírají spíše vlhká prostředí jako různé mokřiny, podmáčené louky či dna rybníků, ale i pole a pastviny. Upřednostňují řidší a nižší vegetaci (Hudec & Šťastný 2005; Šťastný et al. 2006).

Proto vlivem měnícího se zemědělství a mizením vlhkých luk zažívá čejka v posledních dekádách na mnoha místech (včetně České republiky) nápadný úbytek početnosti (Wilson et al. 2001; Henderson et al. 2002; Taylor et al. 2004; Šťastný et al. 2006; Žídková et al. 2007; Reif et al. 2008). Od 70. let minulého století utrpěla evropská populace 30% ztráty, na počátku 21. století čítala pak asi jen 1,7 milionu párů (Šťastný et al. 2006).

Čejky se živí hmyzem a jinými bezobratlými, které hledají na zemi, méně často i drobnými obratlovci (Hudec & Šťastný 2005; Šťastný et al. 2006).

Jsou převážně tažné. Kromě atlantské oblasti v západní Evropě obývají v zimě celé Středomoří včetně jeho africké části. Středoevropské čejky mají v zimovištích velký rozptyl. (Hudec & Šťastný 2005). K nám se navracejí v průběhu února až k přelomu února a března, kdy čejkám začíná hnízdní sezóna. Po jejím skončení hnízdiště opouštějí obvykle v červenci a srpnu (Šťastný et al. 2006).

1.2. Přílet na hnízdiště

Na začátku sezóny, po návratu čejek ze zimovišť samci obsazují teritoria. Každý si nejprve vybere centrum teritoria a obhazuje určitou část jeho okolí. Extenzivními souboji se sousedy pak vznikají přesněji dané hranice, kde dochází k největšímu množství střetů. Teritoriální chování končí až s vyklubáním snůšek (Dabelsteen 1978).

Po ustavení teritorií přilétají samice (Grønstøl 1996), které se kvůli vzájemné konkurenci potřebují co nejrychleji rozhodnout pro některého ze samců a přitom dobře zvážit své možnosti. Na jedné samici v Norsku bylo pozorováno, že samičí strategií může být rychlé oblétní teritorií, z nichž

na každém stráví třeba jen mezi 15 a 20 minutami, kdy hledá potravu (tak zřejmě zkoumá místní potravní nabídku) a sleduje samcův svatební let, aby posoudila jeho kvalitu (Byrkjedal et al. 2013). Podle toho může vybrat partnera, dovolí-li to okolnosti. A čím je rychlejší, tím lepší má výběr, dokud jsou samci nezadaní.

1.3. Párovací systém a polygynie

Bahňáci jako skupina se obecně vyznačují velkou variabilitou párovacích systémů a rodičovské péče, která byla nejspíš původně biparentální. Jako jeden z nejběžnějších evropských bahňáků je právě čejka poměrně často studovaným druhem (Székely & Reynolds 1995). Přesto do poměrně nedávné doby byla považována za druh čistě monogamní, ačkoli současný výzkum zabývající se detailnějším pozorováním odhaluje, že nezanedbatelný podíl čejek je polygynní (Parish & Coulson 1998).

Čejku lze tedy označit za fakultativně polygynní druh. Studie populací z různých oblastí přinesly údaje o tom, kolik procent samců tvoří svazky s více než jednou samicí. V Maďarsku šlo o 20 % (n = 59), v Norsku 23-41 % (n = 74) a 45 % (n = 22), ve Švédsku 50 % (n = 20), v Anglii 40 % (n = 50) a 37 % (n = 90) a nakonec v jihočeské populaci v ČR 29 % (n = 55). To dokumentují jednotlivé studie v tomto pořadí: Liker & Székely 1999a; Byrkjedal et al. 1997; Grønstøl 2003; Berg 1993; Parish & Coulson 1998; Parish et al. 1997a; Šálek 2005. Většina polygamních svazků je bigamních – tj. samec získá dvě samice, vzácněji se ale objevují i úspěšnější samci se třemi samicemi v teritoriu (Berg 1993; Byrkjedal et al. 1997; Parish & Coulson 1998; Šálek 2005).

Polygynie sama o sobě může vzniknout u druhů, kde se samcům vyplatí omezit rodičovskou péči na úkor vynaložení více energie ke shánění dalších samic (Webster 1991). Polygynní samci pak věnují více času toku (Liker & Székely 1999a) a s inkubací pomáhají často ještě méně než samci v monogamních svazcích. Samice tak musejí kompenzovat jejich snížen úsilí na úkor vlastního krmení či jiné péče o sebe (Grønstøl 2003), jak dokládají i Hegyi & Sasváry (1998), kteří pozorovali, že samice hnízdící bez pomoci samce mají během hnízdní sezóny výrazné úbytky na hmotnosti. Kdyby ovšem nebyly schopné vyvést snůšku samy, bez výrazné pomoci samce, samci by možnými ztrátami hnízd na polygynii prodělali a ke vzniku tohoto systému by v první řadě nedošlo (Webster 1991). Taková situace však není případem čejek, protože se ukazuje, že i přes tyto problémy bývají hnízda polygynních samců úspěšnější v líhnutí než hnízda samců monogamních (Grønstøl 1996; Liker & Székely 1999a).

Navíc bahňáci kuřata jsou prekociální – shánějí si potravu sama a nejsou tak závislá na rodičovské péči. Postarat se o ně tudíž může být relativně snazší, protože nevyžadují neustálou pozornost obou rodičů. I to jistě mohlo napomoci vzniku polygynie v této skupině (Byrkjedal et al. 1997).

Polygynie u čejek je simultánní, tj. načasování hnízdění samic v jednom teritoriu se sice může trochu lišit, ale jejich rozmnožovací stadia se v zásadě překrývají (Byrkjedal et al. 1997). Sekundární samice obvykle začínají snášet až několik dnů (3-8) po tom, co primární samice dokončí svou snůšku, inkubace pak ale nějaký čas probíhá zároveň (Byrkjedal et al. 1997; Liker & Székely 1999a; Šálek 2005). V době, kdy se usazují sekundární samice, bývají někteří samci stále nezadaní, což ukazuje na vyšší žádanost kvalitních samců a na fakt, že samice tyto svazky tvoří s vybranými samci dobrovolně (Byrkjedal et al. 1997; Liker & Székely 1999a). Mezi primárními, sekundárními a monogamními samicemi přitom nebyly nalezeny žádné rozdíly v kvalitě či hnízdní úspěšnosti (Liker & Székely 1999a). Jindy byla pozorována, byť jen marginálně snížená hnízdní úspěšnost polygynních samic oproti monogamním (kdy však meziroční úspěchy obou strategií dosahovaly podobných hodnot; Parish & Coulson 1998) nebo byla dokumentována menší velikost vajec u sekundárních samic (Grønstøl 1997) a ukázalo se, že v hnízdech sekundárních samic častěji zůstávají nevyhlínutá vejce. V přítomnosti terciálních samic pak tyto mívají ještě vyšší poměr nevyhlínutých vajec (Grønstøl 2003). Produkce kuřat u monogamních a primárních samic je tím pádem vyšší než u sekundárních. Důvodem ale nemusí být snížená samčí péče, nýbrž například nižší reprodukční kvalita samice samotné, případně i pozdější načasování jejího hnízdění (Grønstøl et al. 2003; Grønstøl et al. 2013).

To odpovídá stavu, který se vyskytuje i u dalších studovaných polygynních druhů (zejména mezi pěvcí), kde je sekundární samice schopna vyvést přibližně pouze 61 % mláďat oproti samicím primárním. Pěvčí mláďata jsou ale nidikolní, tudíž dostatečná rodičovská péče pro ně může být zásadnější (Webster 1991; Kampenars 1994).

Kdyby však polygynie byla pro samice tak nevýhodná, zřejmě by se vůbec neobjevila. Z čeho tedy mohou polygynní samice těžit? Odpovědí jsou pravděpodobně kvality samce, jako je jeho schopnost odhánět predátory nebo možnost atraktivního umístění hnízda do centra kolonie (Šálek & Šmilauer 2002).

1.3.1. Méně běžné strategie popsané u čejky

Flexibilita v párovacím systému tohoto druhu je podle dostupných informací veliká. Od monogamie přes polygynii se dvěma, třemi, ale i čtyřmi (Hafsmo et al. 2001) samicemi k vzácnějším stavům jako je polyandrie (Parish et al. 1997a), „double-clutching“ (Blomqvist & Johansson 1994; Parish et al. 1997b), nebo polyteritorialita, poprvé objevená mezi bahňáky právě u čejky (Parish et al. 1997a).

Polyandrie byla popsána na samici, která byla terciální samicí v polygynním svazku a vinou predace přišla o svoji snůšku. Na rozdíl od běžné situace, kdy samice kladou snůšku náhradní se stejným samcem, tato mladá samice změnila teritorium a stala se sekundární samicí jiného, nyní též polygynního samce (Parish et al. 1997a). Je potom otázkou, jestli je opravdu možné mluvit

o polyandrii jako takové, nebo jde-li spíše o sekvenční monogamní hnízdění (Blomqvist & Johansson 2000).

„Double-clutching“ – tedy strategie, kdy samice naklade první snůšku, o kterou následně pečuje samec, zatímco ona naklade druhou, o kterou se stará sama – byl poprvé popsán v práci Blomqvist & Johansson (1994) na dvou samicích. Později bylo nezávisle pozorováno dalších pět samic pokoušejících se uplatnit obdobnou strategii (Parish et al. 1997b). V obou případech se nejednalo o klasický „double-clutching“, neboť v případech popsaných v první studii se o první snůšku starali oba rodiče, o vylíhlá kuřata z první snůšky pak už jen samec. Druhá snůška, nakladená až za delší dobu (medián 35 dní), byla pak podle očekávání výhradně v péči samice (Blomqvist & Johansson 1994). Protože první snůšku inkubovali oba rodiče a úplně si rozdělili až péči o kuřata z jednotlivých hnízd, vhodnější termín pro tuto strategii by mohl být „double-brooding“ (Parish et al. 1997a,b).

Pokud je pro daný druh uniparentální péče možná a proveditelná, je strategie dvou snůšek na dva rodiče výhodná, zvláště pak, je-li velikost snůšky omezená (fyziologicky nebo jinak) a hnízdní sezóna krátká. Jakmile samec začne inkubovat téměř samostatně nebo často, předpoklady pro vznik strategie „double-clutching“ jsou vytvořeny (Blomqvist & Johansson 1994).

1.3.2. Význam věku a atraktivita teritorií

Ve shánění partnerek jsou úspěšnější starší samci (Parish et al. 2001). Polygynní svazky tvoří častěji než jednoletí ptáci, kteří navíc nezřídka zůstávají v první sezóně bez partnerky a lokality mohou předčasně opouštět. Za neúspěchem ročních samců zřejmě nestojí nedostatečná kvalita teritoria, které obhájili, neboť teritoriu samci často bývají věrni i v následujících sezónách. Samice tak zřejmě preferují vysloveně starší, zkušenější samce (Parish et al. 1997).

Hnízdění úspěšnost samce dle empirických dat skutečně s věkem roste. Jeho produktivita (co se týče potomstva) stoupne i o 40 % mezi první a druhou hnízdění sezónou a opět o 10 % mezi druhou a třetí (Parish et al. 2001). I jiní autoři pozorovali, že zatímco samice obvykle hnízí již v druhém kalendářním roce svého života, samci mohou rozmnožování více oddalovat (Lislevand et al. 2009). U tohoto pohlaví jsou tedy zkušenosti opravdu důležité nebo alespoň samice dávají přednost starším samcům, ať už je důvod jakýkoli.

Samčí pohlaví je také náchylnější k ovlivnění špatnými podmínkami z mládí. Někteří samci, vylíhnutí se ve „špatné“ sezóně, mohou být poznamenáni těmito okolnostmi, což se v dospělosti projevuje neschopností zajistit si vhodné teritorium nebo z jakéhokoli jiného důvodu jejich neúčasti v rozmnožování. A to ne jednou, ale opakovaně (Parish et al. 2001).

Na rozdíl od samců, u mladých samic nebylo pozorováno, že by měly obtíže s hnízděním nebo že by se jejich reprodukční úspěšnost výrazně měnila mezi roky (kromě toho, že roční samice snázejí

asi o 5 % menší vejce, což v této studii nemělo na líhnutí vliv; Grønstøl 1997; Parish et al. 2001). Dle jiné studie roste konkrétně úspěšnost vyvedení kuřat do vzletnosti s věkem/zkušenostmi u obou pohlaví (Blomqvist et al. 1997).

Podobné trendy, zejména časnější snášení, větší objem vajec, lepší péče či vyšší hnízdní úspěšnost u starších rodičů byly dokumentovány i u několika dalších druhů, z bahňáků vodouše rudonohého (*Tringa totanus*; Thompson & Hale 1991), z jiných nekrnivých např. u bernešky bělolící (*Branta leucopsis*; Forslund & Larsson 1992), křepelky japonské (*Coturnix japonica*; Pittet et al. 2012) a poštolky pestré (*Falco sparverius*; Wiehn 1997).

Věk ale není jediným kritériem, podle kterého si samice vybírají. Za úspěchem v hnízdění stojí několik faktorů, např. zemědělské práce, predační tlak a potravní zdroje na lokalitě. Schopnost samce zajistit bezpečí před predátory a teritorium s dostatkem potravy pak může být opravdu podstatným kritériem samice při výběru partnera (Byrkjedal et al. 1997).

Čejky preferují zatopená území, zejména v obdělávané krajině, kde v okolí vody sbírají potravu asi 2x častěji. Vlhkost, potažmo lepší potravní nabídka na vlhkých místech, může být dle některých názorů dokonce nejdůležitějším faktorem při výběru teritoria (Berg et al. 1992; Berg 1993).

Zdá se, že polygynie je pozitivně spjatá konkrétně s velikostí teritoria. (To ale nebylo potvrzeno ve všech populacích; Grønstøl 1996.) Ke stejnému výsledku došel i Berg (1993). V jím studované populaci se podíl suchých částí teritorií výrazně nelišil mezi mono- a polygamními samci (proto možná v samičí volbě nehraje velkou roli), ale polygamní samci měli teritoria často větší, protože zahrnovala právě i zamokřená území. Větší teritorium je však méně výhodné z hlediska nebezpečí predace, neb rozlehlejší bráněné území má méně blízkých sousedů, kteří by byli ochotni pomoci s odháněním predátorů (Berg 1993). Že počet sousedů negativně koreluje s mírou predace, bylo ostatně potvrzeno ve studii Berg et al. (1992).

Přestože samci se na odhánění predátorů podílí obvykle větší měrou, také pomoc samice není zanedbatelná (Berg 2003; Grønstøl a Petersen 1997). Velikost teritoria může znamenat méně sousedů, ale na druhou stranu více rezidentních samic, což může riziko predace do jisté míry kompenzovat a v odhánění predátorů se nakonec může jednat i o výhodnější strategii, protože samice mají v tomto případě stejné zájmy jako samec (Berg 1993).

Celkově může tedy jít o „trade-off“, kdy si samci volí buď cestu většího teritoria (případně teritoria vlhčího, které láká samice a z principu bývá rozlehlejší) a pravděpodobně vyšší šanci přilákat více než jednu samici, nebo cestu teritoria menšího, které je snad lépe chráněno před predátory (Berg 1993). Obecně je ale produkce kuřat za rok jednoznačně vyšší u polygamních samců, kterým se méně často stává, že by přišli o všechny snůšky (Parish & Coulson 1998). Cesta polygynie by tedy měla být výhodnější.

1.3.3. Sexy synové a „Polygyny Threshold“ model

V případě, že si samice vybírají samce a dobrovolně vstupují do polygynie na základě výhod nebo kvalit, které poskytuje on a jeho teritorium, může se jednat o potvrzení hypotézy s původním anglickým označením „Polygyny Threshold Model“ (Heisler 1980; Byrkjedal et al. 1997).

„Polygyny Threshold“, volně možno přeložit jako „práh“ nebo „hranice“ polygynie, značí bod, v němž je rozdíl v kvalitě dvou samčích teritorií dostatečně velký na to, aby samice mohla vyvést stejný počet kuřat sama, případně jen s malou pomocí samce v lepším teritoriu, jako by byla schopná vyvést s plnou asistencí samce v teritoriu horším. Polygynie pak vyplývá z tohoto velkého rozdílu v kvalitě teritoria nebo obecně zdrojů nabízených různými samci (Verner & Wilson 1966 ex Weatherhead & Robertson 1979; Weatherhead & Robertson 1979; Grønstøl et al. 2003).

Pro platnost modelu musí být splněny dvě zásadní podmínky: 1. Polygynní samice musejí být schopné vyvést tolik mláďat jako samice hnízdící monogamně (protože do polygynního svazku vstupují dobrovolně, což by nečinily, kdyby to bylo nevýhodné); 2. Velikost harému musí být pozitivně korelována s kvalitou teritoria. Zároveň by ale měly být brány v potaz i individuální vlastnosti samce, nejen teritorium, ač původní model předpokládá, že na teritorium a vlastnosti samce je možno nahlížet jako na kvality funkčně synonymní (Orians 1969; Weatherhead & Robertson 1979). Výhody pro samici se ale v obou případech mohou lišit: teritorium poskytuje přímé zdroje – potravu, bezpečné umístění; zatímco atraktivita samce poskytuje výhodu ve zdrojích více abstraktních – genetických (Hedrick 1988).

Podle zmíněného modelu by nejdříve měla být obsazena nejkvalitnější teritoria. Tedy ta, která se později stanou polygynními. A ta jsou i nadále pro další samice stále výhodnější než teritoria dosud neobsazená. Sekundární samice z těchto teritorií by pak měly mít podobnou, případně vyšší reprodukční úspěšnost než samice monogamní, které „vzaly zavděk“ teritoriem suboptimálním, a měly by se usadit v přibližně stejnou dobu. Ani jeden z těchto předpokladů nebyl plně potvrzen (Byrkjedal et al. 1997; Grønstøl et al. 2003; Grønstøl et al. 2013). Nejčasnější snůšky totiž vždy nepatří jen polygynním samcům, ale též některým monogamním. Monogamní samice byly zároveň často shledány úspěšnějšími než samice sekundární (Webster 1991; Slagsvold & Lifjeld 1994), které začínaly hnízdit signifikantně později a jejichž kuřata měla navíc i zhoršené přežívání a pomalejší růst oproti kuřatům samic primárních i monogamních, což dále vyvrací zmíněný model (Grønstøl et al. 2013). Nejspolehlivějším prediktorem polygynie se opět ukázala být velikost teritoria, která ale nemusela být rozhodující sama o sobě. Ve všech teritoriích byl ale dostatek potravy (Byrkjedal et al. 1997). Kromě těchto faktorů se samice obecně mohou řídit vyloženě některými kvalitami samců (Grønstøl 1996; Byrkjedal et al. 1997; Šálek 2005), jak se snaží zjistit tato diplomová práce.

Existuje-li rozdíl mezi individuálními kvalitami samce a teritoriem (ve smyslu, že kvalita teritoria neodpovídá kvalitě samce), potom samice spárované s atraktivními samci mohou mít zpočátku nižší reprodukční úspěšnost než samice, které daly přednost dobrým teritoriím. Výhoda atraktivních samců ale tkví v tom, že jejich samčí potomci zdědí jejich atraktivitu nebo obecněji řečeno předpoklady pro vytvoření polygynních svazků, jak předpokládá hypotéza „sexy synů“ (Weatherhead & Robertson 1979). A budou-li se samice, které dědí preference pro tento typ samců, s nimi párovat častěji, reprodukční úspěch jejich matek, přesněji fitness nakonec bude vyšší. Samice by se tedy nemusely řídit pouze rozlohou/umístěním/kvalitou teritoria. Je-li samec kvalitní, se může projevit buď na jeho vlastnostech, které mu umožňují získat ono kvalitní teritorium, nebo přímo na jeho vzezření/morfologii/fyzické zdatnosti, které může efektivně předvádět při svatebních letech, jimiž na sebe poutá pozornost na začátku sezóny (Heisler 1980; Grønstøl 1996). Oba faktory – teritorium i fyzické kvality samce – mohou ovlivnit počet úspěšně vyvedených mláďat. Také podobnost mezi otcem a synem může pramenit jak z teritoria, na kterém byl syn vychován, tak (vzhledově a morfologicky) z genetické podobnosti (Heisler 1980). Nejde tudíž výhradně o kvantitu potomků, kterou zajistí spíše bezpečné a na potravu bohaté teritorium, ale také o jejich kvalitu, v níž hraje roli atraktivita samce samotného (Weatherhead & Robertson 1979; Kirkpatrick 1982; Hedrick 1988).

Další známá hypotéza vysvětlující preferenci samic pro určité samčí znaky je hypotéza dobrých genů (Kokko et al. 2002), která říká, že některé atraktivní samčí znaky jsou v zásadě preferované proto, že ukazují na jiné dědičné vlastnosti, které zvyšují životaschopnost (Hedrick 1988). Od hypotézy sexy synů se tedy liší tím, že samicím nejde o potomky (syny), kteří budou atraktivní a tím zvýší svůj rozmnožovací potenciál, ale o potomky s (geny dávajícími jim) větší šancí na přežití, tím pádem i na rozmnožení.

1.3.4. Agrese mezi samicemi a hypotéza o kompetici o samčí parentální péči

Jedním z důvodů, proč empirická data nepotvrzují „Polygyny Threshold“, může být fakt, že tento model obecně ignoruje rozdíly v zájmech mezi jedinci. Konflikt mezi samci a samicemi vyplývá z toho, že pro samice je výhodnější monogamie, případně polyandrie (která u čejek ovšem není běžná) a pro samce přesný opak, tedy polygynie, která jim přinese vyšší fitness (Davies & Houston 1986; Grønstøl 2003). Polygynní samci v průměru vyprodukují o 32 % kuřat více než samci monogamní (Grønstøl et al. 2014). Podle jiných zdrojů může jít dokonce o 58 až 100 % v rámci sezóny, a protože polygynní samci si často udržují tento status roky po sobě (Parish et al. 1997), za život mohou vyprodukovat o 67 až 91 % více kuřat než samci striktně monogamní (Parish & Coulson 1998).

Další konflikt, jak již bylo naznačené výše, vzniká mezi samicemi. V polygynním svazku se sekundární samici dostává až dvakrát větší úlevy v inkubaci než primární. To pak nevyhnutelně vyúsťuje v kompetici, kde je primární samice motivována vyhnat potenciální sekundární partnerky z teritoria, neboť jejich přítomnost by znamenala významný úbytek pomoci s inkubací ze strany samce, což zase může vést ke zhoršení kondice její i hnízda – může to prodloužit dobu inkubace a tím zvýšit riziko predace nebo nevyklíhnutí vajec. Rezidentní samice může na ostatní útočit buď přímo, nebo se jejich usazení snažit i jinak zabránit. Agrese spárovaných samic k ostatním potenciálním konkurentkám, především ze začátku sezóny, byla pozorována u více druhů ptáků, zejména pěvců. Tím samice zároveň dovršují konflikt mezi nimi a samci, jimž tak maří příležitosti k nalákání sekundární samice. Chování samic tedy může hrát důležitou roli v párovacím systému fakultativně polygynních druhů jako je čejka. Kompetice o zdroje probíhá i zde, přestože se jedná o druh s kuřaty prekociálními a nidifugnými, která zdánlivě nevyžadují tolik péče. Při potvrzení tohoto chování pak „Polygyny Threshold“ model nemůže platit v celém znění, protože samice si nemohou svobodně vybrat, u kterého samce se usadí, a to právě díky již rezidentním, agresivním samicím (Slagsvold 1993; Kampenaers 1994; Slagsvold & Lifjeld 1994; Liker & Székely 1997; Sandell 1998; Grønstøl 2003; Smith & Sandell 2005; Grønstøl et al. 2014). Na základě těchto faktů byly formovány další hypotézy o samčí investici do rodičovské péče a samčí kompetici o ni.

Jak z tohoto systému vyplývá, samice v dobré kondici se usadí v samčích teritoriích první, a i když se jim nepodaří vyhnat další konkurentky, jejich postavení oproti nim bývá dominantní. Na rozdíl v kompetičních schopnostech mezi samicemi pak může záviset relativní množství zdrojů, které jim připadne (Grønstøl et al. 2003; Grønstøl et al. 2014).

Konkrétně u čejek situace vypadá tak, že čím dříve samice přilétne na hnízdiště a usadí se, tím dříve obvykle začne snášet a první samice se stává dominantní (Grønstøl 1996; Grønstøl et al. 2003). Monogamní samice začínají snášet ve stejné době jako samice primární (což neodpovídá predikcím „Polygyny Threshold“ modelu) nebo nanejvýš krátce poté. Sekundární samice však až s výrazným zpožděním. Přestože většina studií zkoumající mechanismy párování se zabývá samci, pravděpodobně existují velké rozdíly i v kvalitě samic (Grønstøl et al. 2003).

Kvůli nesrovnalostem mezi empirickými pozorováními a předpokladům „Polygyny Threshold“ modelu vznikla hypotéza o kompetici o samčí rodičovskou péči („Competition for male parental care hypothesis“/“Investment-guarding hypothesis“; Yasukawa & Searcy 1982; Slagsvold 1993; Slagsvold & Lifjeld 1994). Tato nová hypotéza předpokládá, že: 1. Rezidentní samice by měly být agresivnější vůči samicím stejného druhu než vůči samcům, a 2. Rezidentní samice nejvíce riskuje ztrátu samčí pomoci, když sekundární samice začne inkubaci krátce po primární, rezidentní. (Slagsvold & Lifjeld 1994). Pozorované i experimentálně vyvolané chování samic bylo v souladu s těmito předpoklady (viz Slagsvold 1993; Liker & Székely 1997).

Vysvětlení druhého předpokladu této hypotézy tkví v tom, že samčí pomoc s inkubací není ovlivněna časem, kdy získá první či druhou partnerku, ale obvykle více pomáhá partnerce sekundární, která i přesto mívá menší úspěšnost. Je možné, že sekundární partnerka, která do teritoria dorazí později, je méně zkušená a tudíž potřebuje větší pomoc s péčí o hnízdo, například s inkubací (Webster 1991; Grønstøl 2003). Na druhou stranu, ač u ptáků bylo pozorováno, že mladší nezkušené samice mají zhoršenou hnízdní úspěšnost, toto nebylo potvrzeno u čejky. Ani mladé samice si v hnízdění nevedly výrazně hůř (Parish et al. 2001).

Primární samice mohou být se svými útoky úspěšné a opravdu si tak uchránit monogamní status. Polygynie/monogamie pak do značné míry nejspíš závisí i na kompetitivních schopnostech rezidentních samic (Liker & Székely 1997; Grønstøl et al. 2014). Nejzdatnější samice se obvykle usazují jako první a stávají se primárními (Grønstøl et al. 2003). Samec ovšem také chrání své zájmy a potenciální sekundární samici může do jisté míry bránit (Slagsvold & Lifjeld 1994; Parish & Coulson 1998; Grønstøl et al. 2014).

Výše již bylo zmíněno, že jediným zjevným faktorem pozitivně korelovaným s množstvím samic, které se se samcem párují, je velikost teritoria. I tohle vlastně skvěle odpovídá a podporuje hypotézu o kompetici o samčí rodičovskou péči. Hájit velké teritorium proti případným narušitelkám je pro rezidentní samice obtížnější a nákladnější. Samcům s velkým teritoriem se tak snadněji může povést nalákat další samici (případně samice) do polygynního svazku (Slagsvold & Lifjeld 1994).

I když je rezidentní samice nakonec donucena sdílet partnera a obecně zdroje s jinou samicí, dále mezi samicemi probíhá kompetice o zdroje (lepší části teritoria, potravu), kterých si primární samice může nárokovat většinu, což dále přispívá ke zhoršené hnízdní úspěšnosti sekundárních samic (Grønstøl et al. 2013; 2014). I z toho však vyplývá, že pro sekundární samici je výhodnější vybírat si samce s větším teritoriem, kde primární samice nebude moct uzurpovat všechny zdroje (Slagsvold & Lifjeld 1994).

Navzdory střetu zájmů mezi pohlavími je polygynie běžná. Rozhoduje o ní řada atributů u obou pohlaví, mezi nimiž bylo v této studii zkoumáno, do jaké míry se uplatňují prvky toku samce coby ukazatele jeho schopnosti agrese.

1.4. Rodičovská péče a průběh hnízdí sezóny

Několik dní po příchodu samice do teritoria začíná doba páření, která probíhá až do líhnutí kuřat. U čejky nejsou běžně pozorovány mimopárové kopulace (Parish et al. 1997a; Zöllner 2001; Šálek 2015). Podle jiných zdrojů a jiného typu měření mimopárová paternita ale vzácná není (20–25 %; Grønstøl et al. 2006; Augustin 2012).

Následně především samec hrabe hnízdí kotlinky, samice vybírá jednu vhodnou pro hnízdo, jež je vystláno stébly a suchou vegetací, kterou rodiče nasbírají v okolí (Hudec & Šťastný 2005). Jsou-li přípravy dokončeny, samice od konce února do začátku června klade hnědává nebo nazelenalá vajíčka s tmavými tečkami. V kompletní snůšce bývají nejčastěji čtyři (Hudec & Šťastný 2005; Grønstøl et al. 2006).

1.4.1. Samčí a samičí parentální péče

Péče o potomstvo může být ovlivněna kvalitou (potažmo i velikostí) rodičů. Obecně jsou těžší ptáci aktivnějším rodiči a mají větší úspěšnost (Blomqvist et al. 1997; Hegyi & Sasváry 1998a,b; Lislevand et al. 2004).

Na péči o potomstvo se podílejí oba rodiče, ale významnější díl připadá samici. Samec tráví například inkubací asi jen 25–35 % času během dne (Hegyí & Sasváry 1998a; Parish & Coulson 1998; Liker & Székely 1999b; Grønstøl 2003). Má-li více samic, nesnaží se inkubovat víc, ale tento svůj čas rozděluje mezi jednotlivá hnízda, přičemž více času alokuje do snůšky sekundární samice (Liker & Székely 1999b).

Důvodem, proč samci celkově méně pomáhají s inkubací, může být, že je výhodnější, když díky svým širokým křídům a tím pádem lepším manévrovacím schopnostem místo inkubace raději hlídají a případně aktivně brání hnízdo před predátory (Liker & Székely 1999b; Kis et al. 2000). Jsou-li v pohotovosti, je lepší přenechat inkubaci vajec samici. Časté zvedání ze snůšky by akorát mohlo na hnízdo upozornit predátory (Lislevand et al. 2004). Samci věnují obraně hnízda asi 3 % času, samice 1 % (Liker & Székely 1999b).

To, kolik rodičovské péče které pohlaví poskytuje, záleží do značné míry na párovacím systému daného druhu. U monogamních ptáků se jako nejlepší strategie může jevit co nejvíce energie investovat do rodičovské péče a obrany jediného hnízda. Naopak u druhů alespoň částečně polygynních konkrétně samec může získat vyšší fitness nalákáním další partnerky. Měl by tedy dát přednost námluvám před neustálou péčí o snůšku/mláďata, kterou do určité míry může zastat samice (Clutton-Brock 1991 ex Liker & Székely 1999b; Reynolds 1996). Na druhou stranu u čejky mezi samci monogamními a polygynními nebyl nalezen rozdíl v tom, kolik času trávili inkubací, hlídáním snůšky, lákáním samic, pářením nebo jinými aktivitami zaměřenými na sebe – krmením apod. (Lislevand et al. 2004).

1.5. Okolnosti ohrožující hnízda a čejčí adaptace

1.5.1. Čejky v zemědělské krajině

Čejky jsou relativně velcí (semi-koloniální) bahňáci z příbuzenstva kulíků, hnízdící na zemi (Cramp & Simmons 1983; Berg et al. 1992). Přírodní výběr by měl zvýhodňovat jedince, kteří se ať už výběrem stanoviště či konkrétní pozicí hnízda snaží snížit rizika na minimum, protože úspěšnost vyvedení snůšky přímo ovlivňuje individuální fitness (Martin 1993a). V současné době v našich evropských podmínkách začaly čejky hnízdit převážně na zemědělské půdě, na kterou se během krátké doby stihly celkem dobře adaptovat a mohly se dokonce stát i běžnějšími než v původní zalesněné krajině (Galbraith 1988; Taylor et al. 2004). 90 % párů bylo dokumentováno právě v tomto biotopu v Anglii a Walesu už v letech 1962-1985 (Shrubb 1990).

Přestože na obdělávané půdě dochází zejména z počátku sezóny k velkým ztrátám vinou zemědělských strojů, které mají zmíněný negativní vliv i na populace, většina čejek stále dává přednost právě tomuto prostředí. Je totiž také faktem, že po zasetí a skončení zemědělských prací se hnízda právě na obdělávaných polích těší největší míře úspěšného líhnutí (Berg et al. 1992; Šálek 1993). Oproti jiným biotopům (jako jsou louky a úhor) zde čejky dosahují výrazně větších úspěchů s vyvedením náhradních snůšek: 79,5 % vs. 53,8 %, a tak je celková úspěšnost hnízdění na obdělávané půdě přeci jen nejvyšší, přinejmenším v letech s vhodným načasováním setí. A to i přesto, že vliv zemědělských prací je logicky vyšší na orné půdě oproti třeba loukám, kde jednoznačně převažuje predace (Berg et al. 1992). Je tedy možné, že obdělávání půdy těžkými stroji nemusí mít v konečném důsledku na úspěšnost hnízdění až takový vliv, jak by bylo možné předpokládat (Berg et al. 1992; Šálek 1993). Pokud tedy nebereme v potaz možné rozdíly v přežívání kuřat, která mohou být úspěšnější naopak na loukách (Galbraith 1988).

1.5.2. Koloniální hnízdění a predace

Významným, často dokonce nejvýznamnějším nebezpečím pro snůšky a potenciálním důvodem kryptického zbarvení vajec je predace (Galbraith 1988, Baines 1990; Šálek 1992). Může za ztráty až 75 % čejčích (Galbraith 1988) či obecněji napříč oblastmi a ptačími druhy celkově přibližně 80 % hnízd (Martin 1993b).

Jak již bylo zmíněno, čejky hnízdí soliterně nebo v malých či větších skupinách – koloniích. Kolonialita může být antipredační strategií (Larsen et al. 1996). Na to, zda existuje nějaká souvislost mezi mírou predace a velikostí hnízdní kolonie čejek, se objevuje více názorů:

Galbraith (1988) píše, že míra predace není ovlivněna velikostí hnízdní kolonie. Ve své studii bohužel nezmínil, kteří predátoři byli u studované populace přítomni, protože čejčí strategie se mohou různit pro ptačí a savčí predátory (Elliot 1985b; Berg et al. 1992).

Druhým zřejmě očekávaným názorem je, že populační hustota hnízdících čejek negativně koreluje s mírou predace – v koloniích bývá predace relativně vzácnější. Toto tvrzení podporují studie Berg et al. (1992); Šálek & Šmilauer (2002) a Seymour et al. (2003). Další práce přinášejí konkrétní informace a v zásadě se shodují, že větší hnízdní agregace čejek jsou rozhodně úspěšnější v obraně hnízd před vránami (Elliot 1985a, Berg et al. 1992). Ovšem oproti předpokladu, že ani čejky v kolonii se nejsou schopny ubránit savcím predátorům, kteří mohou postupně vyplnit většinu hnízd (Elliot 1985b; Berg et al. 1992), někteří tvrdí, že v kolonii klesá míra predace také ze strany lišek, protože jejich schopnost nalézání hnízd je omezená a je tudíž záležitostí spíše náhodnou (Seymour et al. 2003).

Míra hnízdní predace je signifikantně ovlivněna velikostí kolonie, ovšem pouze na loukách či pastvinách, nikoli na orné půdě, kde hnízdí většina párů (Galbraith 1988; Baines 1990; Šálek & Šmilauer 2002). Luční hnízdiště jsou pro čejky atraktivnější z hlediska potravní nabídky, avšak horší z hlediska bilance úspěšnosti. Na orné půdě i hnízda ve velkých agregacích trpí značnou mírou predace, obdobně jako malá společenství či solitérní hnízda čejek na loukách. To značí, že ani větší kolonie nemusí být vždycky úspěšnou metodou snížení rizika predace (Šálek & Šmilauer 2002).

1.5.3. Antipredační chování ve skupině

V souvislosti s antipredačním chováním tkví výhoda skupinového hnízdění v několika aspektech. Varovný hlas může sloužit nejen k odehnání predátora, ale i k upozornění na jeho přítomnost ostatní čejky v kolonii. Větší počet čejek pak zvyšuje pravděpodobnost včasného odhalení nebezpečí (Elliot 1985b; Walters 1990) a aktivní obrana je v kolonii intenzivnější – podílí se na ní větší počet hnízdících ptáků. Tím je zároveň účinnější, přestože k fyzickému kontaktu s nebezpečným, tedy zejména savcím predátorem dochází jen zřídka. Díky tomu nemusí vždy všichni rodiče zahánět všechny predátory, ale mohou spoléhat na schopnosti svých sousedů (Elliot 1985b; Kis et al. 2000). To podporuje i zjištění, že při menší hustotě hnízd rezidentní samec útočí na predátora intenzivněji, jelikož musí kompenzovat nedostatek pomocníků (Kis 2003).

K fyzickému kontaktu se opravdu nejvíce uchyluje rezidentní samec, jehož hnízdo je aktuálně ohroženo predací, zatímco samci vyskytující se v okolí se v některých případech mohou rozhodnout místo (nebo kromě) na predátora útočit právě na tohoto samce, jak bylo pozorováno (Grønstøl a Petersen 1997). Motivací agresivních sousedů může být, že když po útoku predátora samice opustí rezidentního samce, tito sousedé si mohou zvětšit teritorium na jeho úkor a případně se také pokusit

kopulovat s dezertující samicí. Zničení hnízda predátorem pro ně může být výhodně i z hlediska pozdějšího snížení kompetice mezi vylíhlými kuřaty. Jde však pouze o spekulace (Grønstøl a Petersen 1997). Schopnost manévrování a výdrž při letu jsou proto nepochybně důležité vlastnosti, které mohou být pro samice ukazatelem „kvalitních genů“ potenciálních partnerů.

Dalším důvodem, proč nutně neplatí, že čím větší kolonie, tím více útočících čejek a tím lepší obrana, je, že pro efektivitu útoku se maximální počet útočících ptáků pohybuje kolem pěti. Při náletech na predátora se s počtem útočících čejek totiž také zvyšuje riziko vzájemného zranění. Skupinové útoky ale bývají účinnější než nálety jediné čejky nebo páru (Elliot 1985b). V takovém případě pak mohou celkově koloniální ptáci vynaložit méně času na útočení než soliterně hnízdící čejky (Kis et al. 2000). Predátoři se navíc mohou naučit vyhýbat se těmto koloniím, a to právě kvůli množství útočících čejek a tím pádem obtížnému získání kořisti (Elliot 1985a).

Uvažujeme-li tedy kolonii, která je schopna úspěšně odhalit a zahnat alespoň některé predátory, bylo pozorováno, že riziko predace klesá směrem do centra čejčího společenství (Elliot 1985a; Baines 1990; Šálek & Šmilauer 2002; Seymour 2003). Vytváření kolonií tak může být výhodně pouze pro páry hnízdící v jejím středu, kde je společná aktivní obrana účinnější. Naopak hnízda na okraji (v louce) jsou pod obdobným rizikem predace jako hnízda soliterní nebo v malých agregacích (Šálek & Šmilauer 2002). Lze proto předpokládat, že kvalitnější samci schopní lépe ubránit své teritorium budou upřednostňovat pozice uprostřed hnízdních seskupení (kolonií).

1.5.4. Rizika antipredačního chování a role toku

Čejky jsou teritoriální a při spatření predátora reagují repertoárem agonistického chování. Mohou využít vyrovnaný hlas („alarm call“) a mohou se snažit být nápadné chováním, které odvede predátora od hnízda. Nakonec jde však zejména o agresivní chování nebo únik, jsou-li samy v nebezpečí. Konkrétní reakce se liší v závislosti na typu predátora – terestrický či útočící ze vzduchu (Elliot 1985b; Walters 1990).

Aktivní obrana hnízd (útok) je tedy dalším, a to velmi důležitým, a i když pomíneme riziko s ním spojené, také časově a především energeticky náročným úkolem pro hnízdící čejky (Sordahl 1990). Hypoteticky by intenzita aktivní obrany hnízd měla růst se zkušeností rodičovských ptáků, jistotou o genetickém rodičovství snůšky, počtu vajec/kuřat či nápadnosti/skrytosti hnízda. Bude se taky lišit podle typu predátora a schopnosti (bezpečně) ho zahnat. Zároveň se cena spojená s odháněním predátorů může lišit mezi pohlavími (Montgomerie & Weatherhead 1988).

Jak by se v takovém případě dalo očekávat, v pozorováních a pokusech s vycpanou vránou bylo ukázáno, že role pohlaví v obraně hnízd je skutečně nerovnoměrná. Zatímco samice věnují více času inkubaci (Hegyi & Sasváry 1998), samci spíš zahánějí predátory a do této aktivity se pouštějí

častěji (Montgomerie & Wheatherhead 1988; Hegyi & Sasvári 1998; Kis et al. 2000; Kis 2003). Zároveň svoji agresivitu zvyšují v průběhu sezóny (Kis et al. 2000). Elliot (1985b) naopak neodhalil žádný nápadný rozdíl v aktivitě samců a samic útočících na vyčpanou vránu.

Samci přitom mohou být úspěšnější a zároveň i v relativně větším bezpečí právě díky své větší velikosti a širším, zaoblenějším křídům, která jsou obecně vhodnější k vzdušným manévřům (Grønstøl 1996; Swaddle & Lockwood 1998; Kis et al. 2000). Potom fakt, že zodpovědnost za bezpečí snůšky nesou především oni, není překvapivým. Stejně, jako že dovednost v bránění hnízda může v takovém případě signalizovat rodičovské schopnosti daného samce a ovlivňovat samičí výběr partnerů (Kis et al. 2000).

Jak však na začátku sezóny samice pozná, který samec je schopný letec a bude dobře plnit svoji úlohu v odhánění predátorů, když ještě nemá hnízdo, které by bránil? Odpověď zřejmě nebude jedna, jelikož jako indicie může sloužit více faktorů. Například časný návrat ze zimoviště a obhájení atraktivního teritoria – na dobrém místě a například v centru kolonie, kde si samec musí vydobýt své postavení soupeřením s konkurujícími samci ať už bojem či ukázkou leteckých schopností (Dabelsteen 1978). S obhajobou teritoria pak může souviset samčí tok, ve kterém se ovšem samci angažují i později během sezóny, kdy jsou teritoria již ustanovena. Tento tok zahrnující několik typů letu a vzdušné akrobatické prvky může sloužit jako dobrá reklama mířená právě na samice. Samec je během chvíle schopen ukázat, jak dobrým je letcem a jak dobré jsou jeho manévrovací schopnosti (Dabelsteen 1978; Grønstøl 1996). Zjistit podle čeho si samice vybírají partnery (zda podle toku a kterých jeho částí) si klade za cíl tato diplomová práce.

1.6. Svatební lety

Podle Darwinovy teorie o sexuálním výběru díky nevyváženosti rodičovských povinností mnohých druhů převážně samci věnují více času a energie námluvám, což platí i u čejky (Liker & Székely 1999a). Právě díky toku a podobným rituálům se u nich, díky preferenci samic, mohly vyvinout sekundární pohlavní znaky, podle kterých lze samce snadno odlišit od samic (Orians 1969). U čejky tyto znaky nejsou až tak nápadné, ale je možné mezi ně počítat větší kontrast ve zbarvení opeření u samců, i jejich tvar křídel lépe přizpůsobený leteckým manévřům, ať už při odhánění predátorů nebo při toku (Kis et al. 2000).

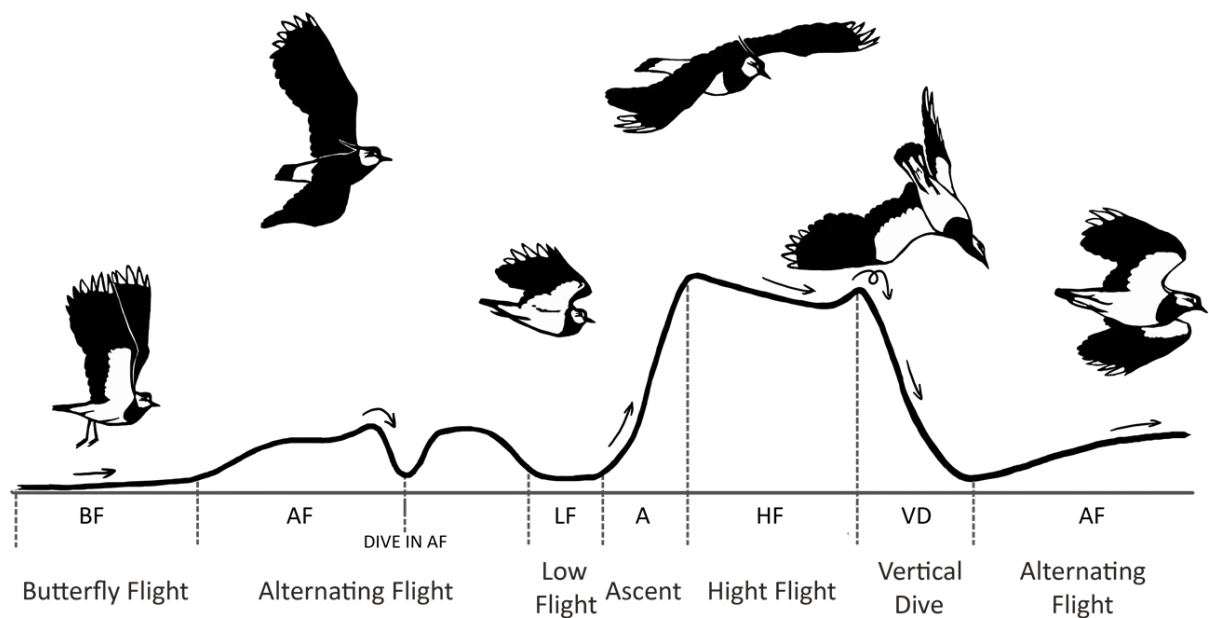
Vzdušný tok neboli svatební lety s akrobatickými (vizuálními), ale i akustickými prvky, jsou u bahňáků (Charadrii) běžné. I u čejky zřejmě můžeme hledat původ tohoto letu v agresivním a antipredačním chování. Samec tímto ritualizovaným chováním může ukazovat svoji zdatnost v leteckých manévrech a potenciálně tedy naznačovat, jak dobrým je letcem a jak efektivně dokáže

zahánět predátory. Jde o signál, kterým nejen hájí své teritorium, ale také se dvoří samicím (Dabelsteen 1978; Grønstøl 1996).

Svatební let čejky, který je možno zjara pozorovat i v našich krajích, byť stále vzácněji, byl detailně popsán Dabelsteensem (1978) na dánské populaci. Z jeho pozorování bych zde jen stručně shrnula základní charakteristiky tohoto typu toku a zmínila jeho jednotlivé části, jak je Dabelsteen popsal.

1.6.1. Popis toku a jeho částí

Svatební let je předváděn pouze samci a sestává z jedné či více v řadě za sebou navazujících jednotek (obr. 1). Přitom se samec vždy vokalizuje v přesně daném bodě tohoto letu.



Obr. 1: Schéma svatebního letu samce. Přehledné schéma jednotlivých částí toku podle Dabelsteena (1978) s linií vyznačující přibližnou relativní výšku letu oproti zemi (vodorovná přímka), mírně upraveno podle vlastního pozorování.

Bezprostředně poté, co samec vzlétne ze země, přechází do „Butterfly Flight“ (BF), „motýlího letu“. Jde o přímý let nízko nad zemí s hlubokými a pomalými záběry křídel, který lze pozorovat i mimo sekvenci svatebního letu. Objevuje se však vždy ihned po vzletnutí. Často je směřován proti samici. Při toku vyvolaném zřejmě přítomností samice navíc bývá delší. Samčí motivací nejsou možná jako u jiných částí toku agonistické, nýbrž sexuální tendence. Přínejmenším tedy v případech, kdy je

vzlétnutí do svatebního či pouze tohoto letu skutečně vyvoláno přítomností samice (Dabelsteen 1978).

V toku na BF navazuje „Alternating Flight“ (AF), volně možno přeložit jako alternující nebo například překlápěcí let. Z nedostatku vhodnějších pojmů se však dále budu držet zde i u dalších typů letů původních názvů anglických, případně v závorce uvedených zkratkách.

Před koncem BF se frekvence máchání i rychlost letu nápadně zvětší. Záběry křídel nejsou již tak hluboké. To se děje v přípravě na AF. Podle Dabelsteena v tomto letu (AF) samec letí 3–4 metry nad zemí a pravidelně se překlápí podél horizontální osy. Jeho plně roztažená křídla dosahují velkého náklonu, až téměř vertikální roviny. Při překlopení na druhou stranu se otočí naráz, prudkým máchnutím toho křídla, které je zrovna v záběru nahoru. Frekvence záběrů křídly je v tomto letu vysoká.

Během AF může samec udělat více typů spíše kratších střemhlavých pádů doprovázených různým přetáčením těla. Tyto výpady mohou simulovat nebo být ritualizovanými útoky na predátora, zatímco AF obecně se nápadně podobá zveličenému pronásledování potenciálních predátorů. Zároveň jde o let velmi nápadný jak svou trajektorií, tak tím, že přetáčením z boku na bok i mácháním křídly je samec velmi nápadný díky jeho kontrastujícím barvám a střídání černé (hlavně na zádech, ale i letkách zespoda) a bílé (břicho).

Během AF se samec neozývá, ale vydává zvuky letkami („humming“), které mohou upozorňovat na hranice teritoria, kudy samec prolétá, i za zhoršených optických podmínek.

Po AF obvykle následuje „Low Flight“ (LF), neboli nízký let. Samec zvolní tempo máchání křídly, které je také velmi mělké. Letí jen nízko, asi půl metru nad zemí. Počáteční celkový náklon těla postupně vyrovná do horizontální roviny.

Ke konci LF samec začne opět prudčeji zabírat křídly, aby mohl nabrat výšku v další části letu, zvané „Ascent“ (A) – stoupání – při kterém obvykle mírně změni směr letu. Jak název napovídá, v této části jde pouze o vystoupaní, a to 3–10 m do výšky. Ke konci A pták obvykle opět mírně změni směr letu. Zároveň začíná volat prvním ze tří motivů typického volání při toku – motivem 1.

Když čejka dosáhne největší výšky, mírně klesne a pokračuje dál rovně v „High Flight“ (HF) – vysokém letu neboli letu ve výšce, který dalšími charakteristikami není příliš zajímavý, neboť připomíná let normální. Během tohoto letu je dokončen akustický motiv 1, je zavolán motiv 2 a započat motiv 3.

Ke konci HF samec mírně stoupne, zatímco se přetočí do vertikální osy – na bok. Sklon křídel dokonce překračuje 90°. Během toho rozprostře a ohne ocas, čímž opět mírně zpomalí. Během jednoho až dvou máchnutí křídly se přetočí na záda a začne prudce klesat ve „Vertical Dive“ (VD) – střemhlavém pádu. Výška pádu se pohybuje mezi 1 a 10 m. Rychlost se liší podle toho, jak prudce a s jakou razancí se samec vrhne dolů. Během VD je dokončen hlasový motiv 3 (Dabelsteen 1978).

Tento v podstatě volný pád taky může vycházet nebo být ritualizovaným chováním signalizujícím schopnost útočit na predátora (Elliot 1985b). Opět se přetáčením během pádu samec zviditelňuje i střídáním černé a bílé barvy.

Po skončení pádu samec vyrovná let a krátce plachtí, než opět přejde do „Alternating Flight“ a začne novou sekvenci AF-LF-A-HF-VD. Celou sekvenci může opakovat několikrát po sobě. Pokud ne, po AF navazujícím na VD přistává.

Původ celého toku může být opravdu v antipredačním chování. Jediná část toku, která se tomuto vymyká, je zřejmě „Butterfly Flight“ jehož původ je pravděpodobněji v obyčejném vzletnutí a následném nabírání rychlosti (Dabelsteen 1978).

1.6.2. Akustické projevy během toku

Během zasnubního letu je možné slyšet dva typy zvuků. Jeden je mechanický, hučivý zvuk vydávaný prvními 3–4 letkami během záběrů křídel v „Alternating Flight“. Druhý je hlasový projev – fráze skládající se ze tří motivů, začínající s končícím A a dokončená v začátku VD. Pro detailnější popis viz Dabelsteen (1978). Na začátku volání je motiv 1, kterým se samec někdy ozývá, když se přibližuje k predátoru a třeba se chystá k útoku. Což může znamenat, že tento typ volání souvisí s výstražným hlasem a antipredačním chováním. Všechny části čejčího volání obsahují harmonické zvuky a dosahují frekvence asi 7-8 kHz.

1.6.3. Příčiny vyvolávající tok u samců

Zasnubní let může být předveden spontánně, bez patrné vnější příčiny (což se stává zejména zpočátku hnízdní sezóny, když je samec na lokalitě sám, ale i později za přítomnosti dalších čejek), nebo po či během interakcí s dalšími samci, samicemi či predátory. I tehdy, když se samec vrátí do svého teritoria, aniž by příčinou bylo nějaké střetnutí (Dabelsteen 1978).

Při zmíněné situaci s predátorem se obvykle jedná o to, že když se predátor přiblíží, samec vzletne a předvede tok. Ten se může skládat z několika jednotek, ale může být i neúplný (BF-AF), jestliže predátor nejeví zájem a míří dál. Když se ale přiblíží příliš, samec útočí. Zažene-li predátora, může se ze střemhlavého útoku vznést v A nebo pokračovat AF (Dabelsteen 1978).

Tok je kromě externích motivací (přítomnost predátora/samce/samice) regulován vnitřními mechanismy. To dokládá i přítomnost denních maxim v aktivitě. Jednotlivé části toku pak mohou být motivovány odlišnými pohnutkami (sexuální, agresivní či konfliktní, pravděpodobně únikovou), přestože se jedná o chování ritualizované (Dabelsteen 1978).

1.6.4. Trajektorie letu

Na začátku hnízdní sezóny samci můžou tokat takřka kdekoli na lokalitě. Později, když jsou již ustanovena teritoria, obvykle začínají svůj zasnubní let právě v jejich centru. Zatímco BF začne tam, zbytek toku už může vést v zásadě kamkoli po sousedství. Celková dráha letu, kdybychom samce sledovali shora, má dráhu oválu. Ovál bývá uzavřen po jedné nebo dvou sekvencích toku. Časem si samec osvojí obvyklou trasu, kudy tok vede, která často bývá víceméně podél hranic jeho teritoria. Pokud se na trase střetne se sousedem, dochází k vzdušnému souboji (Dabelsteen 1978).

1.6.5. Načasování a frekvence letů

Svatební lety se začínají objevovat brzy zjara, když se čejky ještě pohybují v hejnech, ač tou dobou bývá tento tok krátký a nekompletní. Aktivita se v tomto ohledu zvyšuje a dosahuje maxima krátce po ustanovení teritorií. Tehdy bývá tok nejdelší, s mnoha sekvencemi v rámci jednoho letu, a objevuje se také často (Dabelsteen 1978). V podmínkách ČR představuje toto období přibližně polovina až konec března (Hudec & Šťastný 2005). Aktivita se opět snižuje se začátkem kladení vajec a tok úplně odezní v době líhnutí. Dojde-li ke ztrátě snůšky a pouští-li se čejky do snůšky náhradní, svatební lety jsou dočasně obnoveny.

Později se tok může objevit po skončení hnízdní sezóny, kdy se čejky opět shlukují do hejn. Stejně jako brzy na jaře tento typ toku bývá krátký a neúplný (Dabelsteen 1978).

V rámci denní aktivity se první svatební lety objevují krátce před svítáním a zhruba do hodiny dosahuje jejich četnost maxima, opět asi na jednu hodinu. Druhé maximum se dostavuje kolem poledne a trvá asi dvě hodiny. Poslední, přichází pozdě odpoledne až kolem západu slunce. Přičemž maximální aktivita jednotlivých samců může být samozřejmě posunuta. Sousedí ale mívají své maximum ve stejnou dobu.

Aktivita samců byla pozorována i v noci. Co zbrzdí zasnubní lety, jsou spíše extrémní podmínky prostředí, ať jde o mráz, mlhu, déšť nebo naopak příliš vysoké teploty (Dabelsteen 1978).

1.7. Čestné signály a samičí výběr

Jak bylo rozebráno v předchozích kapitolách, jedním z kritérií pro samičí výběr se ukazuje být velikost teritoria, která ale podle empirických dat nemusí být tím nejdůležitějším (Grønstøl 1996; Byrkjedal et al. 1997).

Je možné, že se samice primárně řídí spíše podle některých morfologických vlastností samce podmíněných jeho genetickou výbavou nebo vlastností poukazujících na potenciální benefity plynoucí z jeho rodičovských schopností, kam patří i zahánění predátorů (Grønstøl 1996).

Různé druhy ptáků jsou nápadné svými ornamenty na peří. I čejčí samci jsou oproti samicím kontrastnější a nápadní svojí chocholkou. Kvalita opeření může značit genetickou výbavu, ale i kondici samce, a to v době, kdy přepelichával do svatebního šatu. Jak je vzhled tohoto ornamentálního zbarvení pro samice důležitý se snažil zjistit tým vědců Schonert et al. (2014) na 31 samcích, avšak souvislost mezi polygynií a kvalitou opeření neodhalili. Ani zbarvení samčího opeření tedy nemusí hrát významnou roli v sexuální selekci.

Dobrym ukazatelem, jak určit kvalitu samce, může být pro samice svatební let. Tento typ letu je mezi samci variabilní a obsahuje jak energeticky, tak technicky náročné pasáže, tudíž jde o nefalšovatelný ukazatel kondice a schopností, a tím pádem čestný signál (*sensu* Zahavi 1977). Kdyby se samci snažili zaujmout samice signály nečestnými, nebo samice z nějakého důvodu nebyla schopná určit nejlepšího samce, v tu chvíli by pro ni bylo nejvýhodnější právě vybírání podle teritoria (Grafen 1990). Z pozorování svatebního letu ale samice může zjistit kondici, poškození peří, morfologické asymetrie ukazující na kvalitu samčího fenotypu a technickou zdatnost v manévrech, které jsou využitelné při zahánění predátorů (Grønstøl 1996).

Grønstøl (1996) studoval zasnubní lety čejek a posuzoval, která jejich část bývá důležitá pro samice. Počet partnerek samce pozitivně koreloval s kvalitou předvedení „Alternating Flight“, který se, jak bylo zmíněno, podobá pronásledování predátorů a agonistickému chování. Samozřejmě celkově také ukazuje na zmíněnou samčí kondici. Výsledky této studie ukázaly, že čím ostřejší úhel měl samec při vertikálním překlápění během AF, tím spíše byl polygynním. Pozitivní korelace byla prokázána i s časným datem snášení první snůšky (potažmo získání partnerky). Tato vlastnost také souvisela s množstvím potravy v teritoriu – atraktivnější samci předváděli nejlepší AF, ale zároveň jejich teritoria byla nejbohatší na potravu, což pak snadno mohlo vyústit v lepší podmínky pro dřívější snášení. Korelace byla nalezena i s velikostí teritoria, ale ne signifikantní. Grønstølvův vzorek byl však omezen na malou plochu a jednu lokalitu, což brání zobecnění výsledku.

Jestliže se tedy samice opravdu řídí kvalitou toku (konkrétně zmíněným prvkem – úhlem inklinace při překlápění v AF), bylo by možné očekávat bližší souvislost mezi kvalitou toku a polygynií než mezi polygynií a velikostí teritoria. A přesně to také potvrdily výsledky této studie. Stejně tak byly samčí svatební lety pro samice důležitější než množství potravy v teritoriu. A to nejspíš opět z důvodu, že potravy byl dostatek ve všech teritoriích (Grønstøl 1996).

Samičí volba, zaměřuje-li se skutečně na akrobatické schopnosti samců, může vést k samčím morfologickým adaptacím vylepšujícím jejich letecké schopnosti, a tím i k nápadnějšímu sexuálnímu dimorfismu u čejek (Hedenstöm & Møller 1992; Kis et al. 2000), který zahrnuje i kontrastnější zbarvení samců, jež může samicím usnadnit vnímání a posuzování svatebního letu (Dabelsteen 1978; Grønstøl 1996).

Na nevýrazném velikostním pohlavním dimorfismu u čejky se mohou podílet dva spíše protichůdné evoluční procesy. U bahňáků, kteří jsou alespoň částečně polygynní, dochází k relativnímu zvětšování velikosti samce oproti samici, jak je nápadné ve srovnání s monogamními, případně polyandrickými druhy. Na druhou stranu druhy, jejichž tok probíhá ve vzduchu a obsahuje akrobatické prvky, mívají samce menší oproti samicím, protože to napomáhá jejich vzdušné obratnosti (Székely et al. 2000). To by mohlo vysvětlovat, proč se velikost mezi pohlavími u čejky příliš neliší. Podle měření na československé populaci mají samci větší rozpětí křídel, ale nepatrně nižší hmotnost než samice (Hudec & Šťastný 2005).



Obr. 2: Samec Arnold.

1.8. Cíle diplomové práce:

Posoudit vizuální projevy toku čejčích samců a vyhodnotit, jak tyto ovlivňují další atributy reprodukčních svazků:

- **Detailně popsat vizuální atributy toku a jejich variabilitu** u vybraných samců čejek na hnízdištích
 - **Vyhodnotit inter-, ale také intraindividální variabilitu** a opakovatelnost prvků toku (Je možné rozlišit jednotlivé samce na základě pozorování toku?)
- **Vyhodnotit korelace mezi jednotlivými atributy toku**
- **Zhodnotit vztahy mezi atraktivitou samců a získanými údaji o:**
 - Početnosti čejek na hnízdišti
 - Pozici teritoria v kolonii
 - Párovacím statutu (mono- x polygamie)
 - Načasování hnízdění
- **Popsat důležitost a význam atraktivních prvků toku** s ohledem na již publikované názory

2. Materiál a metodika

Metodika této práce, především co se týče vlastního sběru a zpracování dat, byla postavena a upravena na základě zkušeností s obdobnou prací v terénu z předchozích let. V „pilotní“ jarní hnízdní sezóně roku 2014 jsem se učila sbírat tento typ dat. Přestože se mi, až na výjimku dvou samců, dobře použitelná a kompletní data získat nepodařilo, tato zkušební sezóna mi pomohla vytvořit plán, jak co nejefektivněji pořídit více potřebných záznamů v relativně snadné a časově méně náročné formě pro pozdější zpracování, což mělo jednoznačně pozitivní vliv na efektivitu práce v terénu v sezóně 2015.

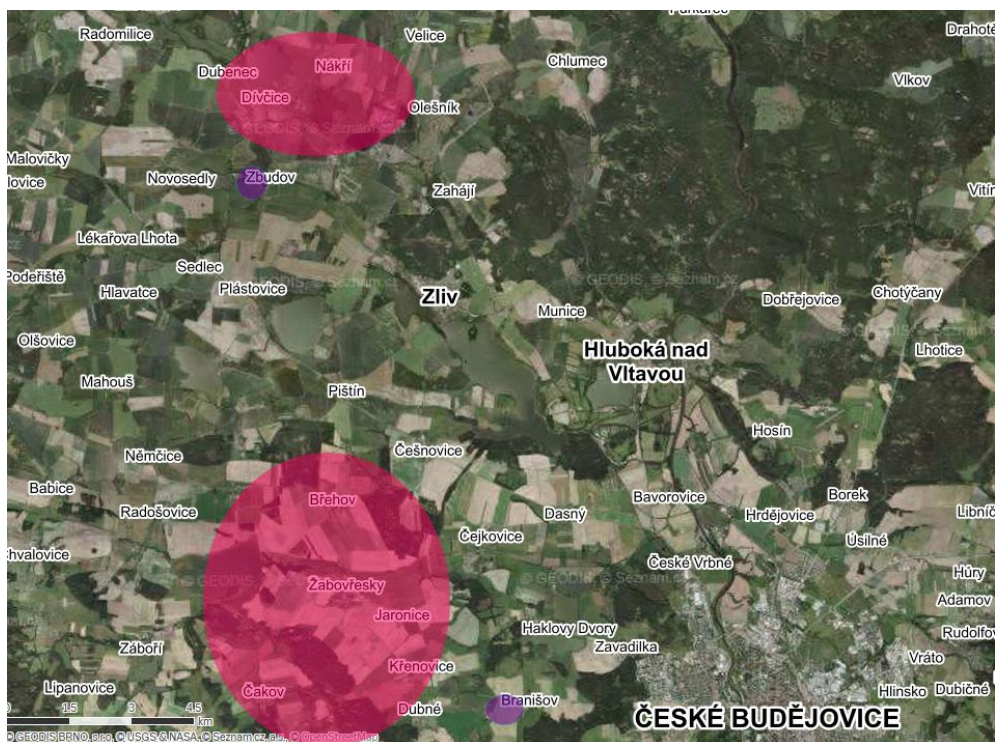
Práce v terénu byla částečně přizpůsobena práci našeho „čejkařského“ týmu, jehož členové pracovali na objasnění různých aspektů rozmnožování čejek. Některá data, zejména týkající se parametrů hnízd, byla získána právě ve spolupráci s tímto týmem, jehož členové jsou zmíněni v poděkování.

2.1. Výběr lokalit a načasování sběru dat

Jako doba vhodná pro první prozkoumání stavu hnízdišť byla stanovena poslední dekáda března, v roce 2015 bylo pozorování zahájeno 21.3. Touto dobou naším územím protahující čejky zvolna pokračují dál, zatímco rezidentní samci začínají obsazovat teritoria (Hudec & Šťastný 2005; vlastní pozorování). Tehdy už tedy lze vymezit hnízdiště a rozmístění čejčích kolonií a zaměřit se na pozorování jednotlivých samců, kteří intenzivně tokají a dvoří se samicím, přestože (definitivní) páry, soudě podle přímého pozorování, často ještě vytvořeny nejsou.

Na základě prvního zběžného zmapování potenciálních hnízdišť v okolí Českých Budějovic bylo vybráno celkem 11 obsazených polí (a do celkových dat nakonec zahrnuta další dvě z loňského roku, se dvěma samci s kompletními údaji), která byla relativně dobře přehledná, nepříliš vzdálená od vhodných pozorovacích bodů. Jednalo se o louky, oraniště a pole osetá ozimou pšenicí. Zaměřila jsem se na vytipování několika kolonií, ale také menších skupin či zjevně soliterně hnízdících, nebo přinejmenším teritorium obhajujících samců (obr. 3-5; tab. 1).

V sezóně 2015 byli vybraní samci pozorováni pravidelně až do 25. 4., obvykle 2–5 dnů týdně. Poté již tok nebyl dostatečně intenzivní a podmínky celkově příliš vhodné pro zahrnutí nových samců.



Obr. 3: Mapa s vyznačenými oblastmi hnízdišť sledovaných čejek. Růžově vyznačené jsou oblasti sběru dat v sezóně 2015, fialová jsou území dvou zahrnutých samců z roku 2014. Zdroj: Mapy.cz.

Tab. 1: Přehled sledovaných lokalit a samců s přibližným odhadem počtu přítomných hnízd.

Lokalita	Přibližný odhad počtu hnízd na lokalitě	Samci
Dívčice	min. 9	René
	min. 9	Prokop
	min. 9	Ignác
	min. 9	Vasil
Dívčice II	0-1	Radek
Velice	2	Jura
Zbudov	2	Kašpar
Jaronice	4-6	Mirek
	4-6	Adam
	4-6	Ludvík
Vyšatov	1-2	Vráťa
	1-2	Řehoř

Lokalita	Přibližný odhad počtu hnízd na lokalitě	Samci
Machovec	3	Bořek
	3	Vilém
	3	Evžen
Křenovice	9	Alík
	9	Heřman
	9	Ctirad
Čákov	3	Albín
	3	Benjamín
Žabovřesky	0	Tristan
Břehov	2-3	Radúz
Olší (2014)	min. 10	Honza
Branišov (2014)	min. 4	Pavel



Obr. 4: *Detailnější mapa severněji položených hnízdišť sledovaných čejek. Růžová barva pro sezónu 2015, fialová značí jednoho samce z roku 2014. Zdroj: Mapy.cz.*



Obr. 5: *Detailnější mapa jižněji položených hnízdišť sledovaných čejek. Růžová barva pro sezónu 2015, fialová značí jednoho samce z roku 2014. Zdroj: Mapy.cz.*

2.2. Rozlišování jedinců v terénu a značení

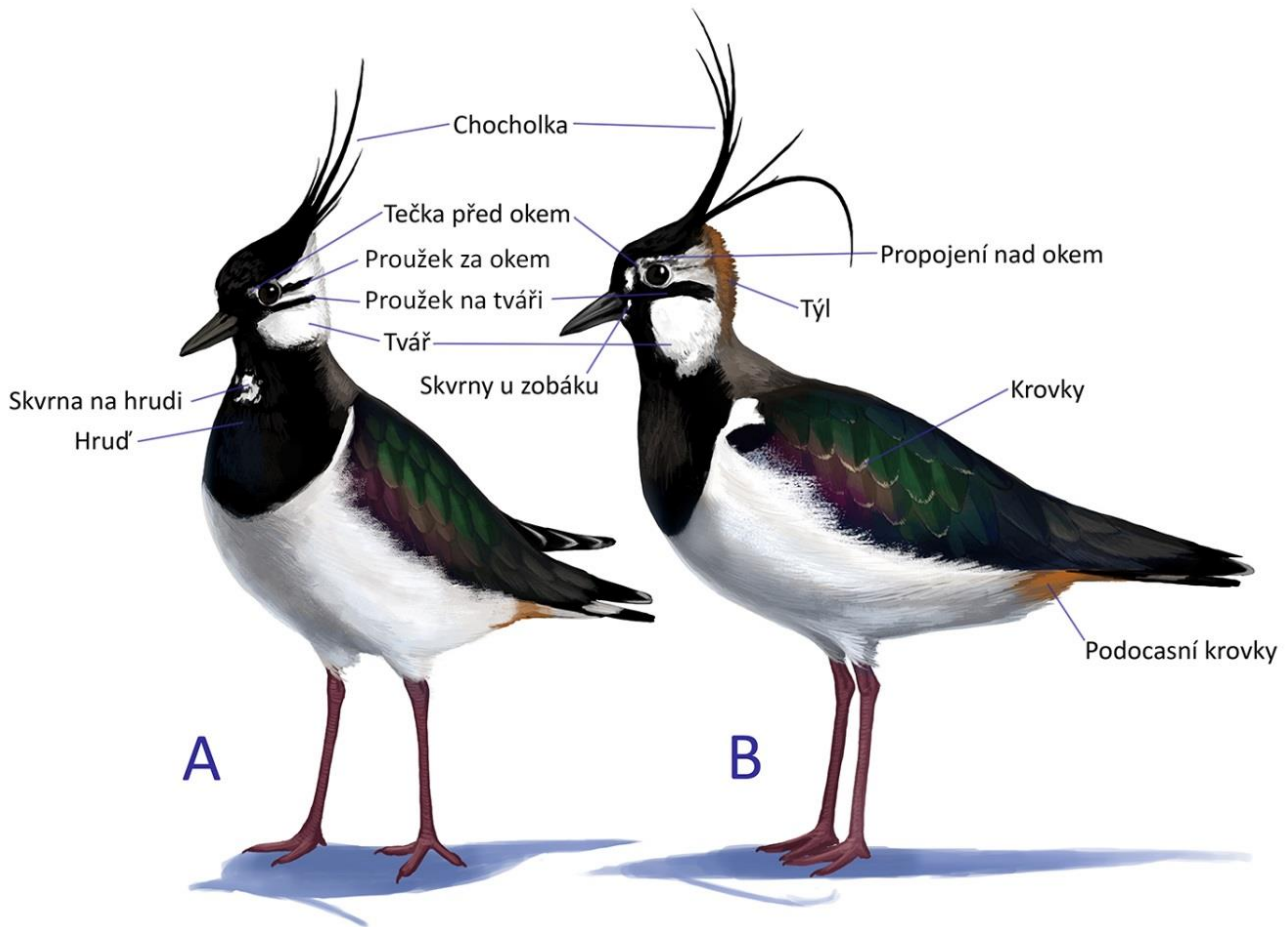
Pro pozorování jednotlivých samců v průběhu sezóny bylo jednou z klíčových úloh naučit se jedince v terénu při pozorování dalekohledem spolehlivě rozpoznávat. Vůbec nejspolehlivějším způsobem by bylo barevné značení pomocí kroužků, které bylo prováděno v minulých letech na kuřatech v této oblasti, nebo pomocí křídelních značek. Zejména na začátku „testovací“ hnízdní sezóny 2014 byly učiněny pokusy o noční odchyt samců do nárazových ornitologických sítí a jejich následné označení. Bohužel bez úspěchu. Kromě obtížnosti této metody by odchyt byl nevýhodný z hlediska stresování samců, což by v důsledku mohlo ovlivnit jejich další chování, případně i setrvání na lokalitě.

Jako jednoznačně vhodnější způsob, jak samce co nejspolehlivěji identifikovat bez nutnosti jejich odchyty a fyzické manipulace, se pak jevil nedisturbační rozlišování individuální kresby. Čejka chocholatá je dostatečně velký a dostatečně pestře zbarvený pták na to, aby bylo i na dálku možné rozpoznat jedinečné ornamenty a nepravidelnosti v jejich zbarvení. Díky pestré kresbě na některých částech těla je možné pro každého samce zaznamenat větší počet znaků, které, dány dohromady, jsou jedinečným kódem pro spolehlivou identifikaci. Tato metoda samozřejmě vyžaduje kvalitní optické vybavení, dobré pozorovací podmínky, jistý limit maximální vzdálenosti od pozorovatele a především dostatek času a zkušenosti k dobrému rozpoznání těchto detailů v opeření. Z tohoto důvodu se ukázalo být velmi praktické mít možnost tento způsob identifikace nacvičit a zdokonalit v průběhu „testovací“ sezóny.

Myslím si, že s dostatečně kritickým zhodnocením, které samce je ještě možné v poli rozeznat – to znamená s vyloučením samců, kteří si mohou být podobní, nebo těch, kteří se obvykle pohybují v příliš velkých vzdálenostech atd. – je možné tuto metodu brát za spolehlivou pro podobný typ výzkumu, kde je cílem spolehlivě rozeznat třeba jen několik samců v kolonii, kteří byli věrni svému teritoriu, a především kde celkový vzorek samců nepřekročí 30 jedinců. Pak je možné udržet alespoň hrubý vzhled těchto jedinců v paměti (a rozpoznat detaily podle náčrtků či psaných záznamů) a být s nimi po dostatečně dlouhém pozorování do jisté míry „famiální“.

Pochopitelně na principu zbarvení šatu a délky chocholky byla rozeznávána také pohlaví, což je samo o sobě ve většině případů jednodušší a může být potvrzeno při pozorování páření.

2.2.1. Variabilita ornamentů využívaných k identifikaci



Obrázek 6: Variabilita samců. Dva příklady zbarvení čejčích samců s označením klíčových částí opeření využívaných k individuální identifikaci. U obou samců (A a B) jsou znaky nakresleny víceméně v krajních podobách. Jejich různé kombinace a přechody umožňují individuální rozlišování.

Individuální rozpoznávání samců bylo prováděno na základě jejich kresby v opeření. Variabilita mezi jedinci je dostatečná pro rozlišení nevelkého množství samců pozorovaných pro účely této studie. Sledování v rámci sezóny bylo navíc relativně krátkodobé a pravidelné (s rozestupy obvykle méně než týden) na to, aby se charakteristiky měnily v důsledku pelichání či opotřebení. Stejným způsobem identifikovali čejky i Dabelsteen (1978) a Grønstøl (1996) nebo Grønstøl a Pedersen (1997), kteří též nenarazili na výrazné obtíže s touto metodou.

Seznam použitých identifikačních znaků a jejich variabilita (obr. 6):

I. Chocholka:

U samců je chocholka obvykle výrazně delší než u samic a je nápadným znakem. U jedinců se může lišit v délce či v tloušťce – někdy je možné přesně rozeznat počet dlouhých silných per tvořících základ

chocholky; jindy jsou naopak nejdelší pera málo četná a ke konci ztenčená natolik, že na dálku působí výrazně kratším dojmem, než ve skutečnosti. To lze odhalit zejména za dobrých světelných podmínek nebo při pohybu konce chocholky ve větru.

U některých samců může mít chocholka specifický tvar. Buď jde o zvláštní prohnutí všech per, nebo třeba jedno výrazné pero, které má výrazně jiný tvar než ostatní, nebo je oproti ostatním vychýlené do strany (samec B na obrázku).

II. Tečka před okem:

Celkově obličejová maska samců (oproti samicím) působí kontrastnějším a kompaktnějším, „uhlazenějším“ dojmem, který vzniká zejména díky menšímu počtu různých bílých skvrn před očima a kolem zobáku. Většina samců má ale patrnou drobnou či větší bílou skvrnku před okem, která kontrastuje s černým okem a opeřením v okolí. Může nabývat také podlouhlejšího vodorovného, svislého či třeba trojúhelníkového tvaru. Někdy je svou velikostí nápadná natolik, že ji lze považovat i za hlavní či velmi důležitý znak při identifikaci konkrétních samců.

III. Skvrny u zobáku:

Na rozdíl od samic jsou bílé skvrny v okolí zobáku u samců málo běžné. Jsou-li dostatečně nápadné, že je možné je dobře pozorovat i na dálku, mohou být taktéž hlavním identifikačním znakem svých nositelů. Skvrny v okolí zobáku (spíše z jeho horní strany – poblíž nozder), mohou být někdy bílým opeřením až propojeny s tečkou před okem, vytvářejíce tak velmi nápadnou bílou skvrnu.

IV. Propojení nad okem:

Většina samců má kromě bílé tečky před okem také tenký proužek táhnoucí se nad okem tvořený velmi drobnými bílými pírkami (jako samec B na obr. 6). U některých jedinců je tento proužek přerušen, tudíž působí dojmem, že se černá pera tvořící „čepičku“ dotýkají černého oka (téměř případ samce A). Jiní samci mají oko od „čepičky“ opticky odděleno právě tímto proužkem. Proužek může působit víceméně celistvým dojmem nebo vypadat jako tvořený z větších nebo více či méně propojených bílých teček. Byl považován spíše za doplňkový znak, protože se jedná skutečně o detail ne vždy dobře rozlišitelný na větší vzdálenost.

V. Týl:

Zadní strana hlavy dosahuje relativně velké variability ve tvaru i barvě. Týl bývá nejčastěji šedý, někdy tmavší, třeba až do hněda, jindy velmi světlý (samec A), šedavý nebo krémový, u některých samců takřka bílý, což je pak velmi nápadným znakem. V některých případech může být týl do hněda a méně často i nápadně rezavý (samec B). Při bočním světle může působit tmavším dojmem, je-li zastíněn,

naopak nasvětlen vypadá světlejší. Pro nabytí jistoty, jakou barvu týl skutečně má, je třeba zejména při ostřejším světle samce sledovat po delší dobu.

Další variabilita je v rozsahu těchto per. Týl může být velmi široký, že při pohledu na čejku zezadu už není vidět na hlavě jiná barva, u jiných jedinců naopak tvoří jen relativně úzký proužek mezi bílými tvářemi. Zejména majitelé tmavšího a širšího týlu mohou působit (z bočního pohledu) dojmem, že jejich bílá tvář je kontrastně ohraničena a její plocha zmenšena na úkor rozsahu tohoto tmavšího opeření.

VI. Tvář:

Tvář je obecně jedním z nejnápadnějších ornamentů čejčích samců. Na rozdíl od samic, u nichž bývá nepřítis výrazná, nepřítis kontrastně ohraničená a až nažloutlá a obvykle výrazně menší, samčí tvář je zářivě bílá, obvykle bělejší než bílé pole za okem na vrchní polovině hlavy (u samce A je tato plocha nakreslená bíle, u jiných samců (B na obr. 6) může být našedlá, nahnědlá, nebo zkrátka viditelně tmavší).

Samotná tvář je sice nápadná, ohraničená shora tvářovým proužkem, zepředu černou bradou a zezadu více či méně přechází v méně svítivě bílý až dosti tmavý týl, který může s tváří kontrastovat. U jednotlivých samců je nápadná svou velikostí (spíše malá u samce A, velká u B) a tvarem (nízká hranatá u A a podlouhlá, mírně dolů se zužujícího tvaru u B se špičkou, jak někdy bývá, zahnutou směrem dopředu k zobáku). V některých případech bílá z tváře alespoň zdánlivě zasahuje mírně až na krk (v podstatě případ samce B na obrázku, ač tento znak může být výraznější).

VII. Proužek za okem:

Víceméně vodorovná černá čárka začínající u vnějšího koutku oka a vedoucí směrem k týlu může taktéž dosahovat značné variability. Jeden z krajních případů je její (alespoň zdánlivě na dálku) úplná absence. U některých samců může být jen tenká a krátká (B), u jiných může dosahovat stejné tloušťky a nápadnosti jako proužek na tváři a končit stejně daleko (A). Případně se může jevit mírně prohnutá nebo s nepřítis ostrými okraji.

VIII. Proužek na tváři:

Proužek na tváři začíná napojením na černou masku u zobáku a pokračuje vodorovně směrem k týlu, od kterého může být jasně oddělen nebo až splývat. Bývá stejně silný nebo silnější a výraznější než proužek za okem. Může být trochu rozšířen na konci, případně být zahnutý a tvořit tak s proužkem za okem až vodorovně položené „V“.

IX. Hrud':

Kromě celkově méně kontrastního a méně nahnědlého šatu je jedním z nejvýraznějších znaků zejména u samic porušení jednotlivosti hrudi bílou skvrnou na prsou, případně táhnoucí se přes bradu už od zobáku. Jen spíše výjimečně samice tuto skvrnu v menším či větším rozsahu úplně postrádají. Samci mívají hrud' zpravidla černou, ovšem několik nápadných bílých pírek není až takovou vzácností. Na obrázku u samce A je nakreslena pro samce spíše extrémní velikost této skvrny. U samců, možná i často díky menšímu rozsahu bílých per na hrudi, bývá tato skvrna kontrastnější a „upravenější“/méně rozdrobená než u samic.

Pokud se objeví, je její samotná přítomnost, ale i rozsah a tvar skvrny, dosti spolehlivým znakem pro identifikaci konkrétního samce. Ostatní znaky pak možno považovat spíše za doplňkové. Nejedná se o natolik běžný jev, že by se dosud při mém pozorování objevil více než u jednoho samce na poli.

X. Krovky (křídelní):

Za znak pravděpodobně také běžnější u samic a u mláďat lze považovat i odřené konce křídelních krovek tvořící v některých případech i na dálku dosti nápadné světlé pŕlměsíčky. Někteří samci jimi mohou mít křídla výrazně pokryta (B), u jiných (alespoň při pozorování v terénu) zřejmě úplně chybí (A). Někteří samci mohou mít tyto pŕlměsíčky patrné jen v ostrém světle nebo je mají skutečně drobné a pak třeba 1–3 uprostřed naopak dosti výrazné. Tehdy mohou sloužit opět jako dobrý identifikační znak. Je však třeba vzít v úvahu, že tato ornamentace je asymetrická – na každém křídle mohou krovky vypadat docela jinak. Dalším problémem tohoto znaku je, že abrazí pŕlměsíčky v průběhu sezóny mizí. Proto je dobré vzít v úvahu i další identifikační znaky a jejich nositele pozorovat pravidelně, aby se během naší dlouhé absence nezměnili k nepoznání.

XI. Podocasní krovky:

Čejka chocholatá je relativně pestře zbarveným bahňákem. K této pestrosti mimo jiné přispívá také oranžová skvrna pod ocasem, která může být zvláště u samců poměrně sytá. Právě v její sytosti/vybledlosti lze hledat variabilitu. Je ale třeba brát v úvahu, že tento znak nemusí být vždy dobře viditelný a mění se se světelnými podmínkami. Proto mu v terénu nebyla věnována příliš velká pozornost. Tedy s výjimkou případů, kdy byla oranžová skvrna něčím opravdu nápadná ve srovnání s ostatními jedinci. Ale i tehdy byla považována za spíše za okrajový a doplňkový znak.

2.3. Sběr dat

Sběr dat probíhal téměř výhradně pozorováním – tj. bez velkých zásahů do chování ptáků na tokaništích. V rámci tohoto ani dalšího výzkumu paralelně probíhajícího na stejných ptácích jsme se však nevyhnuli potřebě fyzického dohledávání hnízd, měření vajíček a přiměřené míře rušení čejek na hnízdištích. Tyto disturbance však byly velmi podobné pro všechny sledované páry a není důvod si myslet, že tento typ rušení u hnízd by měl ovlivnit prvky toku či samčí úspěšnost s vyhledáváním partnerek. To potvrzují i studie Fletchera et al. (2005) a Galbraitha (1987), kteří dospěli k závěru, že navštěvování hnízd ani manipulace s vejci nemá na čejky vliv, stejně jako neovlivňuje přežívání mláďat.

Sběr dat měl několik úrovní, jejichž cílem bylo získat pro každého samce více typů údajů. První bylo již zmíněné vytipování vhodných samců a nacvičení jejich rozpoznávání pomocí záznamu individuálních znaků detailním popisem. Dále byl, nejlépe pakovaně, pořízen videozáznam toku těchto samců, ale také audiozáznam, který nakonec v této diplomové práci nebyl využit. Získané audio nahrávky budou zpracovány později, neboť by se mohlo jednat o zajímavá data související s vizuálními prvky toku.

Na nafilmování toku navazovalo přiřazení samce k samici (případně samicím) a k hnízdům a stanovení data začátku snižení.

Po shromáždění všech těchto údajů byla data považována za kompletní a nešlo-li například o samce bez samice nebo nebyl-li důvod myslet si, že by se samcův současný stav mohl ještě změnit, samec už dále pozorován nebyl. To platilo samozřejmě především pro solitéry. U samců v kolonii jsem alespoň v méně intenzivním pozorování pokračovala, dokud jsem na daném poli neměla dostatečné údaje o všech sledovaných jedincích. Samci, kterým se nepodařilo získat partnerku, byli pozorováni do té doby, dokud z pole nezmizeli.

2.3.1. Pozorování a záznam teritorií

Prvním krokem po vytipování hnízdiště vhodného k pozorování některých samců bylo prohlédnutí lokality ze vzdálenosti dostatečně velké, aby čejky nebyly rušeny, přibližné zjištění počtu přítomných čejek a zejména vytipování samců, kteří se pohybovali v nepříliš velké vzdálenosti od pozorovacího bodu. Tedy ideálně těch, kteří měli teritorium v přiměřeně přehledném terénu (což na většině hnízdišť bylo v zásadě samozřejmostí) a jejichž ornamentace byla dostatečně nápadná, aby bylo možné podle ní samce spolehlivě odlišit minimálně od ostatních čejek na daném hnízdišti. Jednotlivé znaky popsané v kapitole 2.2.1. pak byly u samce pozorovány a zaznamenány. To s pomocí monokulárního dalekohledu Olivon T80: 20–60x80.

Dále bylo vhodné zjistit přibližné teritorium pozorovaných samců, jehož záznam obvykle sloužil spíše jako doplňkový identifikační znak. Mohlo být zjištěno také až dodatečně po vypořádání hnízd náležících pozorovanému samci.

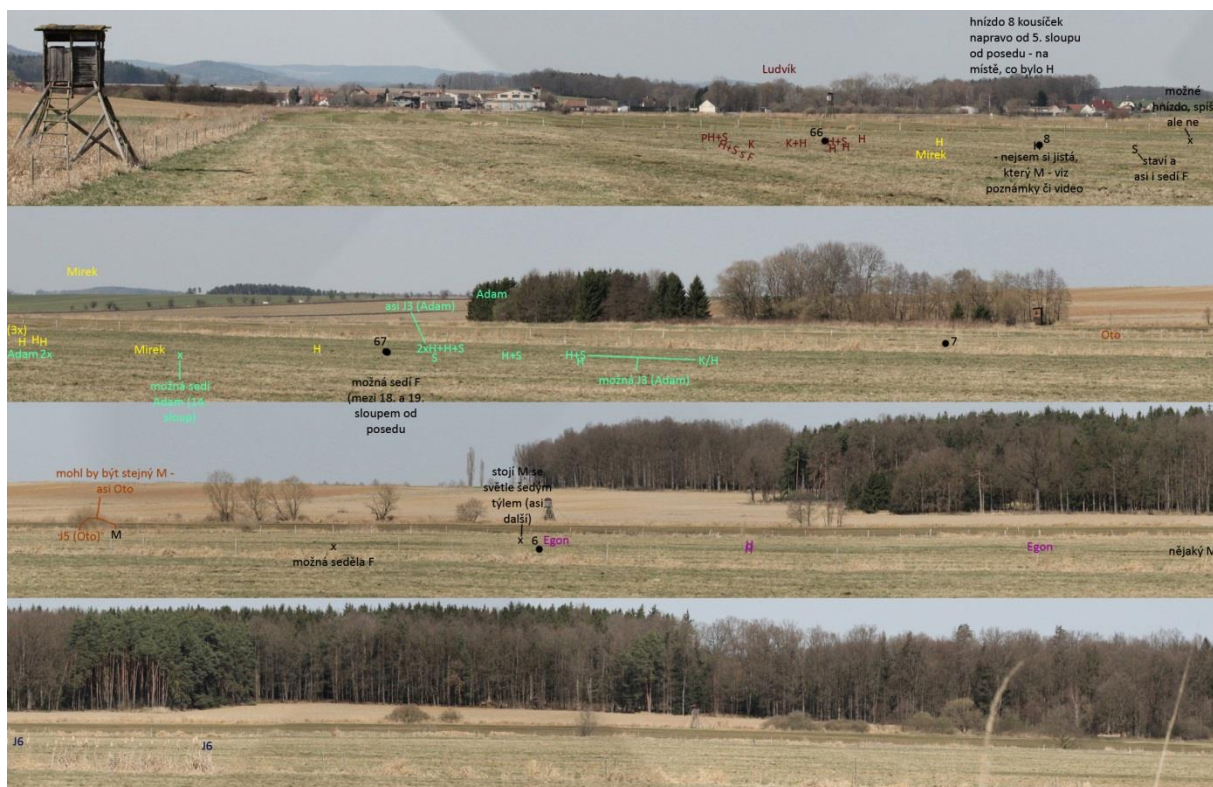
Pro každého samce bylo zaznamenáno, jak je jeho teritorium vzdálené od nejbližší mokřiny, která může být podle některých teorií atraktivní pro samice (viz kapitola 1.3.2.). Vzdálenost k teritoriu byla hodnocena body 0–3, kde: 3 – hnízdo či teritorium se nachází přímo v mokřině, 2 – hnízdo nedaleko mokřiny, která může být součástí teritoria, 1 – teritorium není blízko mokřiny, je ale na poli s mokřinou, 0 – žádná mokřina v blízkosti.

Podobné bodové kategorie byly vytvořeny i pro polohu teritoria – myšleno zejména jeho relativní umístění k ostatním čejčím teritoriím či kolonii. Teritoria byla hodnocena škálou 1–4, kde: 4 – teritorium v centru kolonie, 3 – na okraji kolonie, 2 – teritorium v menší skupině (tedy v sousedství jednoho až dvou samců), 1 – solitér, žádná další teritoria v nejbližším sousedství.

Přibližné hranice teritorií byly mimo jiné patrné z toho, kde probíhaly střety mezi samci. Podle mých pozorování vzdušné souboje začínaly ze země nebo ze vzduchu, kde někteří samci pronásledovali ty tokající. Ve vzdušném souboji obvykle bez fyzického kontaktu samci třepetavě létali kolem sebe nebo jeden za druhým a nezděka vystoupali do značné výšky, odkud se vraceli střemhlavým „Vertical Dive“ a pokračovali tokem. Jiná forma souboje byly nálety ze vzduchu na samce sedícího na zemi, který uhýbal naletujícím konkurentům příkrčením se k zemi, případně poskočením do strany s několika údery křídel. Mohl se také nechat vyprovokovat, vzlétnout a zapojit se do vzdušného souboje s jedním až třemi dalšími samci. Agresivní střety samců bylo možné pozorovat nejen při vymezování teritorií, ale i později v sezóně, kdy už byly ve většině teritorií inkubovány snůšky.

Přibližné teritorium či oblast, kde se samec pohyboval, jsem zaznamenávala do připravených náčrtků a později do vyfocených a vytištěných panoramatických fotek jednotlivých hnízdišť (obr. 7). Do takto připravených panoramat jsem zakreslovala místa, kde samec vykonával především činnosti související s hnízděním – hrabání důlku, stavění hnízda (házení výstelky k důlku), páření, inkubaci vajec a podobně. Hlavně ze začátku pozorování mohla být zaznamenávána i prostá poloha samce například stojícího v poli nebo čistícího si opeření.

Záznam do náčrtků/panoram, podle kterých jsem se řídila při všech dalších pozorováních, vyžadoval, aby byl na začátku sezóny vytyčen ideálně jediný pozorovací bod, z něhož by pak měla probíhat i všechna následná pozorování. Tento bod tedy musel umožňovat co nejlepší přehlednutí celého pole.



Obr. 7: Panorama. Příklad jednoho z panoramat zobrazujících čejčí hnízdíště, zde pastvinu u Jaronic. Jednotliví samci jsou vyznačeni různými barvami. Písmenka značí konkrétní místo jejich činnosti. Z jejich umístění jasně vyplývají teritoria samců – části plochy, ve kterých se pohybují a připravují na hnízdění. Jedná se o pracovní verzi, kdy nebyla všechna hnízda zatím přiřazena konkrétním samcům. Černou tečkou a číslem jsou označena již nalezená a změřená hnízda. Zkratky činnosti samců: H – hrabe (hnízdí kotlinku); S – staví (hází/urovnává hnízdí výstelku); K – kýve zadní částí těla; P – páření se samicí.

2.3.2. Určení vytvořených svazků mezi čejkami

Když byla ustanovena teritoria a usadily se i samice, započala příprava na hnízdění. Kromě častého páření (obr. 23) a toku bylo možno sledovat další epigamní chování též poskytující indicie o tom, který samec tvoří pár se kterou samicí.

Samec po dokončení toku nebo po páření byl někdy pozorován, jak „vzrušen“ kráčí s mírně zdviženou zadní částí těla tak, že má zádovou rovinu vlastně v úplně horizontální poloze. Takto mohl dojít k místu, kde hrabal důlek a pustit se do stavení.

Je-li v blízkosti samice, samec zadní část těla zvedá někdy až extrémně nahoru, stejně jako chocholku a takto se vystavuje pomalejší chůzí kolem ní, opět často k důlku, nebo časově kolem páření.

V době příprav na hnízdní sezónu, stavění hnízd a snášení se v páru čejky opakovaně páří. Samec na samici přistává buď rovnou po dokončení toku, nebo za ní dojde po zemi. Samice musí při kopulaci spolupracovat. Byly pozorovány i případy, kdy před samcem utekla, zejména když samec dorážel na samici, která přilétla do jeho teritoria jen dočasně. Díky tomu bylo pozorování páření bráno jako doklad vytvoření svazku, ovšem samec i samice byli dále pozorováni, aby tato domněnka mohla být potvrzena. I z toho důvodu nebyla v mých pozorováních doložena mimopárová kopulace, na kterou jsem měla podezření jen jednou.

S vybranou partnerkou se pak samec pouští do hrabání několika hnízdních kotlinek. Když je vytvořen dostatečně velký důlek, může jej samec začít vystýlat vhodným materiálem – suchými stébly případně jinou vegetací. Z několika důlků si samice vybere jeden, který pak může pomáhat dostavit, včetně pomoci s hrabáním (obr. 8). Zvolená hnízda pak materiálem vystýlají obě pohlaví. I tato činnost je poměrně nápadná, neboť čejky se postaví zády ke kotlince, ze země sbírají stébla a trhnutím hlavou si je házejí přes záda.

Jiným nápadným projevem chování objevujícím se při hrabání hnízdní kotlinky, je to, co jsem v terénu označovala jako „kývání“. Toto chování opět zahrnuje zvedání zadní části těla, tentokrát ale v kývavém pohybu nahoru a dolů, který samec provozuje zejména právě v okolí připravovaného hnízda, například v přestávce mezi hrabáním.



Obr. 8: Hrabání hnízdní kotlinky. Když si samice vybere jednu z hnízdních kotlinek vyhrabaných samcem, sama pomáhá s hrabáním, jak je vidět na této fotce. Vedle stojí Evžen, který sbírá a hází hnízdní materiál směrem k samici. Hnízdo této samice nakonec nebylo nalezeno, nebyla ani pozorována inkubace. Možná proto, že byla nezkušená, samice nakonec nezahnízdila. Evžen i nadále hrabal hnízdní kotlinky, ale samice nejevila zájem a následně z pole zmizela. Evžen se tedy opět pustil do intenzivního toku, zřejmě ve snaze nalákat novou sekundární partnerku.

2.3.3. Čas pozorování

V rámci sezóny (v roce 2015 od 21. 3. do 25. 4.) jsem terénním pozorováním trávila obvykle 2–5 dnů týdně. Zpočátku byl čas strávený v terénu delší, v dubnu už pak postupně ubývalo nutnosti pozorovat některé samce a víkendy byly dostačující k pozorování potřebných samců a zjištěním, jestli jim například nepříbylo (případně nebylo) hnízdo či partnerka.

Čas pozorování v rámci dne byl přizpůsoben zejména pozorovacím a světelným podmínkám. Přestože čejky v ranních hodinách tokaly poměrně intenzivně, jak potvrzuje i Dabelsteen (1978), jen velmi zřídka jsem zahájila pozorování dříve než v 8:30 ráno, zejména díky mlze, která byla poměrně pravidelným ranním úkazem na polích. Vhodné podmínky někdy nastaly až kolem 10. hodiny dopoledne. Pozorování jsem končila opět se zhoršující se viditelností, tedy kolem 17. či 18. hodiny. Výjimečně bylo pozorování na čas omezeno v poledních hodinách, kdy teploty dosahovaly maxima a vzduch nízko nad polem se tetelil natolik, že výrazně omezoval viditelnost drobných znaků nutných k určování jednotlivých samců. V těchto hodinách také čejky často nebyly příliš aktivní, což platilo zejména pro dubnová pozorování, kdy čejky byly častěji spárované a nebyly nuceny tokat natolik intenzivně.

Pozorování na jednotlivých polích trvalo obvykle mezi 45 minutami a 4 hodinami, zejména v závislosti na počtu čejek na lokalitě. Tato doba byla dosti ovlivněna opět světelnými podmínkami a stupněm aktivity čejek v dané části dne. Tudíž doba jednotlivých observací nebyla pevně nastavena, ale optimalizována dle podmínek a potřeby.

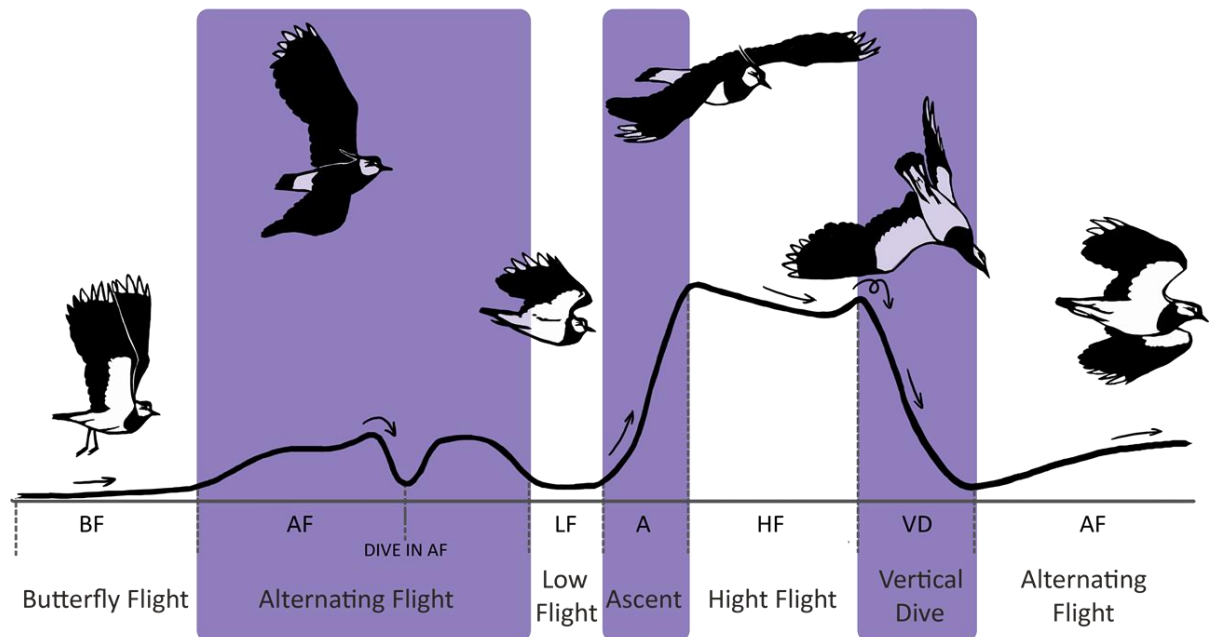
V mém zájmu bylo pozorovat jednotlivá pole, potažmo jednotlivé samce pokaždé v jiné (náhodné) části dne, pro případ, že by se kvalita některých parametrů toku mohla lišit podle denní doby. Toto jsem víceméně dodržovala, tedy s výjimkami polí, kde například ostré protisvětlo téměř znemožňovalo pozorování například v pozdějších odpoledních hodinách. Pevně dané pozorovací body neumožňovaly pozorovat pole z druhé strany, kvůli možné dezorientaci v orientačních bodech a teritoriích samců. Neznamená to, že na takových polích nikdy neproběhly večerní observace, ale byly méně četné, omezeny například na oblačné dny, a to obvykle jen do té doby, než slunce sestoupilo pod mraky. V některých případech jsem u těchto polí setrvala i později, abych mohla pozorovat alespoň obecnou aktivitu čejek, jestli se výrazně liší od aktivity například dopolední, což se alespoň dle subjektivního pocitu nepotvrdilo. Stejně tomu bylo na ostatních polích, kde večerní pozorování bez potíží probíhala.

2.3.4. Videozáznam a jeho zpracování

Velmi důležitým krokem bylo pak zejména nafilmování kompletní sekvence toku, nejlépe opakovaně. Pro pozdější analýzu nás zajímaly především tři hlavní části akrobatického letu, a sice: „Alternating

Flight“, „Ascent“ a „Vertical Dive“ (pro popis toku a jeho částí viz kapitola 1.6.). K filmování byla používána ručně držená digitální kamera JVC Everio GZ-E305BE Full HD Camcorder nahrávající 50 snímků za sekundu, díky čemuž bylo při pozdějším přehrávání možno dobře rozlišit detaily toku. Samec, který byl detailně popsán a následně nafilmován, dostal pro přehlednost jméno.

Z toku samců byly vybrány tři technicky a energeticky náročné pasáže, na které jsem se zaměřila: „Alternating Flight“, „Ascent“ a „Vertical Dive“, jak je popsal Dabelsteen (1977). Viz obr. 9.



Obr. 9: Schéma svatebního letu samce zachycující jednotlivé části toku podle Dabelsteena (1978) s fialově označenými částmi, na které jsem se v této práci zaměřila, protože jsou nápadné svou náročností a mohou tak sloužit jako indikátory samčí kvality.

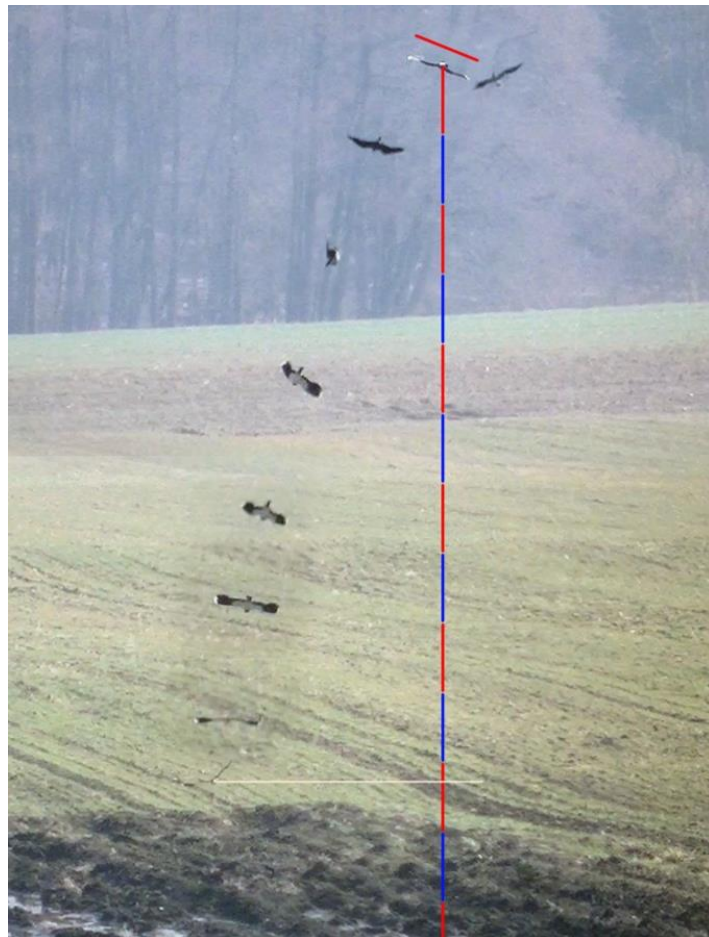
Později, při zpracování videozáznamů byly pro každou ze tří zmíněných částí toku vybrány ty kvantifikovatelné znaky, které by mohly nějakým způsobem ovlivňovat samičí výběr. Byly to:

- Pro **Alternating Flight**:
 - Počet vertikálních překlopení během jednoho AF
 - Počet máchnutí křídly
 - Celkový čas jednotlivé AF sekvence
- Pro **Ascent**:
 - Počet máchnutí křídly
 - Délka jednotlivých máchnutí

- Celkový čas tohoto úseku (A)
- Výška, kterou samec během A vystoupal
- Pro **Vertical Dive**:
 - Výška, kterou ztratil během „pádu“
 - Trvání VD
 - Kvalita piruety

Videozáznamy pak byly přehrávány v programu MHC-HC po jednotlivých snímcích videa. Pro měření času jsem tedy z důvodu co největší přesnosti zvolila jako jednotku právě jeden snímek.

Z těchto měřených veličin je na místě vysvětlit způsob měření některých z nich – zejména výšky vystoupané při A a ztracené při VD a způsob hodnocení piruety:



Obr. 10: „Vertical Dive“. Na obrázku je znázorněn „Vertical Dive“, jedna ze sledovaných částí toku. Samec při ní udělá „piruetu“ a padá dolů. Délka tohoto pádu byla měřena v jednotkách rozpětí křídel. Rozpětí bylo změřeno těsně před začátkem VD, kdy samec plně roztáhl křídla. Následně bylo pomocí grafického programu spočítáno, kolik těchto rozpětí se vejde do výšky pádu.

Výška, kterou samec vystoupal během A, nebo ztratil při VD, byla měřena tak, že jsem vybrala snímek, kde měl samec plně roztažená křídla, ideálně přímo z boku, a v grafickém programu (Adobe Photoshop CS2) vytvořila barevnou úsečku značící délku rozpětí. Toto rozpětí se pak stalo jednotkou měření výšky – od piruety přes volný pád až po horizontální vyrovnání samce (obr. 10). Z důvodu nejasné a obtížně určitelné vzdálenosti kamery od samce se tento způsob měření jevil jako nejvhodnější, protože nevyžadoval znalost přesné vzdálenosti. Navíc, protože vždy bylo použito rozpětí daného samce, naměřený údaj tak byl relativní k jeho tělesné velikosti.

Pirueta byla hodnocena kategoriemi: 1 – samec se neotočil břichem, ale jen bokem nahoru a vrátil se zpět; 2 – otočení téměř břichem nahoru, cca do tří čtvrtin; 3 – úplné přetočení na záda a zpět; 4 – protočení kolem celé osy (tj. otočení na záda a pokračování dál, 360°).

2.3.5. Dohledávání hnízd

Následující, složitější úkol vyžadoval obvykle opakovaná, několikahodinová pozorování čejek na poli. Šlo o zjištění, s kým který samec tvoří pár, kolik má hnízd a jak jsou tato hnízda načasována.

Za nejspolehlivější důkaz o partnerství bylo bráno přímé pozorování páření nebo inkubace stejného hnízda samcem a samicí. Ideální bylo samozřejmě pozorovat obojí, aby bylo možné vyloučit mimopárové kopulace, nebo alespoň pozorovat kopulaci konkrétního páru opakovaně. Mimopárové kopulace však byly předpokládány spíše na polích, kde čejky hnízdily koloniálně. U soliterně hnízdících párů, bez dalších čejek v okolí, bylo možné předpokládat, že jediný přítomný samec bude zároveň partnerem samic a „vlastníkem“ přítomných hnízd.



Obr. 11: Hnízda. Příklady čejčích hnízd. Nalevo plná snůška, napravo právě započatá, nekompletní.

Pozorování samce samozřejmě nekončilo po objasnění jeho vztahu s jednou samicí. Pozorování probíhala i dál, aby mohly vyjít najevo případné polygynní svazky.

Při dohledání hnízda, které bylo vyzpozorováno na základě aktivity dospělých čejek – především inkubace – bylo dané místo co nejpřesněji zaznamenáno do vytištěných panoramat každého pole (obr. 7), relativně k umístění terénních bodů, jako jsou stromy, sloupy elektrického vedení, skruže na poli, ale i trsy trávy, nápadnější kupky hlíny nebo kameny v poli. Po pečlivém zakreslení hnízda bylo jeho fyzické umístění dohledáno ve spolupráci s alespoň jednou další osobou z čejkařského týmu, pomocí vysílaček. Pozorovatel zůstal na místě, ze kterého měl vytipované přesné umístění hnízda, zatímco druhá osoba vstoupila do pole. Čejky v té chvíli v určité vzdálenosti odlétly, a pak bylo nutné být si jistý polohou hnízda právě podle nejrůznějších orientačních bodů, protože hnízdo samotné nebývá z kraje pole vidět.

Když navigovaná osoba hnízdo našla, byly změřeny všechny potřebné údaje, pro účely této práce především stav nasezenosti vajec pomocí vodního testu (van Paassen et al. 1984). Z výsledných údajů pak mohlo být relativně přesně odhadnuto datum začátku snášení i inkubace snůšky.

2.4. Analýza dat a statistické metody

Analýza dat se týkala zejména zpracovávání nahraných videí pomocí přehrávání po jednotlivých snímcích v programech Windows Media Player a MHC Player. Výřezy z videí byly extrahovány pomocí programu Greenshot a následně spojeny a zpracovány v Adobe Photoshop CS2. Naměřené hodnoty pak byly zaneseny do tabulky v Microsoft Excel, a dále využity ve statistických analýzách.

Repeatabilita (opakovatelnost) dílčích úseků toku jednotlivých samců a jejich konzistence během sezóny byla testována pomocí jednofaktorové analýzy variance (ANOVA), v níž identita samců představovala jednotlivé hladiny faktoru.

Kvůli očekávané prokorelovanosti řady kvantitativních letových charakteristik toku a rovněž v zájmu snížení počtu prediktorů při hodnocení jejich vztahu s reprodukčními ukazateli a s výběrem habitatu byla nejprve prozkoumána míra vzájemné korelace všech kvantitativních letových charakteristik pomocí analýzy hlavních komponent (PCA). Bylo přijato pravidlo, že pro další analýzu budou jednotlivé proměnné nahrazeny hlavními komponentami (PC1–PC4), pokud budou tyto komponenty reprezentovat vždy alespoň dvě kvantitativní letové charakteristiky. Tato reprezentace byla definována velikostí Pearsonova korelačního koeficientu $r \geq 0,6$ (Quinn & Keough 2002). Při následné interpretaci každé hlavní komponenty byla využita jedna konkrétní, a to nejsilněji korelující charakteristika toku.

Vliv prvků toku na reprodukční ukazatele samců a na výběr habitatu byl analyzován pomocí smíšených modelů s náhodným efektem (GLMM). Vysvětlovanými proměnnými v těchto modelech

byly jednak reprodukční ukazatele, a to buď binomicky vyjádřené (ano/ne = 1/0), konkrétně (a) schopnost samce získat alespoň jednu samici, (b) status, tj. dosažení svazku s alespoň dvěma samicemi v teritoriu, (c) dosažení dvou aktivních hnízd v teritoriu, (d) po logaritmické transformaci normálně rozložené načasování hnízdění; nebo habitatové ukazatele, konkrétně (a) vzdálenost od mokřiny a (b) pozice v kolonii, obě s Poissonovým rozdělením. Jako prediktory byly zahrnuty hlavní komponenty z předchozí analýzy PCA, pokud reprezentovaly alespoň dvě kvantitativní charakteristiky toku. V souhrnném modelu porovávajícím vliv prvků toku a habitatu na nejsilnější ukazatel úspěchu samce při párování byly vzdálenost od mokřiny a pozice v kolonii využity rovněž jako kvantitativní prediktory.

Normalita reziduálů podmiňující možnost využití ANOVA a GLMM s normální distribucí byla testována pomocí Shapirova testu normality. Pokud data vykazovala průkaznou odchylku od normality, byla logaritmicky transformována. Za hladinu průkaznosti byla ve všech testech zvolena $\alpha = 0,05$. PCA byla počítána v programu Statistica 12, ANOVA a GLMM v programu R verze 3.0.3 (R Core Team 2014).



Obr. 12: *Evžen. Jeden z pozorovaných samců s kořistí.*

3. Výsledky

3.1. Pozorování samci a naměřené veličiny

Ve dvou sezónách bylo v okolí Českých Budějovic pozorováno, nafilmováno a s kompletními daty naměřeno 24 samců, z nichž pouze dva (Honzík a Pavel) byli pozorováni v sezóně 2014, zbytek v roce 2015.

Každý z těchto samců byl detailně popsán a každý z parametrů toku, který jsem měřila, byl pro ně kvantifikován alespoň z jedné nahrané sekvence. Počet nafilmovaných a změřených sekvencí pro jednotlivé samce se pohyboval mezi 1 a 13.

Z 24 samců bylo 8 polygynních (33 %), konkrétně se dvěma samicemi, nebyl pozorován žádný trigamní svazek. 13 samců bylo monogamních (54 %) a 3 zůstali bez samice (13 %). Jeden z polygynních samců měl zjevně přes veškerou snahu pouze jedno hnízdo a taktéž jeden z monogamních nakonec nezahnízdil.

Tab. 2: Souhrnná data pro 24 pozorovaných samců s průměrnými hodnotami všech měřených částí jejich toku. V každém sloupci jsou tučně vyznačeny extrémní – tj. nejnižší a nejvyšší hodnoty. Všechny časy jsou měřené ve snímcích videa jako jednotce, výška A a VD je měřena v počtu rozpětí křídel samce. Pirueta ve VD byla hodnocena čtyřmi kategoriemi: 1 – Přetočení jen na bok a zpět, 2 – Skoro na záda a zpět, 3 – Na záda a zpět, 4 – Kompletní protočení kolem vlastní osy (vzácné).

V levé části tabulky v růžově označených sloupcích je popsán párovací status samců – počet partnerek a v závorce hnízd, byl-li nižší, než počet samic. Pro každé hnízdo je uvedeno i odhadnuté datum začátku inkubace. Otazníky v tomto případě znamenají, že hnízdo bylo pouze pozorováno (respektive inkubace na něm), ale nebylo dohledáno, tudíž data o inkubaci jsou nedostupná. V kolonce „Mokřina“ se nacházejí hodnoty od 0 do 3, které znamenají: 3 – Hnízdo či teritorium přímo v mokřině, 2 – Hnízdo nedaleko mokřiny, která může být součástí teritoria, 1 – Teritorium není blízko mokřiny, je ale na poli s mokřinou, 0 – Žádná mokřina v blízkosti. Kolonialita, neboli umístění teritoria, případně hnízda bylo hodnoceno škálou 1–4, kde: 4 – Centrum kolonie, 3 – Na okraji kolonie, 2 – V menší skupině (2, max. 3 samci), 1 – Solitér.

Ve svislé ose jsou výrazněji odlišeni nahoře polygynní, uprostřed monogamní a dole nespárovaní samci. Pod nimi je průměr hodnot všech samců, pod obecným průměrem jsou průměry jednotlivých skupin samců – polygynních, monogamních a nespárovaných.

Samci jsou v tabulce seřazeni podle párovacího statutu, případně počtu hnízd. V rámci stejných kategorií pak sestupně podle sloupce AF: čas/překlopení.

TOK:	ALTERNATING FLIGHT					ASCENT				VERTICAL DIVE						Počet FF (hnízd)	Start inkubace 1. snůšky	Start inkubace 2. snůšky
Průměry	Překlopení	Máchnutí	Čas	Čas/ překlopení	Čas/ máchnutí	Počet máchnutí	Doba máchnutí	Čas celkem	Výška	Výška	Čas	Přiueta	Délka sekvence	Mokřina	Kolonie			
Albín	3,9	54,0	681,3	175,8	12,6	8,0	5,5	91,0	8,9	10,4	76,4	2,3	27,5	3	2	2	20.3.	29.3.
Prokop	4,0	36,0	450,0	112,5	12,5	6,0	5,0	64,0	10,1	10,5	84,5	1,5		1	3	2	10.4.	19.4.
Heřman	6,2	49,8	676,2	109,6	13,6	7,0	5,0	76,0	6,5	8,0	68,6	1,0	13,0	0	4	2	29.3.	3.4.
Jura	3,6	25,9	341,6	96,1	13,2	9,5	4,6	110,7	10,5	9,7	75,8	2,6	13,5	0	1	2	4.4.	10.4.
Alík	5,0	31,0	356,5	71,3	11,5	10,3	5,3	109,0	9,5	9,9	74,3	1,0		0	4	2	27.3.	1.4.
René	5,0	23,3	320,0	64,0	13,7	6,0	5,3	73,0	3,5	6,0	69,0	1,2		1	4	2	2.4.	4.4.
Ignác	4,5	24,2	253,5	55,9	10,5	11,2	5,2	114,0	11,5	10,8	76,2	3,0	12,5	1	4	2	3.4.	3.4.
Evžen	3,3	31,0	367,3	110,2	11,8	9,5	4,5	93,0	13,9	10,6	69,5	2,8	17,0	1	2	2(1)	27.3.	x
Benjamín	2,8	22,8	307,0	111,6	13,5	10,1	4,8	102,2	12,4	10,0	67,6	2,6	15,5	3	2	1	?	x
Ctirad	5,5	42,5	550,0	100,0	12,9	7,5	4,5	74,0	9,1	8,2	68,0	1,0		0	4	1	27.3.	x
Vasil	8,0	57,4	783,0	97,9	13,6	8,8	5,0	106,0	9,3	13,0	85,0	2,7		1	3	1	11.4.	x
Adam	3,5	30,8	331,0	94,6	10,8	12,0	4,5	120,0	11,5	12,6	92,7	2,0	17,0	0	4	1	5.4.	x
Mírek	3,7	26,2	301,9	85,3	11,5	7,4	4,6	78,3	5,9	5,3	60,8	1,8	11,3	0	3	1	26.3.	x
Radúz	10,3	51,0	732,3	71,4	14,4	10,0	4,5	98,0	17,7	11,6	88,0	1,3	24,0	0	2	1	28.3.	x
Pavel	3,0	20,0	193,8	64,6	9,7	9,0	5,0	98,5	12,9	11,7	78,7	3,0	17,5	0	3	1	?	x
Řehoř	6,0	31,0	385,0	64,2	12,4	11,0	5,5	125,0	14,6	12,4	73,0	2,5		0	2	1	18.4.	x
Kašpar	5,0	26,5	318,8	63,8	12,0	8,3	4,5	88,0	8,9	9,6	77,8	3,0	12,0	1	2	1	17.4.	x
Vilém	12,3	65,3	746,7	60,5	11,4	8,5	4,5	88,0	9,9	11,2	81,0	2,6		1	2	1	26.3.	x
Ludvík	5,3	23,7	275,3	51,6	11,6	6,7	5,2	71,3	7,7	9,0	68,0	2,5	9,5	0	3	1	3.4.	x
Honzík	6,0	26,6	278,1	46,3	10,5	7,8	4,9	79,4	8,0	8,4	61,3	2,3	11,4	2	3	1	?	x
Bořek	4,2	37,6	440,0	104,8	11,7	6,8	4,5	69,2	8,7	10,3	77,2	2,0	16,5	1	2	1(0)	x	x
Radek	8,1	64,6	705,0	86,8	10,9	8,8	5,0	90,0	10,9	11,3	86,8	2,9	24,7	3	1	0	x	x
Vráťa	8,3	59,8	657,9	79,7	11,0	10,7	4,7	111,8	15,5	12,8	84,3	2,2	22,2	0	1	0	x	x
Tristan	4,0	11,5	153,5	38,4	13,3	6,0	5,5	68,0	6,6	7,6	63,0	2,5		3	1	0	x	x
Průměr	5,47	36,35	441,89	84,04	12,11	8,62	4,89	91,60	10,17	10,04	75,31	2,17	16,57					
Polyg.	4,4	34,4	430,8	99,4	12,4	8,4	5,0	91,3	9,3	9,5	74,3	1,9	16,7					
Monog.	5,8	35,5	434,1	78,2	12,0	8,8	4,8	92,1	10,5	10,3	75,3	2,3	15,0					
Bez F	6,8	45,3	505,5	68,3	11,8	8,5	5,1	89,9	11,0	10,6	78,0	2,5	23,4					

3.2. Svatební lety

V obou sezónách (2014 a 2015) byly sledovány svatební lety čejčích samců, přičemž z mnohých byly pořízeny a následně zpracovány videonahrávky.

Jak bylo popsáno ve studii Dabelsteena (1978), typický svatební let začínal „Butterfly Flight“, přecházel v „Alternating Flight“, „Low Flight“, „Ascent“, „High Flight“, „Vertical Dive“ a pokračoval přistáním nebo novou sekvencí bez „Butterfly Flight“, čili už pouze AF-LF-A-HF-VD-AF-.... Tato návaznost jednotlivých typů letu tvoří typickou sekvenci, ve které se ale mohou vyskytovat modifikace (viz níže).

3.2.1. „Butterfly Flight“ (BF)

První částí svatebního letu je „Butterfly Flight“, který se vždy objevoval hned po vzletnutí. Později se už tento relativně pomalý let s hlubokými máchnutími křídel neopakoval, a to ani v průběhu toku mezi jednotlivými částmi, ani na jeho konci. Podobný let byl pozorován, jedině když samec dokončil tok a nízko nad zemí rovně s pomalými máchnutími křídel přelétnul za samicí, se kterou se rovnou z letu pářil.

3.2.2. „Alternating Flight“ (AF)



Obr. 13: „Alternating Flight“. Jeden z pozorovaných samců (Kašpar) ve svatebním letu předvádějící „Alternating Flight“, který je dobrým ukazatelem jeho zdatnosti pro samice.

Po BF obvykle následoval „Alternating Flight“ (obr. 13). V tomto typu letu samci létají překlopeni na bok, více nebo méně blížící se vertikální ose. Po několika máchnutích, kdy křídla zabírají nerovnoměrně, se samec během jednoho záběru překlopí a pokračuje na druhém boku, opisuje volně oblouk na druhou stranu. Tento let bývá dosti rychlý a prudký. Překlopení ze strany na stranu se děje v nepravidelných intervalech. Pokud se samec dostatečně dlouho nepřeklopí, bývá patrné, že letem na jedné straně opisuje ve vzduchu kruhovitou dráhu. Byl pozorován i tok samce Albína, který kruh opsal kompletně a začal ho opisovat podruhé, než se překlopil a pokračoval letem v kruhové dráze na opačnou stranu, čímž vytvořil ve vzduchu pomyslnou osmičku. Jindy překlopení následovalo téměř okamžitě po předchozím.

AF tvoří nejdelší a typickou, nápadnou část toku. Někdy může být v sekvenci toku i vynechán, což je snadno pozorovatelné, když následují (spíše ve vzácných případech) dvě sekvence A-HF-VD po sobě, bez AF mezi nimi, jak je běžné.

AF je značně variabilním typem letu (tab. 2 a 3, obr. 14 a 15), co se týče délky trvání, počtu překlopení, ale i jeho výskytu. Může se objevit v rámci nebo před či po útoku na jiného samce, ale i samostatně bez dalších částí toku, například hned z běžného letu. Probíhá nízko i značně vysoko nad zemí. Letí-li už tehdy samec v dostatečné výšce, může někdy vynechat následující typ letu – „Low Flight“, ale i „Ascent“ – a pustit se z velké výšky rovnou do VD.

Během tohoto letu je možné pozorovat několik „pádů“ nebo „výpadů“, kdy samec náhle klesne, například přetočen na záda, s minimálním počtem máchnutí křídly v průběhu, a pokračuje dále AF. Většina AF však probíhá bez nich.

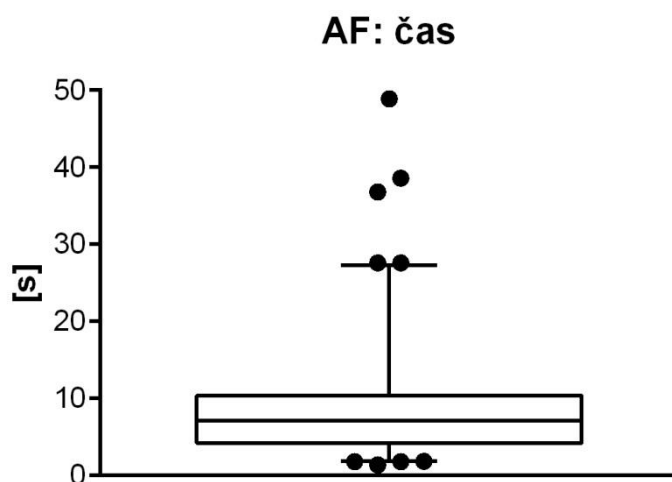
Z naměřených hodnot z videí svatebních letů byl počet úderů křídel mezi jednotlivými překlopeními $7,41 \pm 3,76$ (zde i nadále průměr \pm SD), s počtem měření $n = 205$.

Celkový průměr počtu překlopení v AF činil $5,44 \pm 3,62$ ($n = 207$). Existuje rozdíl mezi tím, v které fázi toku AF proběhl. Před A byl průměrný počet překlopení $5,86 \pm 3,81$ ($n = 157$), průkazně vyšší než AF před přistáním (t-test; $t_{205} = 2,98$, $P < 0,005$). Následovalo-li po AF přistání, v tomto letu se samec překlopil průměrně $4,16 \pm 2,56$ ($n = 50$).

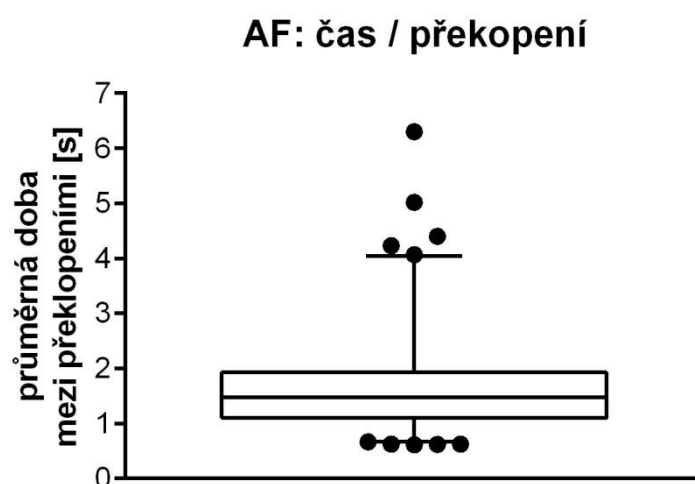
V rámci AF je také typický hučivý zvuk vydávaný samčími křídly za letu.

Tab. 3: „Alternating Flight“. Minimální a maximální hodnoty naměřených veličin v „Alternating Flight“ u všech jedinců. V závorkách je pro dokreslení uvedena také druhá nejvyšší hodnota. „n“ značí počet měření, ze kterých byly extrémní hodnoty vybrány. Jednotky jsou stejné jako v tab. 2 – čas je měřen ve snímcích videa. Rozložení hodnot času a čas/překlopení je znázorněno na obr. 14 a 15.

AF	překlopení	máchnutí	čas	čas/překlop.	čas/mách.
min.	0	7	70	30,8	8,75
max.	23 (21)	207 (162)	2445 (1930)	315 (251)	19,33 (19)
n	208	211	208	206	209



Obr. 14: „Alternating Flight“ – čas. Boxplot. Medián délky trvání AF. Vousy ukazují 22,5 % hodnot nad 3. a pod 1. kvartilem. Jednotlivé body značí 2,5 % krajních hodnot.



Obr. 15: „Alternating Flight“ – čas/překlopení. Boxplot. Medián průměrného času mezi jednotlivými překopeními v AF. Vousy ukazují 22,5 % hodnot nad 3. a pod 1. kvartilem. Jednotlivé body značí 2,5 % krajních hodnot.

3.2.3. „Low Flight“ (LF)

Po AF samec vyrovnává rovinu křídel a s mělkými máchnutími se přiblíží k zemi v „Low Flight“. Tento let obvykle netrvá dlouho a je málo nápadný. Někdy může být i vynechán, přejde-li AF rovnou do A nebo dokonce do HF. Zpravidla je vynecháván, letí-li samec v AF vysoko (například kolem 10 a více metrů nad zemí).

V jiných případech je naopak nápadně prodloužen, zejména skončí-li samec AF dříve, než se dostatečně přiblíží místu, kde obvykle provádí A a VD. Pak, aby se dostal na dané místo, může tímto stylem při zemi uletět i několik desítek metrů.

Přesné parametry tohoto letu nebyly měřeny.

3.2.4. „Ascent“ (A)

„Ascent“ je typ letu, sloužící samci k nabrání výšky. Pokud má už na začátku dobrou rychlost, často využije setrvačnosti a do A se „zhoupne“. Poté, v jiných případech od začátku se spoléhá na sílu záběrů křídel. Z toho důvodu je tento let energeticky nákladný a frekvence úderů křídly spíše vysoká. Máchnutí křídly dolů trvá obvykle 4–6 snímků nahraných na videu, tj. 0,08 až 0,12 s.

Jako jednotka pro měření výšky bylo použito na videu změřené rozpětí křídel samce. Zaokrouhlíme-li průměrné rozpětí samčích křídel na 80 cm, během A samec vystoupá 2,06 až 17,7 m do výšky. Průměrně pak $8,09 \pm 2,96$ m, tedy $10,11 \pm 3,70$ rozpětí ($n = 145$).

Samec mívá vytyčeno jedno nebo několik málo míst, na kterých se pouští do tohoto typu letu. Na jeho závěru vyrovná svoje tělo do horizontální polohy a často mírně změní směr letu. V tomto bodě jsou úderů křídel spíše mělké a jejich frekvence vysoká.

Ke konci A se samec také začíná vokalizovat. Konkrétně motivem 1, jak byl popsán Dabelsteenem (1978). Tímto motivem se může ozvat i v případě, že po A nepokračuje HF a VD, jak je obvyklé. Tehdy tedy nedokončí celou frázi složenou ze tří motivů. Jindy se pravděpodobně motivem 1 může ozvat až později.

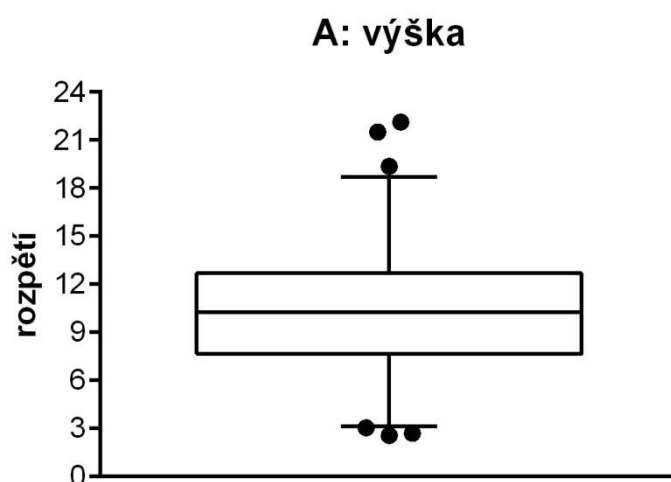
Méně často může být A kompletně vynechán. Zejména je-li samec už ve značné výšce a nepotřebuje proto vylétnout výš, aby mohl předvést dostatečně hluboký VD. Na druhou stranu A nemusí začínat vždy téměř od země po LF, ale může následovat i krátce po AF, při kterém už je samec ve výšce.

Spíše vzácněji v individuálních projevech samců je A nezřetelné, kdy samec (pozorováno u Benjamína) začne stoupat už AF typem letu a A tak není zcela patrný, nebo je nakombinovaný či jeho úloha převzata stoupajícím AF (v tomto případě samozřejmě s vynecháním LF).

Dalším netypickým případem u Benjamína bylo, že po skončení A přešel rovnou ještě v jeden další A, než následovala sekvence HF-VD-...

Tab. 4: „Ascent“. Minimální a maximální hodnoty naměřených veličin v „Ascent“ u všech jedinců. V závorkách je pro dokreslení uvedena také druhá nejvyšší hodnota. „n“ značí počet měření, ze kterých byly extrémní hodnoty vybrány. Jednotky jsou stejné jako v tab. 2 – čas je měřen ve snímcích videa. Rozložení hodnot výšky je znázorněno na obr. 16.

A	máchnutí	čas	výška
min.	4	37	2,57
max.	16,5 (16)	170 (169)	22,13 (21,5)
n	146	147	145



Obr. 16: „Ascent“ – výška. Boxplot. Medián výšky, do které samci stoupali při A. Vousy ukazují 22,5 % hodnot nad 3. a pod 1. kvartilem. Jednotlivé body značí 2,5 % krajních hodnot.

3.2.5. „High Flight“ (HF)

„High Flight“ je typem letu vypadajícím jako let běžný, což ho činí málo nápadným. Specifický je především tím, jak jeho název napovídá, že probíhá ve výšce, po vystoupení během A, po kterém samec obvykle mírně změní směr a HF tak směřuje trochu jinak. HF obvykle netrvá dlouho, ale může dojít k výjimkám, kdy samec letí na místo, kde je zvyklý padat ve VD, které může být relativně vzdálené v případě, že vystoupení v A bylo předčasné oproti obvyklému stavu.

V běžném toku samec během HF mírně ztrácí výšku a jen velmi drobně ji nabere těsně před VD. VD tedy bývá, co se výšky týká, kratší než A.

Během HF se samec ozývá. Někdy možná jeho hlasový projev teprve začne, typicky se však během HF ozve zejména motivem 2 z celé fráze.

3.2.6. „Vertical Dive“ (VD)

Vertical Dive navazuje přímo na HF piruetou. Samec těsně před piruetou během pár úderů křídel vyletí prudce, ale jen mírně nahoru a většinou na boku roztáhne křídla do úplného rozpětí. Následně může ještě mírně vystoupat, zachovat si podobnou výšku nebo mírně klesnout a pak se někdy opět s úplným roztažením křídel, jindy bez něj, přetočí do „piruety“. Přetočení je vlastně až na výjimky nejméně na bok, maximálně většinou přímo zády k zemi. Ve třech případech bylo z videonahrávky možno usoudit, že se samec přetočil na záda a místo návratu stejným směrem pokračoval dál, tudíž se protočil úplně kolem vlastní osy, o 360° (tab. 5).

Tab. 5: Piruety. Pět rozlišovaných kategorií piruet na začátku VD – bez piruety, přetočení na bok a zpět, skoro na záda a zpět, přímo na záda a zpět a úplné protočení kolem vlastní osy o 360°. Uvedena je četnost jednotlivých typů, číselná a procentuální, z celkového počtu n.

Pirueta	žádná	na bok	skoro na záda	na záda	360°
případů	1	43	95	87	3
%	0,44 %	18,78 %	41,48 %	37,99 %	1,31 %
n	229				

Samotné padání – tedy VD – pak probíhá nebo obvykle začíná, když je samec přetočen na bok až na záda v piruetě, během toho párkrát mělce máchne křídly a stejným směrem, jakým se otočil na záda, se protočí zpět, někdy se přetočí setrvačností ještě do opačného směru a pak znovu své vychýlení vyrovná, než pád končí přetočen normálně, zády vzhůru. Otáčení tam a zpět během letu bývá více či méně výrazné. Ke konci, většinou nízko (cca do 2 m) nad zemí, samec střemhlavý pád vyrovná silnějšími údery křídel a přechází obvykle opět do AF, po kterém přistane, nebo pokračuje další sekvencí. Opět se objevují výjimky, například samec může přistát rovnou po VD, jenom s provedením malé kličky ve vzduchu.

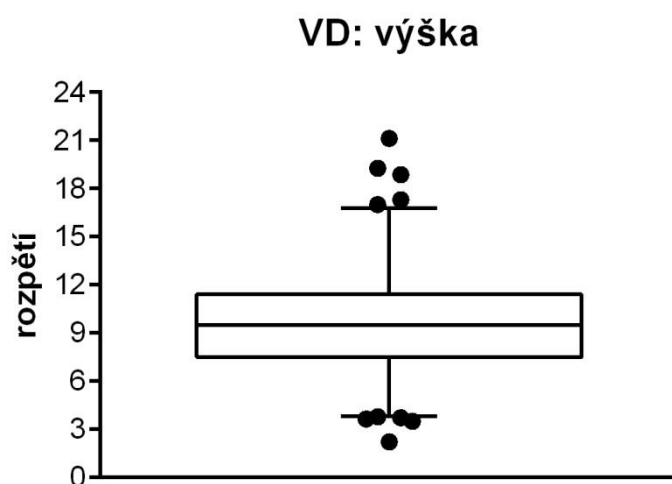
Začíná-li samec VD ve velké výšce, často nespadne až k zemi, ale let vyrovná výš. Potom může po AF v této výšce následovat rovnou druhý VD.

Výška, ze které samci padali, se opět při standardizování rozpětí na 80 cm pohybovala mezi 1,78 a 16,91 m s průměrem $7,70 \pm 2,39$ m, tj. $9,69 \pm 2,99$ rozpětí ($n = 226$). Variabilita se objevila i v rychlosti padání, značně závislé na úhlu, pod kterým samec padal. Pohybovala se mezi 2,07 a 9,88 m/s.

Během VD se samec ozývá motivem 3 jeho fráze. Když ale VD následuje po dlouhém HF nebo samec padá rovnou po AF bez sekvence A-HF, může se teprve v podstatě se začátkem piruety ozvat všemi třemi motivy během VD.

Tab. 6: „Vertical Dive“. Minimální a maximální hodnoty naměřených veličin ve „Vertical Dive“ u všech jedinců. V závorkách je pro dokreslení uvedena také druhá nejvyšší hodnota. „n“ značí počet měření, ze kterých byly extrémní hodnoty vybrány. Jednotky jsou stejné jako v tab. 2 – čas je měřen ve snímcích videa. Rozložení všech hodnot je znázorněno na obr. 17.

VD	čas	výška
min.	42	2,22
max.	136 (101)	21,14 (19,26)
n	229	226

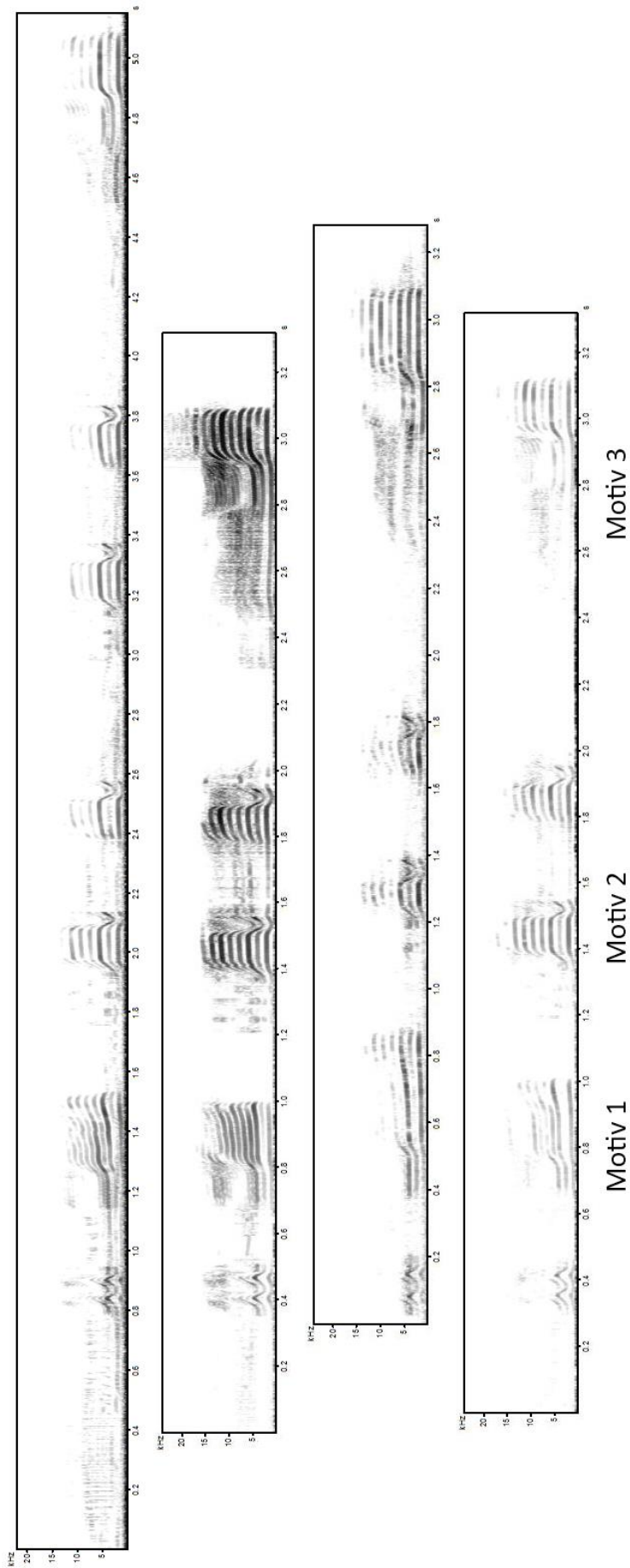


Obr. 17: „Vertical Dive“ – výška. Boxplot. Medián výšky samčího pádu v rámci VD. Vousy ukazují 22,5 % hodnot nad 3. a pod 1. kvartilem. Jednotlivé body značí 2,5 % krajních hodnot.

3.2.7. Variabilita mezi jedinci

Z výše zmíněných faktů je zjevné, že v různých parametrech jsou svatební lety samců značně variabilní. Jak bude i zmíněno dále, jednotliví samci mají tendenci se držet určitého schématu a jejich svatební lety se podobají a mohou se zároveň i nápadně lišit od ostatních samců. Ať dráhou, dobou trvání nebo „kvalitou“ provedení jednotlivých prvků, které mohou být pro konkrétní samce typické, tak i místem, kde například pravidelně padají ve VD. Samci mohou mít jedno či málo vytipovaných míst v rámci hnízdiště, kde své akrobatické prvky předvádějí. Při detailním prozkoumání zvyků některých samců by zřejmě nebylo obtížné je jednotlivě rozpoznávat podle stylu jejich letu.

Například Albín byl typický velmi dlouhými AF s nápadným odstupem mezi jednotlivými překlopeními, kdy stihnul obletět i kompletní kruhovitou dráhu, než se překlopil na bok druhý. Byl jedním ze dvou svým stylem nápadných samců, které bych tu chtěla zmínit.



Obr. 18: Spektrogramy. Příklady spektrogramů vytvořených z nahrávek samčích hlasů při toku. I v této frázi, ačkoli se skládá pouze ze tří krátkých motivů, lze vidět určitou variabilitu. Někteří samci navíc mohou být rozeznáni individuálně čistě podle poslechu této fráze. Jako příklad uvedu Kašpara, který obvykle duplikoval motiv 2, než se ozval motivem 3. V některých příkladech duplikoval i motiv 1. Spektrogram Kašpara je na tomto obrázku vidět nahoře i s patrnou duplikací motivu 2. Spektrogramy jsou zarovnané podle začátku motivu 1.

Druhým byl Kašpar, který nebyl typický ani tolik svým stylem letu, jako hlasem, kterým se při toku ozýval. Zcela pravidelně se vymykal typickému schématu motiv 1 – motiv 2 (složený ze dvou v zásadě shodných podjednotek) – motiv 3, protože duplikoval motiv 2 (tudíž po sobě následující 4 podobné podjednotky, oddělené delší pauzou po prvních dvou), méně často i motiv 1 (obr. 18).

Kašpar se díky tomu i mírně lišil v tom, ve které části toku se ozýval. HF byl dost dlouhý na to, aby stihl přednést oba dva motivy 2.

3.3. Posouzení souvislostí v projevech toku

3.3.1. Individuální opakovatelnost projevů

Ve všech šesti použitých ukazatelích vyšla vysoce signifikantní „repeatabilita“ projevů samců, s 29,8 – 58,6 % vysvětlené variability (ANOVA: všechna $F > 2,03$; všechna $P < 0,012$). Konkrétní měřené veličiny a výsledky byly: AF – překlopení (31,8 %), AF – máchnutí (29,8 %), A – počet máchnutí (41,7 %), A – doba máchnutí (41 %), VD – výška (39,9 %) a VD – pirueta (58,6 %).

Tokající samci se tedy při opakovaných záznamech chovali ve všech aspektech podobněji sami sobě než ostatním samcům. Proto všechny ukazatele opakovaných záznamů jednotlivých samců (viz i tab. 2) mohly být pro daného samce zprůměrovány. S těmito průměrnými hodnotami bylo pracováno dále.

3.3.2. Vzájemná korelace jednotlivých projevů

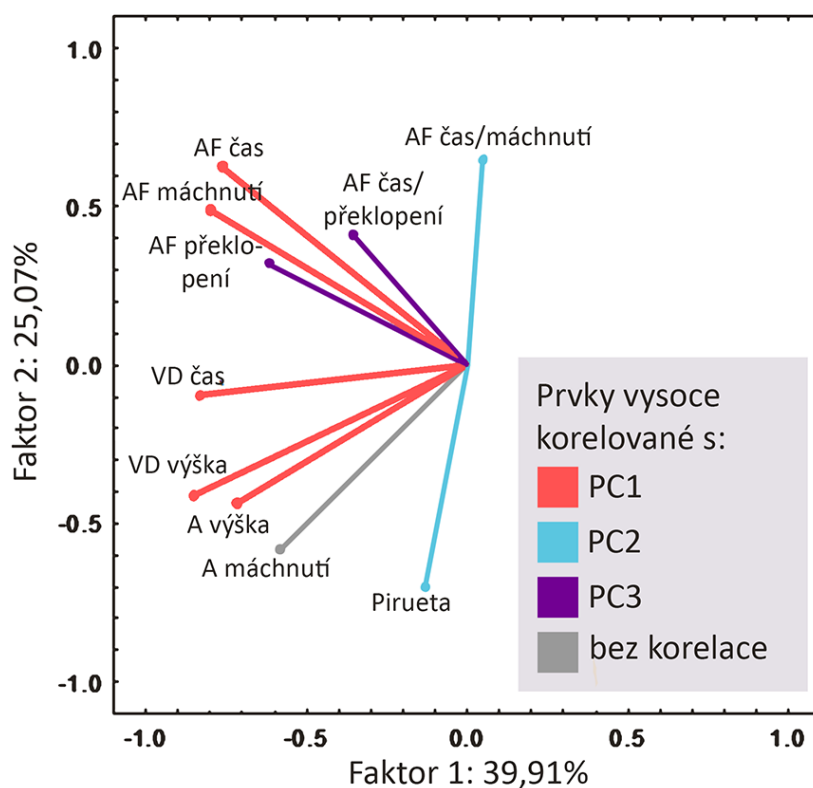
Analýza hlavních komponent (PCA) sloučila prvky toku do tří souvisejících skupin: pět prvků do PC1, dva do PC2 a dva do PC3. K dispozici jsou tedy tyto tři komplexní a statisticky nezávislé (nekorelované) ukazatele toku. PC1–PC3 dohromady vysvětlují 71,6 % variability (pro PC1 a PC2 viz obr. 19).

Tab. 7 ukazuje výsledky PCA, z nichž je patrné, které komponenty letu spolu nejsilněji korelují. Velkou souvislost mají počet máchnutí a celková doba trvání AF, výška vystoupání v A a výška pádu a doba trvání VD (PC1). PC2 spojuje složitost piruety ve VD a čas/máchnutí v AF, PC3 zase počet překlopení v AF a dobu, za jakou k překlopení v tomto typu letu dochází.

Tab. 7: PCA analýza. Kvantifikované prvky toku použité v PCA. Barevně jsou odlišeny výsledky ukazující na jednotlivé prvky vysvětlené konkrétním faktorem (hlavní komponentou PC1–PC3). Fialově je v každém ze sloupců zvýrazněn nejdůležitější prvek. Tato data byla použita jako zdrojová pro graf níže (obr. 19).

Proměnná	Faktorové souřadnice proměnných podle korelací			
	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
AF překlopení	-0,612148	0,322926	-0,695693	-0,15428
AF máchnutí	-0,796524	0,48589	-0,202895	0,243463
AF čas	-0,756798	0,622657	-0,028566	0,109147
A máchnutí	-0,581515	-0,576755	0,215146	-0,278973
A výška	-0,713061	-0,434522	0,173586	-0,369507
VD výška	-0,853109	-0,405724	0,08065	-0,002302
VD čas	-0,830146	-0,097875	0,066604	0,073915
VD pirueta	-0,130607	-0,703705	-0,175533	0,319427
AF čas/překlopení	-0,354503	0,407178	0,765267	0,316998
AF čas/máchnutí	0,055021	0,649846	0,222606	-0,547646

PCA diagram prvků samčího toku v prostoru vymezeném osami PC1 a PC2 (1 x 2)



Obr. 19: PCA – projekce proměnných do faktorové roviny. První dvě osy vysvětlující 65 % variability.

3.4. Vliv komponent toku na reprodukční parametry

Namísto jednotlivých prvků toku byly pro další analýzu jako prediktory v modelech pro testování vztahu s reprodukčními parametry použity hlavní komponenty PC1–PC3 z předchozí analýzy. Testována byla konkrétně jejich souvislost s:

- a) schopností samce získat samici
- b) statutem, tj. dosažením polygynního svazku
- c) dosažením dvou aktivních hnízd v teritoriu
- d) načasováním hnízdění (začátkem inkubace)

Tab. 8: Výsledky GLMM hodnotící vztah mezi prvky toku samců vyjádřenými pomocí hlavních komponent PC1–PC3 (dle tab. 7) a reprodukčními ukazateli těchto samců. Prediktory jsou řazeny podle klesající testovací statistiky (χ^2), tučně jsou zvýrazněny průkazné efekty.

(a) Schopnost samce získat samici

Prediktor	Estimate	SE	df	χ^2	P
PC3	1,014	0,7242	1,4	2,396	0,122
PC2	0,433	0,7982	1,4	0,307	0,579
PC1	0,342	0,6259	1,4	0,224	0,636

(b) Status, tj. dosažení polygynního svazku

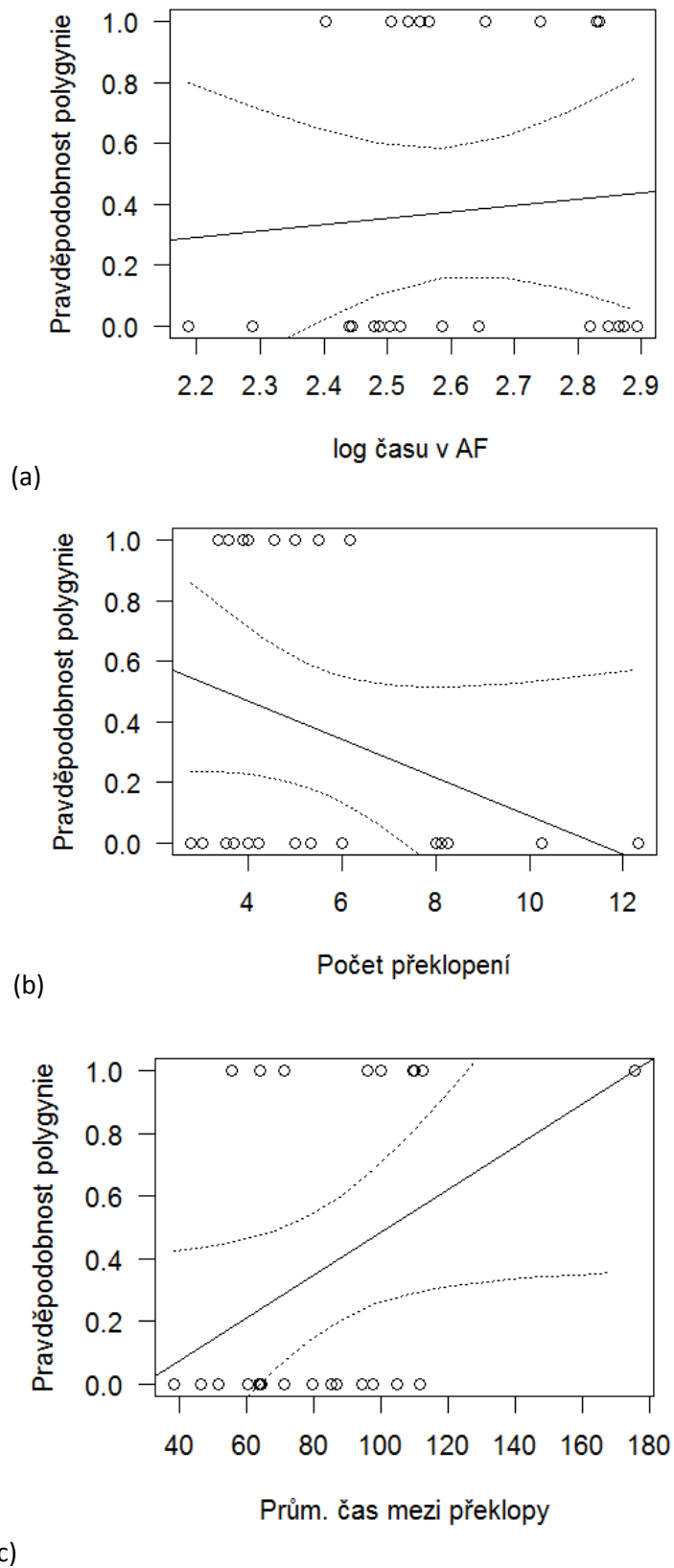
Prediktor	Estimate	SE	df	χ^2	P
PC3	1,567	1,3036	1,4	5,531	0,019
PC2	0,766	0,6225	1,4	2,313	0,128
PC1	0,672	0,8550	1,4	0,967	0,325

(c) Dosažení dvou aktivních hnízd v teritoriu

Prediktor	Estimate	SE	df	χ^2	P
PC3	2,291	1,9690	1,4	3,024	0,082
PC1	1,329	1,1970	1,4	2,869	0,090
PC2	1,057	0,6827	1,4	2,646	0,104

(d) Načasování hnízdění (začátek inkubace)

Prediktor	Estimate	SE	df	χ^2	P
PC2	2,435	1,2481	1,4	4,194	0,041
PC1	1,074	1,0910	1,4	1,115	0,291
PC3	0,037	1,1025	1,4	0,003	0,987



Obr. 21: Vztah pravděpodobnosti dosažení polygynního svazku samců s jejich charakteristikami AF: (a) log času v AF, (b) počet překlopění, (c) průměrný čas mezi překlopy. Přerušovaná čára – 95% konfidenční interval.

3.5. Vztahy mezi teritorií, polygynií a kvalitou toku

Zatímco pravděpodobnost vzniku polygynních svazků a načasování hnízdění byly predikovány vlastnostmi toku samců, tyto vlastnosti nekorelovaly s umístěním jejich teritorií (ve vztahu k mokřinám a koloniím; tab. 9a,b). Navzdory očekávání nebyla podpořena hypotéza, že samci s atraktivními prvky toku obhajují přednostně teritoria blízko mokřin, stejně tak nebylo prokázáno, že tito samci obhajují častěji centra kolonií.

Tab. 9: Výsledky GLMM hodnotící vztah mezi prvky toku samců vyjádřenými pomocí hlavních komponent PC1–PC3 (dle tab. 7) a umístěním samčích teritorií. Prediktory jsou řazeny podle klesající testovací statistiky (χ^2), tučně jsou zvýrazněny průkazné efekty.

(a) **Vzdálenost od mokřiny** (vzdálenost od mokřiny hodnocena kategoriemi: mokřina v teritoriu/ mokřina na lokalitě/ lokalita bez mokřiny) – viz kapitola 2.3.1.

Prediktor	Estimate	SE	df	χ^2	P
PC1	0,158	0,2664	1,4	0,353	0,324
PC2	0,167	0,3030	1,4	0,310	0,583
PC3	-0,116	0,2716	1,4	0,180	0,670

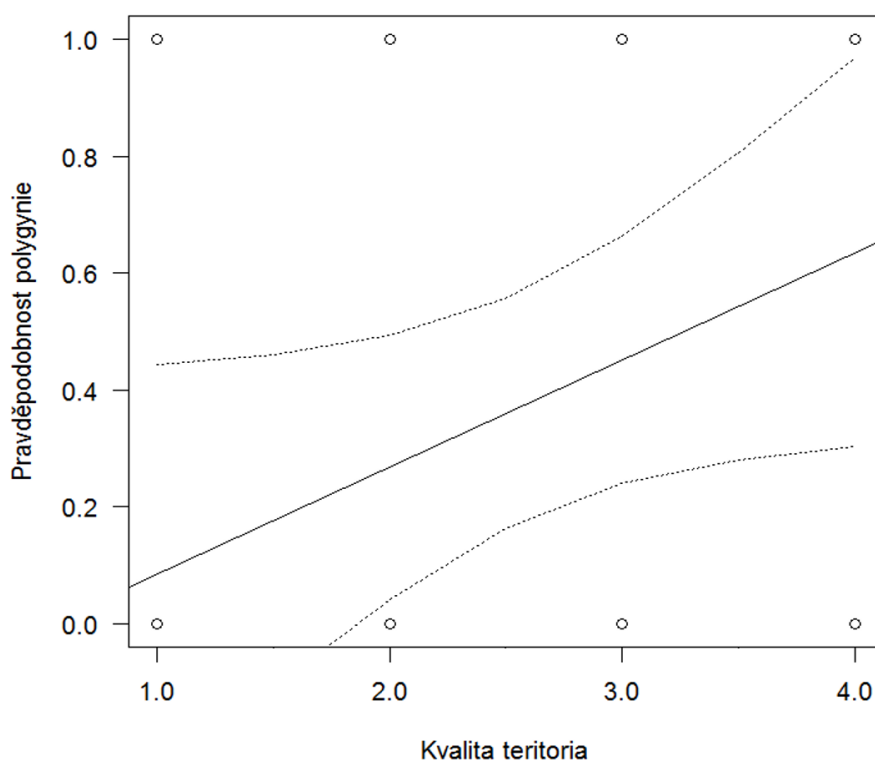
(b) **Umístění ve vztahu ke kolonii** (hodnoceno kategoriemi: teritorium v centru kolonie/ na okraji kolonie/ ve společenství 1-2 samců/ solitérní teritorium bez sousedů) – viz kapitola 2.3.1.

Prediktor	Estimate	SE	df	χ^2	P
PC1	0,110	0,1314	1,4	0,699	0,403
PC2	0,058	0,1289	1,4	0,203	0,653
PC3	0,051	0,1330	1,4	0,147	0,701

V souhrnném modelu sdružujícím prvky toku samců i pozice teritorií se ukázalo, že samice vstupují do polygynních svazků průkazně na základě atributů samčího toku, nikoliv hodnocených atributů teritoria (tab. 10). Vysoká hodnota χ^2 však ukazuje na zřejmý, ač nesignifikantní trend, tedy tendenci samic preferovat teritoria blíže k centru kolonie (tab. 10 a obr. 22). Solitérní samci naopak měli nejnižší pravděpodobnost získání dvou partnerek. Druhá hodnocená vlastnost teritorií – vzdálenost od mokřiny – neměla na samčí párovací status prokazatelný vliv (tab. 10).

Tab. 10: Výsledky GLMM hodnotící vztah mezi statutem samce, tj. dosažením polygynního svazku, a prvky toku vyjádřenými pomocí hlavních komponent PC1–PC3 (dle tab. 7) versus umístění teritorií. Prediktory jsou řazeny podle klesající testovací statistiky (χ^2), tučně jsou zvýrazněny průkazné efekty.

Prediktor	Estimate	SE	df	χ^2	P
PC3	2,068	1,6412	1,6	5,917	0,015
Kolonie	1,148	1,0441	1,6	2,184	0,140
PC2	0,817	0,8042	1,6	1,450	0,229
PC1	0,753	1,0045	1,6	0,759	0,384
Mokřina	-0,280	0,8442	1,6	0,122	0,727



Obr. 22: Vliv umístění teritoria na polygynii. Grafické vynesení ukazující vztah mezi atraktivním umístěním (nikoli velikostí) teritoria a pravděpodobností dosažení polygynie. Čím blíže ke středu kolonie, tím větší pravděpodobnost polygynie pro vlastníka teritoria. Umístění teritoria bylo hodnoceno škálou 1–4: 4 – centrum kolonie, 3 – na okraji kolonie, 2 – v menší skupině (2, max. 3 samci), 1 – solitér. Tečkovaně vyneseno 95% interval spolehlivosti.

4. Diskuze

4.1. Polygynie

Z 24 samců pozorovaných a natočených v letech 2014 a 2015 bylo 8 jedinců neboli 33 % polygynních, konkrétně se dvěma samicemi. Nebyl pozorován žádný trigamní ani složitější svazek, přestože trigamní svazky nejspíš nejsou úplně vzácné a existují zprávy i o tetragynii (Hafsmo et al. 2001). Procento polygynních jedinců odpovídá dalším studiím, v nichž byl poměr polygynních samců odhadnut na 20–50 % (Liker & Székely 1999a; Byrkjedal et al. 1997; Grønstøl 2003; Berg 1993; Parish & Coulson 1998; Parish et al. 1997a). V předchozí studii v jižních Čechách na Písecku tvořili polygynní samci 29 % samčí populace (Šálek 2005).

Samice v polygynním svazku začaly inkubovat svá hnízda obvykle nedlouho po sobě, v rozmezí 0–9 dní, což je ve srovnání s dostupnými studiemi obvyklé (Byrkjedal et al. 1997; Liker & Székely 1999a; Grønstøl et al. 2003; Šálek 2005). V ohledu míry polygynie a načasování hnízdění polygamních jedinců tedy sledovaná populace nevybočovala z obvyklých poměrů.



Obr. 23: Páření. Evžen kopulující s primární samicí bezprostředně po dokončení svatebního letu.

4.2. Svatební lety

Svatební lety jsou nápadnou součástí chování čejčích samců. Jde o chování víceméně stereotypní, tedy ritualizované, které se mohlo vyvinout za účelem signální funkce, především z chování agonistického (Dabelsteen 1978). Celkový význam svatebních letů vyznívá jako čestný ukazatel kvality samců směřovaný jednak na samice, dále na ostatní, konkurující samce, možná i na predátory, kterým mohou samci demonstrovat svoji leteckou zdatnost (Dabelsteen 1978; Grønstøl 1996).

Podle zmíněného výzkumu v Dánsku (Dabelsteen 1978) jako motivace toku převažuje právě agonistické chování a některé části toku se liší v závislosti na příčině, která svatební let vyvolala. V České republice se liší podmínky zejména v početnosti čejek na hnízdištích. Kolonie, pokud se objevují, nejsou velké a soliterně hnízdící ptáci nejsou vzácností. Proto, přestože příčina vyvolávající tok nebyla zkoumána, je možné odhadnout, že ve zdejších podmínkách by spontánní vzletnutí motivované vnitřními příčinami, případně přítomností samice mohlo být relativně čtenější než v Dabelsteenově studii v Dánsku, kde, jak píše, se na lokalitě vyskytovala „hustá populace čejek“. V takové populaci pak samozřejmě není snadné s jistotou říci, kdy k toku samec určitě neměl jinou než vnitřní motivaci (Dabelsteen 1978). Tento údaj pak mohl být podhodnocen. I autor zmíněné studie ovšem zmiňuje, že vzhledem k denním maximům aktivity, co se týče námluv, je pravděpodobné, že do jisté míry je toto chování opravdu řízeno vnitřními příčinami.

Svatební lety byly intenzivně pozorovány a filmovány nejen u 24 samců zahrnutých do finální analýzy, ale i u několika dalších, a to v průběhu sezón 2014 a 2015. Svě výsledky bych na tomto místě chtěla porovnat se závěry Dabelsteena (1978), jehož studie je věnována právě detailnímu popisu toku. Budu se zabývat pouze mnou měřenými částmi letu, tedy: „Alternating Flight“, „Ascent“ a „Vertical Dive“.

Tok samce se skládá ze sekvencí po sobě následujících několika typů letu: BF-AF-LF-A-HF-VD-AF..., přičemž BF lze pozorovat jen na začátku letu, v dalších sekvencích už se neopakuje. Svatební lety jsou do určité míry variabilní a některé části letu mohou být vynechány (v podstatě kterákoli část, s výjimkou BF na začátku letu). Některé jsou pak podmíněny jinými. Tj. vystoupá-li samec v A, pravděpodobně pak bude pokračovat i HF a VD. VD ale může následovat rovnou po AF bez A a HF. LF může být vynechán. Spíše výjimečně samec také rovnou přistane po VD, s vynecháním závěrečného AF.

Typický svatební let sestává z kompletní jedné nebo více sekvencí popsaných výše. Největší počet mnou pozorovaných po sobě následujících sekvencí v rámci jednoho letu byl sedm. Takový let pak trvá několik minut, zejména v závislosti na době trvání AF, který je jednoznačně časově (ale možná i technicky) nejnáročnější částí toku.

Některé mnou pozorované části toku se mírně liší od Dabelsteenova popisu. Mimo níže detailněji rozebrané jde o HF, v jehož průběhu jsem pozorovala pokles ve výšce. Jinými slovy samec nabral výšku v A, dále letěl v HF víceméně rovně, ale výšku mírně ztratil, než přibližně dvěma údery křídel těsně před VD zase velmi mírně, avšak prudce stoupnul. Dabelsteen též píše, že malé poklesy a vystoupaní se mohou během HF objevit. To, co bylo ale pozorováno na jihočeské populaci, byl spíše dlouhý pozvolný pokles, bez přerušení drobnými poklesy a stoupáními.

Hlasové projevy čejek v této práci nebyly analyzovány, je ale zjevné, že i v nich existuje určitá variabilita; hlas některých samců byl vyloženě specifický a velmi snadno rozeznatelný. Dabelsteen zmiňuje, že kromě variability v ornamentech opeření lze samce rozlišovat právě i podle způsobu vokalizace.

4.2.1. „Alternating Flight“

Podle Dabelsteena tento let probíhá přibližně ve výšce 3–4 m nad zemí. Zde výška AF nebyla přesně měřena pro všechny nahrávky, ale rozmezí pouhých 3–4 m zcela jistě neodpovídá mým pozorováním. Ani let kolem cca 8–10 m nad zemí bych neoznačila za neobvyklý úkaz, alespoň tedy co se týče místní populace.

V této práci stejně jako Dabelsteenově byly pozorovány stejné charakteristiky AF, jako cik-cak dráha, kdy při každém překlopení na opačný bok samec změnil směr. Celková dráha letu bývá oválná nebo kruhovitá. Stejně jako v cik-cak letu, kde samec neletí jednotlivé úseky rovně, ale do zatáčky.

Průměrný počet úderů křídel mezi jednotlivými překlopeními byl podle Dabelsteena $4,25 \pm 1,10$ ($n = 19$), podle Grønstøla (1996) $5,93 \pm 3,75$ ($n = 802$); zatímco podle dat z české populace $7,41 \pm 3,76$ ($n = 205$), tedy nejvyšší.

Počet překlopení se dle Dabelsteena liší v závislosti na tom, navazuje-li na AF A, nebo předchází-li AF přistání. Před A byl v Dánsku průměrný počet překlopení $6,36 \pm 4,09$ ($n = 116$); podle našich dat $5,86 \pm 3,81$ ($n = 157$). Následuje-li po AF přistání, v tomto letu se podle Dabelsteena samec překlopí průměrně $7,42 \pm 4,71$ ($n = 89$). Naše data naopak ukazují menší počet překlopení, a sice $4,16 \pm 2,56$ ($n = 50$). Nejpravděpodobnějším důvodem v těchto odchylkách mohou být rozdíly v jednotlivých čejkách populacích, bez mně zřejmého významu. Celkový průměr počtu překlopení, bez rozlišení, ve které části toku se AF vyskytl, byl $5,44 \pm 3,62$ ($n = 207$). Dabelsteen tento údaj neuvádí.

AF je pravděpodobně typem letu demonstrujícím schopnost samce pronásledovat nebo uniknout před predátorem a obecně modifikovaným agonistickým chováním. Frekvence úderů křídel v AF a agresivním typu letu je velmi podobná, ačkoli v AF je značně přehnaný úhel, pod kterým je samec nakloněn (Dabelsteen 1978).

Agresivní motivaci tohoto letu by odpovídal příklad samce Heřmana, který bez zjevné příčiny útočil na samici ve svém teritoriu (klovaje ji zobákem do hlavy a tahaje ji za chocholku), která se neuměla příliš bránit. Heřman následně vzlétnul, aby předvedl pouze AF, přistál a opět útočil na tuto samici. AF tak zřejmě mohlo nějakým způsobem souviset s jeho agresivním vnitřním vyladěním.

4.2.2. „Ascent“

Dabelsteen (1978) popisuje začátek tohoto letu obvykle navazujícího na LF tak, že pták ke konci LF zvedne hlavu ještě více do výšky a zvýší frekvenci a hloubku úderů křídel, čímž započne stoupání a „Ascent“. Ke konci A samec téměř vždy mění směr letu. To odpovídá i mým pozorováním.

Dabelsteen též dokumentuje, že samec při A vystoupá 3-10 m do výšky, průměrně $4,98 \pm 1,51$ m ($n = 106$). Moje pozorování naznačují mnohem větší výkyv těchto hodnot. Připustíme-li, že rozpětí samčích křídel je 80 cm pro standardizaci jednotky, samci vystoupali při A do výšky 2,06–17,7 m. Průměrně pak $8,09 \pm 2,96$ m, tedy $10,11 \pm 3,70$ rozpětí ($n = 145$). Oproti studované dánské populaci tedy zdejší čejky měly nejen extrémnější krajní hodnoty, ale i průměrná výška A byla dvakrát větší. V jiné starší práci je údajně zmíněno rozmezí 10–15 metrů (Laven 1941 ex Dabelsteen 1978), které se více blíží mým pozorováním, ovšem má velmi omezený rozptyl. Variabilita mezi různými populacemi je zřejmě značná a bylo by zajímavé mít podobné údaje z většího množství lokalit a zemí.

Bylo též popsáno, že ke konci A samec začíná první motiv hlasového projevu (Dabelsteen 1978). Tento údaj mým pozorováním odpovídá, nemusí být ale pravidlem. Nebyla provedena přesná měření, i kvůli tomu, že při pozorování čejek z relativně velké vzdálenosti byly mnou registrované akustické signály mírně opožděny za vizuálními. I při běžné vzdálenosti pozorování jako je 100 m by měl být zvuk opožděn o přibližně 0,3 s, což je při trvání A mezi 0,74 a 3,4 s poměrně významný posun. V některých případech ale zcela určitě motiv 1 začínal až v průběhu HF, ne-li na rozhraní HF a VD.

4.2.3. „Vertical Dive“

Těsně před začátek VD samec mírně stoupne, v piruetě se přetočí kolem podélné osy těla, otočí se na bok až na záda a začne střemhlavým pádem (VD) klesat k zemi. Během pádu samec obvykle párkrát (stále přetočen) udeří křídly, než se přetočí zpátky a někdy ještě dále podél vlastní osy, přičemž se může překlopit tam a zpět (částečně) dva až třikrát (Dabelsteen 1978). V tomto případě se pozorování v této práci shodují s původní studií.

Rozdílly se i zde najdou ve srovnání naměřených veličin týkajících se VD. Opět, standardizujeme-li samčí rozpětí jako jednotku odpovídající 80 cm, výška, kterou samec ztratí ve VD, se pohybuje mezi 1,78 a 16,91 m, s průměrem $7,70 \pm 2,39$ m, tedy $9,62 \pm 2,99$ rozpětí ($n = 226$).

Dabelsteen pozoroval rozptyl pouze mezi 1 a 10 m a průměr z jeho měření byl $4,11 \pm 1,63$ m ($n = 85$). Grønstøl (1996) dokonce popisuje, že samec padá pouze z výšky 4–7 metrů, což zcela jistě neodpovídá mnou měřeným hodnotám.

I ve VD to tedy vypadá, že mezipopulační rozdíly jsou značné. Průměr mých výsledků přesahuje dvojnásobek průměru, který uvádí Dabelsteen. Větší výška pádu v rámci VD v prostředí České republiky by mohla mít příčinu opět v nižší hustotě čejčí populace oproti populacím v Norsku a Dánsku studovaných Grønstølem a Dabelsteensem. Např. Grønstøl (1996) založil svoji studii na pozorování jediné, ač velké kolonie, kde byla samčí teritoria v bezprostředním sousedství na jediném poli. V případě, že samice naráz vybíraly z většího množství samců, na které mohlo být dobře vidět z jednoho místa, samci nemuseli vylétat do takové výšky, aby upoutali samičí pozornost. V ČR větší výška může sloužit jako signál dobře patrný z větší vzdálenosti a z okolních polí, když zde čejky hnízdí spíše řídce s teritorií rozprostřenými po širším okolí. Na to lze použít argument, že v Norsku, jsou-li čejky ve větší hustotě, je konkurence mezi samci o to intenzivnější a mají-li potenciál dovádět prvky jako VD do extrémnějších hodnot, zřejmě by to měli dělat v rámci zvýšení své potenciální konkurenceschopnosti založené na těchto signálech. To by ale platilo pouze v případě, že by výška pádu ve VD byla skutečně signálem pro samice vypovídajícím o samčí kvalitě. To však Grønstøl (1996) ve své studii nepotvrdil a neodpovídá to ani našim výsledkům. Výška VD může skutečně sloužit jen jako signál s funkcí upoutat pozornost samic (nikoli významně ovlivnit jejich výběr) a může záviset na tom, z jaké dálky chce, případně musí samec pozornost samic upoutávat. Čím řidší populace nebo členitější terén, tím potenciálně vyšší VD. Pro potvrzení této možnosti ovšem chybí data.

Kromě toho je patrné, že jak šíře rozmezí, tak průměrná hodnota výšky poklesu ve VD je menší, než výška vystoupaná v A. To je vidět i z hodnot uvedených Dabelsteensem (1978). Přesně tato zákonitost byla pozorována i v terénu – v A samec nabral výšku, ale ve VD klesl obvykle o něco méně (za předpokladu kompletně provedené sekvence A-HF-VD). Částečně možná i díky pozorovanému postupnému poklesu během HF, který však Dabelsteen nezmiňuje.

„Piruetu“ na začátku VD se může také značně lišit mezi jedinci. Od v zásadě žádné či pouhého přetočení na bok, po přetočení kompletně zády k zemi, až po, alespoň zde ve výjimečných případech, úplné protočení kolem vlastní osy o 360° . Oba extrémní případy jsem pozorovala opravdu vzácně. Z 229 záznamů se pouze jedenkrát samec vrhnul do VD bez piruety a jen třikrát se protočil o 360° . Přetočení na bok bylo výrazně častější – 18,78 % případů, přetočení na záda a zpět bylo pozorováno v 37,99 % případů a nejčastější bylo neúplné přetočení, tedy skoro na záda. Tento typ piruety byl zaznamenán v 41,48 % případů. Pro srovnání četnosti jednotlivých typů piruet bohužel Dabelsteen tyto údaje neuvádí.

Po skončení střemhlavého pádu se samec vyrovná horizontálně a zvolna začne mávat křídly, než po několika metrech často ještě pozvolného klesání přejde do AF, výjimečně přistane.

Během VD by se samec také měl ozvat motivem 3, který uzavírá celou frázi (Dabelsteen 1978). To odpovídá mým pozorováním, ovšem přinejmenším v některých případech se zdálo (bez přesného měření), že až s VD začal motiv 2, motiv 1 někdy těsně před VD. Jak jsem ale již podotkla výše, vzdálenost pozorování a poslechu volání mohla tento dojem značně zkreslit. Bylo by třeba přesnějších měření.

Stejně jako A, i VD samec obvykle provádí na několika málo oblíbených místech. I v tomto ohledu je možné pozorovat jakousi individuální strategii, na jejímž základě by mělo být možno později samce rozeznat bez nutnosti dobře vidět jeho kresbu v opeření.

Víceméně pevnou lokací A a VD je pak dána i alespoň přibližná oblíbená trasa celého toku konkrétního samce. Obvykle ale nelétá vždy úplně stejně nebo pouze jedním směrem. Dabelsteen potvrzuje, že i AF probíhá po oblíbené trajektorii.

4.3. Samičí volba a signální funkce svatebního letu

Jak bylo popsáno výše, z naměřených výsledků je patrné, že mezi samci se vyskytuje značná variabilita, co se týče svatebních letů. Z testů na opakovatelnost projevů také jasně vyplynulo, že tokající samci se při opakovaných záznamech svatebního letu chovají ve všech aspektech podobněji sobě než ostatním. Jejich projevy jsou tedy víceméně konzistentní a samice si, byť z krátkého pozorování toku, mohou udělat jasný obrázek o kvalitě samce, alespoň co se týče jeho manévrovacích schopností. A na základě toho se rozhodnout – atributy svatebních letů se ukázaly být nejspolehlivějším prediktorem samčí polygynie v této studii.

Při pozorování v terénu jsem se zaměřila i na jiné vlastnosti samců jako na jejich ornamentaci (velmi okrajově), polohu teritoria v rámci kolonie nebo bylo-li solitérní a přítomnost mokřiny v teritoriu. Jediným možným, avšak ne zásadním (nesignifikantním) prediktorem polygynie se ukázala být poloha teritoria. Samice se tedy s největší pravděpodobností řídí jinými vlastnostmi, z nichž nasnadě jsou právě samčí letecké schopnosti předvedené v průběhu svatebního letu. Případně vypovídají i o zkušenostech či věku samce, který ani nemusí být směrodatný, ale může souviset s jeho leteckými manévry (Montgomerie & Weatherhead 1988).

Tomu nasvědčuje i předpoklad, že u druhů, kde se samec nepodílí velmi významnou měrou na vyvedení mláďat, se samice mohou spíše než jeho ochotou a rodičovskými schopnostmi řídit jinými znaky, které jim přinesou benefity. Čejčí samci se obvykle více než samice podílejí na odhánění predátorů a obraně teritoria před konkurenty (Montgomerie & Weatherhead 1988; Hegyi & Sasváry 1998; Kis et al. 2000; Kis 2003). Samice tedy mohou u samců hledat kvality právě v těchto vlastnostech, které jsou demonstrovány právě složitým svatebním letem (Dabelsteen 1978; Grønstøl 1996). To může souviset také s hypotézou sexy synů (Weatherhead & Robertson 1979), kdy atraktivní

samec bude žádanější, protože může předat své geny určující jeho letecké schopnosti do další generace a zvýšit tak v budoucnu fitness samice, bez ohledu na to, vstoupí-li s kvalitním samcem do monogamního či polygynního svazku.

Schopnost předvést kvalitní svatební let navíc musí být čestným signálem, neboť tento let je technicky a energeticky náročný a není tedy možné ho zfalšovat (Zahavi 1977). Samice ho pak mohou využít jako spolehlivou demonstraci samčích schopností.

4.3.1. Prediktory samčí kvality

Veličiny naměřené v konkrétních, zřejmě technicky a energeticky nejnáročnějších částech toku (AF, A a VD), byly testovány pro souvislost se schopností samce získat partnerku; získat více než jednu; pořídit si dvě hnízda a s načasováním hnízdění.

Nebyl prokázán vztah mezi kvalitou svatebního letu a schopností samce získat samici. Jinými slovy, i samci bez partnerky mohou být dobrými letci a i špatní letci se mohou stát monogamními.

Průkazně ale vyšel vztah kvality letu se schopností samce vstoupit do polygynního svazku a s raným začátkem hnízdění. Marginálně neprůkazně i se schopností založit dvě hnízda, což není překvapivé, vezmeme-li v úvahu, že většina (z měřeného vzorku všichni až na jednu výjimku) polygynních samců měla také dvě hnízda. Konkrétní naměřené veličiny, které s těmito faktory souvisely, se týkaly kvality piruety ve „Vertical Dive“ a také rychlosti úderů křídel, délky trvání a počtu překlopení v „Alternating Flight“. A sice čím lepší pirueta ve VD a větší rychlost úderů křídel v AF, tím časnější hnízdění (což, jak předpokládáme, svědčí o kvalitě nebo žádanosti samců, když se u nich samice usadily brzy a mohly tak začít brzy snášet). Dále čím méně překlopení během AF, tím větší pravděpodobnost, že samec bude preferován samicemi a vytvoří polygynní svazek. Ještě nápadněji pak polygynie korelovala s překlopeními v AF, byla-li zahrnuta i časová jednotka – tedy pravděpodobnost polygynie mírně rostla s délkou samcova AF. Což není překvapivé, jinak by mohlo z výsledků vyplývat, že čím kratší tok, tím méně překlopení v AF. Proč by se pak samci měli vůbec snažit demonstrovat tuto část toku po delší časové úseky v případě, že by stačilo ukázat velmi krátký AF s malým počtem překlopení?

Nejpřesvědčivější výsledek pak ukázaly obě tyto veličiny dohromady. Aneb samec je tím atraktivnější pro samice, čím delší časový úsek (průměrně) uběhne mezi jeho jednotlivými překlopeními v AF. Tedy čím déle vydrží letět přetočen skoro do vertikální roviny na jedné straně, než se překlopí a strany vystřídá, tím větší pravděpodobnost, že dosáhne polygynie. Zářným příkladem tohoto byl samec Albín, který nezřídka opsal celou kruhovitou dráhu při AF, než se otočil na druhou stranu a začal opisovat nový kruh v opačném směru. Albín měl ze všech 24 pozorovaných samců navíc nejčasnější snůšku a k tomu už z počátku hnízdní sezóny bylo jeho teritorium obsazeno dvěma

samicemi. Zejména u něj pak byl popsán vztah velmi nápadný, ale celkový trend jasně vychází, i když byl Albín ze statistického výpočtu vynechán.

4.3.2. Signální funkce „Alternating Flight“ a jeho parametrů

Alternating Flight je část toku, která je zřejmě směrodatná pro určení atraktivity samce. Jde pravděpodobně o ritualizované pronásledování s možnými výpady, které se též podobají agresivním útokům na jiné samce, případně predátory. Navíc AF tvoří přibližně 60 % svatebního letu (Dabelsteen 1978), což dále zdůrazňuje jeho význam.

Podle Grønstøla (1996) byl průměrný úhel náklonu, pod kterým samci létají v AF $52,3^\circ \pm 13,36^\circ$. Toto měření nebylo součástí naší studie, a tak nemůžeme potvrdit Grønstølův výsledek, že tento úhel, který může dosahovat až 85° – 90° hraje roli v samičím výběru.

Z Grønstølových (1996) předpokladů, že kvalitnější samci by se měli prozradit častějším a delším tokem, překlápěním se pod větším úhlem jednak v AF, ale též na začátku VD (v piruetě) a větší rychlostí vyvinutou ve VD, byl potvrzen pouze předpoklad o AF – tedy překlápění se pod větším úhlem znamenalo větší pravděpodobnost polygynie (nebyla nalezena souvislost s dalšími částmi toku). Grønstøl dále potvrzuje, že svatební lety jsou pro samice důležitějším indikátorem kvality než velikost teritoria a množství potravy v něm, ačkoli obě tyto veličiny s kvalitou toku do určité míry korelují.

Přestože v této ani Grønstølově práci (1996) nebyla měřena energetická spotřeba při určitých typech letu, je rozumné domnívat se, že naše výsledky – pirueta, rychlost a delší doba mezi jednotlivými překlopeními v AF – a Grønstølův úhel překlopení musejí být energeticky i technicky náročné. Oba parametry AF spolu také jistě souvisejí. Čím vyšší úhel náklonu, tím větší rozdíl mezi amplitudou úderů obou křídel a tím také náročnější udržení tohoto úhlu. Proto je nutná větší rychlost k udržení větší inklinace a horní křídlo musí vyvinout větší sílu (Grønstøl 1996; Dabelsteen 1978). Tato vyšší rychlost, potažmo že rychlejší, prudší let také souvisí s kvalitou samce, potvrzuje náš výsledek, že čím rychlejší máchnutí křídly v AF, tím větší pravděpodobnost časnějšího hnízdění (korelace s pravděpodobností dosažení polygynie nebyla prokázána). Rychlejší údery křídly ukazují na vyšší rychlost letu, která může sloužit k lepšímu udržení stability v náklonu, ve kterém se v důsledku samec může udržet déle mezi jednotlivými překlopeními a sklidit o to větší úspěch u samic.

Dále můžeme říct, že čím delší doba, po kterou samec udrží tento vysoký náklon (přestože nebyl měřen úhel), tím větší technická náročnost a celková zátěž. Technická náročnost z toho důvodu, že asymetrické mávání křídel nutné k udržení konstantního náklonu nemůže být snadné – myšleno v poměru k jiným typům letu, kdy jsou údery křídel symetrické – a lze předpokládat, že s časem stráveným v letu na jednom boku náročnost stoupá. Navíc, jak popsal Dabelsteen (1978),

přetočí-li se samec ve vertikální rovině moc – překročí-li úhel 90°, ztratí v tomto letu stabilitu, což vede okamžitě k tomu, že spadne do jednoho z typů výpadů typických pro AF. Samice se pak mohou řídit podle toho, jak precizně samec ovládá obě křídla – tudíž pod jak velkým úhlem si troufne letět a jak dlouho to vydrží bez ztráty rovnováhy a nutnosti udělat výpad nebo se překlopit na druhou stranu.

Jak bylo zmíněno, při asymetrických úderech křídel je každé z nich jinak zatěžkááno. Délka letu AF mezi jednotlivými překlopeními pak může kromě precizní kontroly a technické zdatnosti svědčit i o síle samčích křídel. Jako srovnatelný příklad bych uvedla lidskou činnost – konkrétně posilování typu, kdy je nejdřív (například při zvedání činek) zatěžkáána pouze jedna strana (paže), tak dlouho, dokud si dotyčný nepotřebuje na tuto stranu odpočinout a neposiluje druhou. Větší počet opakování, v případě čejek máchnutí křídlem, pak musí svědčit o výdrži a o síle – pro slabší samce bude navíc každé jednotlivé máchnutí větší zátěží než pro samce silnější. Vyšší rychlost letu pak také musí být energeticky náročnější a svědčí nejen o schopnosti samce udržet daný úhel náklonu, ale také o jeho fyzické zdatnosti a vytrvalosti. Navíc rychlost letu AF může způsobit, že zahnutá dráha tohoto letu nápadnější či rozpoznatelnější pro samice, zejména střídá-li samec strany překlopením spíše zřídka. Toto bylo dobře pozorováno na příkladu Albína.

Je-li tato úvaha správná, je rozumné předpokládat, že samice považují tyto indicie z AF za čestné signály fyzické zdatnosti samce a jeho schopnosti jemné kontroly při manévrování.

Samotné zbarvení samce – černé svrchu, kontrastně bíločerné zesponu – může dále usnadňovat samicím percepci a posuzování, jak dlouho se samec drží na jednom boku. Překlápění je díky odlišnému zbarvení spodiny a vrchní strany křídel nápadné i na relativně velkou vzdálenost či za zhoršení optických podmínek (Dabelsteen 1978).

AF, jak bylo zmíněno, je ritualizovaným typem letu, představujícím agresivní let, který může být směřovaný jak na další samce, tak na predátory. Samice tak podle něho může usuzovat na samčí konkurenceschopnost a na to, jak dobře samec zvládne udržet potenciální budoucí hnízdo v bezpečí. Schopnost jemného manévrování a synchronizace křídel se teoreticky také může zlepšovat učním s věkem, tudíž by to odpovídalo domněnce, že starší samci jsou žádanější. Zároveň do určité míry může jít i o genetické předpoklady. Samice mohou stát o kvalitní geny atraktivních samců, které předají do další generace, tudíž jejich potomstvo bude životaschopnější (hypotéza dobrých genů; Kokko et al. 2002). Zároveň, co se týká synů, mohou být opět atraktivnější pro samice a úspěšnější ve shánění partnerek (hypotéza sexy synů; Weatherhead & Robertson 1979).

4.3.3. „Vertical Dive“ a akustické signály

Je zajímavé, že oproti očekáváním nevyšla žádná souvislost mezi polygynií a výškou, ze které samec padal při VD, která by mohla poukazovat na to, jak dobře je samec schopný manévrovat při útoku na predátora (předpoklad je, že VD značí útok na predátora na zemi; Grønstøl 1996) či jak velkou rychlost je schopen vyvinout při podobném útoku – což zvyšuje jednak efektivitu, ale také riziko (Sordahl 1990). Nic sice nenasvědčuje tomu, že by se touto vlastností samice musely řídit při výběru partnera, pak ale zůstává otázkou, proč vůbec VD a s ním související A (jehož funkce může být pouze příprava na VD, případně může sloužit k dosažení pozice, ze které bude nejlépe slyšet čejčí volání; Dabelsteen 1978) je součástí toku, nemá-li žádnou průkaznou funkci v samičí volbě a když jistě vyžaduje jisté manévrovací schopnosti samce a vylétnutí do výšky musí stát energii.

Jedinou charakteristikou VD zjevně ovlivňující samčí atraktivitu pro samice byla kvalita provedení piruety. Odhalený trend ukazuje, že čím větší úhel překlopení při piruetě, tím dříve začal samec hnízdit, tedy byl pro samice atraktivnější. Dobře si vedli samci přetáčející se častěji až na záda, neúspěšnější byly výjimky, kdy se samec při piruetě protočil kolem vlastní osy, místo aby se otočil například na záda a vrátil se stejnou drahou zpět. Popsaná vyšší složitost piruety je opět jistě technicky i energeticky náročnější na provedení.

Naše výsledky tak ukazují, že možná nejpravděpodobnější úlohou celé sekvence letů A-HF-VD je přivést samce do vhodné pozice na předvedení piruety, která opět může svědčit o jeho manévrovacích schopnostech, podobně jako AF.

Jinou další funkcí sekvence A-HF-VD může být například signál pro jiné samce, kterým například demonstrují svoji kondici a schopnost útočit.

Vokalizace během této sekvence pak může mít za cíl upoutat pozornost samic, případně i samců. Hlasový projev začíná obvykle na konci A, pokračuje přes HF a končí s piruetou (Dabelsteen 1978), díky čemuž mají další přítomné čejky od započetí volání dostatek času vzhlednout a stihnou pozorovat piruetu. Jak samotné hlasové projevy souvisí s hodnocením samců samicemi, nebylo zjišťováno.

Z našich výsledků vyplývá, že provedení AF je pro samice důležitější než pirueta. Proč se tedy samec neozývá během něho? Vzhledem k tomu, že by se měl snažit usilovat o co největší prudkost a délku AF, který je bezesporu energeticky náročný, zřejmě není v jeho silách zároveň hlasitě vokalizovat. Během AF samec upoutává pozornost zejména překlápěním se ze strany na stranu, kdy využívá svého kontrastního černobílého zbarvení a nápadné prudkosti letu. Stále se jedná ale jen o optický signál, který nemusí fungovat za určitých okolností – na velkou vzdálenost, za zhoršené viditelnosti, za překážkou nebo i je-li příjemce otočen jiným směrem. Akustický signál by přinesl výhodu. Z důvodu, že volání by mohlo být velmi náročné a především jednorázové, zatímco AF

probíhá delší dobu a samci by se měli snažit demonstrovat délku tohoto letu, se mohl vyvinout další signál, a sice mechanické hučení „humming“, které samci vydávají svými letkami právě při AF (Dabelsteen 1978). Nejde o zvuk tak hlasitý jako fráze používaná při VD, ale trvá po celou dobu letu samce. Navíc fráze kolem piruety ve VD může sloužit jako jednorázové upozornění na jejího původce, který je tu dobu vysoko a dobře viditelný. Jakmile mu ostatní čejky v tu chvíli začnou věnovat pozornost, ihned po VD se pustí do AF, jehož charakteristiky jsou zřejmě hlavním cílem pozornosti samic.

Také není vyloučeno, že samotná nápadnost toku, i v souvislosti s dobře slyšitelným akustickým projevem, může fungovat na principu handicapu (Zahavi 1975; Grafen 1990). Samec svojí nápadností totiž podstupuje riziko detekce predátorem (Sordahl 1990; Larsen & Moldsvor 1992). Nápadnost jeho projevu je pak sama o sobě v podstatě čestným signálem kvality, v tomto případě určené ochotou riskovat.

4.4. „Polygyny Threshold“ model a kompetice o samčí rodičovskou péči

V této práci nebyla věnována pozornost přímo procesu párování samců a samic. Bylo by zajímavé konfrontovat chování ptáků v kontextu teorie „Polygyny Threshold Model“ (Heisler 1980; Byrkjedal et al. 1997) nebo hypotézy o kompetici o samčí rodičovskou péči („Competition for male parental care hypothesis“/“Investment-guarding hypothesis“; Yasukawa & Searcy 1982; Slagsvold 1993; Slagsvold & Lifjeld 1994).

Z nasbíraných dat je možno podat pouze nepřímé důkazy. Například jedním z předpokladů „Polygyny Threshold“ modelu je, že kvalitnější, tedy potenciálně či později polygamní samci, by měli získat první partnerky dříve než samci monogamní, a stejně tak by se nejčasnější snůšky měly objevit právě v jejich teritoriích. Sekundární samice by pak měly mít srovnatelnou hnízdní úspěšnost se samicemi monogamními a v teritoriích se usadit přibližně ve stejnou dobu, ale se zpožděním po samicích primárních (Grønstøl et al. 2003; Grønstøl et al. 2013). V rozporu s prvně zmíněným předpokladem však z dohledaných snůšek monogamních a polygynních samců v této studii vyplývá, že polovina samců s nejčasnějšími (tj. březnovými) snůškami byla monogamní. Jedna březnová snůška pak dokonce patřila i sekundární samici dle této studie zřejmě nejatraktivnějšího samce. (březnové snůšky polygynních samců: 20. 3., 2x 27. 3. a 2x 29. 3. – jedna z nich je už sekundární snůškou prvního polygynního samce; monogamních: 2x 26. 3., 27. 3. a 28. 3. – tab. 2). Doba snášení monogamních a sekundárních samic se ovšem víceméně překrývá, stejně ale jako doba snášení primárních a monogamních. V datech snášení monogamních samic byl značný rozptyl.

Dále velikost harému by měla být podle stejného modelu pozitivně korelována s kvalitou, potažmo velikostí teritoria (Orians 1969; Weatherhead & Robertson 1979). Naše data nepotvrdila

signifikantní souvislost mezi polygynií a vlastnostmi teritoria, podobně jako některé další studie (Grønstøl 1996; Byrkjedal et al. 1997; Grønstøl et al. 2003). Přesto byl ale odhalen trend k přednostnímu obsazování teritorií blíže k centru kolonie, zřejmě ale méně důležitý než trend vybírat podle kvalit samců samotných. V případě platnosti hypotézy, že některé kvality jsou u všech teritorií srovnatelné (Grønstøl 1996; Byrkjedal et al. 1997), samice by na ně (např. na množství potravy) nemusely brát zřetel a vybírat samce čistě podle jeho individuálních kvalit – např. charakteristik toku.

Co se týče hypotézy o kompetici o samčí rodičovskou péči, jedním z jejích z předpokladů je, že sekundární samice začínají snášet až se zpožděním oproti primárním a monogamním (Slagsvold & Lifjeld 1994), jak bylo popsáno např. ve studii Grønstøl et al. (2003). Naše data odpovídají tomu, že nejsou velké rozdíly v datu snášení primárních a monogamních samic, avšak sekundární samice celkově začínají hnízdit spíše později než primární samice, jak by odpovídalo zmíněné hypotéze. Ale díky značné variabilitě monogamních samic (kterou pozoroval i Grønstøl et al. 2003) se od nich sekundární výrazně neliší. Jinými slovy v době, kdy pravděpodobně přilétaly potenciálně sekundární samice a vybíraly si samce, značná část teritorií ještě nebyla obsazena a tyto samice se tedy mohly stát monogamními či sekundárními. Bohužel bez proznačené populace již na začátku sezóny je obtížné posoudit, který stav samice preferovaly.

4.5. Další možné ukazatele samčí atraktivity

4.5.1. Věk a ornamentace

U čejek se ukazuje, že starší samci bývají úspěšnější při shánění partnerek a v úspěšnosti hnízdění (Parish et al. 1997; Parish & Coulson 1998; Parish et al. 2001; Lislevand et al. 2009). V této studii věk nebyl žádným způsobem měřen ani odhadován, avšak někteří z pozorovaných samců (konkrétně Radek, Tristan, Vráťa) by mohli odpovídat tomuto modelu mladých ptáků, kteří si sice obhájí teritorium, ale neseženou partnerku a lokalitu proto předčasně opustí. Všichni tři teritorium obhájili a tokali. Jejich teritoria byla navíc (u prvních dvou zmíněných) potenciálně atraktivní, jak zmiňují studie Berg et al. (1992) a Berg (1993), protože obsahovala velkou mokřinu, která obecně může znamenat dobrou potravní nabídku. Větší teritoria pak mohou mít větší pravděpodobnost nejen toho, že se v nich usadí samice, ale i větší šanci na polygynní svazek (Berg 1993). Třetí samec, Vráťa, nebyl poblíž mokřiny a na rozdíl od předchozích dvou neměl teritorium umístěné samostatně, ale ve větší blízkosti jiných samců, spíše ale na okraji pole. Samotná kvalita teritoria ovšem zřejmě nebyla příčinou jeho neúspěchu, neboť po jeho předčasném odletu z pole se ve stejném teritoriu usadil jiný samec (Řehoř), který získal samici a zahnízdl, přestože již pokročila sezóna. Příčina toho, že Radek, Tristan a Vráťa zůstali nezadaní, tak zjevně nebude spočívat v teritoriu a okolnostech, ale skutečně

nejspíš v kvalitativních vlastnostech samce samotného (Grønstøl 1996; Byrkjedal et al. 1997), potenciálně v jeho zkušenostech a schopnosti zabezpečit hladký průběh hnízdění (na rozdíl třeba od předpokladů hypotézy sexy synů; Weatherhead & Robertson 1979).

Otázkou je, podle čeho by samice mohla poznat, že se nejedná o mladého samce. Samci v této studii nebyli odchyceni ani značeni, tudíž jejich věk je neznámý. Jednou z možností, jak rozeznat mladé samce, by mohlo být podle znaků v opeření, jak bylo pozorováno například u poštolky pestré (Wiehn 1997). U čejky by znaky prozrazující nízký věk samce mohly být světlé pŕlměsíčky na křídelních krovkách, které se častěji než u samců vyskytují u samic nebo odrostlých mláďat, případně pak bílá skvrna na jednolitě černé hrudi. Ta je obecně opět spíše znakem samic a mláďat. Nicméně při pozorování samců se oba tyto znaky vyskytovaly v několika případech u samců s jednou, ale i se dvěma partnerkami, naopak u některých nezadaných samců chyběly. Dalším, tentokrát typicky samčím znakem, případně ukazujícím na staršího samce, by mohla být dlouhá chocholka. Ale opět přímá pozorování neodpovídají tomu, že by samci s patrně výrazně dlouhou chocholkou byli u samic úspěšnější. Na základě těchto pozorování lze soudit, že ani ornamenty na peří pravděpodobně nehrají zásadní roli v samičím výběru. V této práci však ornamentace nebyla kvantifikována, ve výsledku jde tedy jen o spekulace. Ke stejnému závěru však při pozorování čejek dospěl i tým vědců Schonert et al. (2014), kteří zároveň využili stejné znaky pro hodnocení kvality či kondice samce. Další a zejména experimentální výzkum by však mohl odhalit více.

Na rozdíl od samců by podle některých prací věk samic neměl mít velký vliv na hnízdní úspěšnost. Samice obvykle začínají hnízdit už ve druhém kalendářním roce svého života (Grønstøl 1997; Parish et al. 2001). Nemusí být častým jevem, že by tedy, podobně jako samci, vynechávaly hnízdní sezónu, ať už z vlastní vůle nebo kvůli neschopnosti sehnat si partnera. Rozdíly v kvalitě a zkušenostech s hnízděním se ale mohou s časem měnit a zkušenější samice mohou být úspěšnější (Blomqvist et al. 1997), ale i vybíravější. Je pravděpodobné, že nejen mezi samci, ale i v kvalitě samic existují velké rozdíly (Grønstøl et al. 2003). Méně zkušené samice mohou přilétat a párovat se později, například jako sekundární samice polygynních samců. Ačkoli nebyl pozorován velký rozdíl mezi datem hnízdění u primárních a monogamních samic, sekundární samice obvykle hnízdí později, což může být dáno právě i jejich kvalitou a zkušenostmi (Grønstøl et al. 2003). Podobná spojitost mezi věkem a větší úspěšností v hnízděním (konkrétně časnějším snášením a velikostí vajec) byla pozorována i u jiných prekociálních druhů ptáků, včetně vodouše rudonohého (*Tringa totanus*; Thompson & Hale 1991; Forslund & Larsson 1992; Pittet et al. 2012).

Jedním příkladem, který jsme pozorovali na polích v okolí Českých Budějovic, byla sekundární samice samce pojmenovaného Evžen. Evžen se se samicí pářil, dvořil se jí a hrabal hnízdní kotlinky v místech, kde se pohybovala i tak, aby na něj viděla. Samice si dokonce zvolila hnízdní kotlinku,

kteřou nakonec sama pomáhala vyhrabat, a to 3. dubna. Nebylo zjištěno, zdali nakonec vůbec začala snášet, ale i kdyby, hnízdění nemělo dlouhého trvání, po stavění hnízdo nebylo víckrát pozorováno. Každopádně v následujících týdnech se samice v teritoriu stále vyskytovala, ale o hnízdění neprojevovala žádný zjevný zájem. Ještě 18. dubna se s ní Evžen pářil. Kromě toho bez ustání hrabal další a další hnízdní kotlinky. Po nějaké době samice z teritoria zmizela a Evžen začal kolem 25. dubna opět intenzivně tokat. Toto pozorování nasvědčuje tomu, že Evžen byl připraven a snažil se vytvořit vhodné podmínky pro snášení této samice, ona však později již neprojevovala zájem, což by hypoteticky mohlo být způsobeno její nezkušeností. Soudě i podle obnovení svatebních letů a průběžného hrabání důlků, Evžen se o druhé hnízdění pokoušel – důvodem neúspěchu byla spíše zmíněná samice.

4.5.2. Teritorium

Výsledky této studie ukazují, že, oproti předpokladům studií Berg et al. (1992) a Berg (1993), mokřina v teritoriu nebo alespoň na lokalitě neměla na rozhodnutí samic žádný vliv. Zmíněné studie nastiňují teorii, že mokřina (a s ní částečně spojená velikost teritoria) je důležitá z hlediska větší hustoty a nabídky potravy, která by měla být pro samice atraktivní, neboť by usnadnila zdárné vyvedení mláďat. Několik jiných autorů je ovšem toho názoru, že vlastnosti teritoria, včetně potravní nabídky, nejsou pro samice rozhodujícím kritériem výběru (Hedrick 1988; Grønstøl 1996, Byrkjedal et al. 1997; Šálek 2005), jak odpovídá i našim výsledkům. Důvodem by mohl být dostatek potravy ve všech teritoriích, jak předpokládá Grønstøl (1996) a Byrkjedal et al. (1997), přestože oba autoři vycházejí z poměrů v norské populaci čejek a tento jejich závěr nemusí být široce zobecnitelný. Podle pozorování Byrkjedala et al. (2013) samice mohou na začátku sezóny obléhat teritoria a hodnotit samce pozorováním a zároveň se ujistovat o dostatku potravy v teritoriu krměním se. To by znamenalo, že potravní nabídka důležitá je, ale kdyby měla všechna teritoria potravy skutečně dostatek, nemusí se samice nakonec řídit tím, jak velký je její nadbytek, pokud množství přesahuje určitou minimální hranici, nad kterou je teritorium vhodné, případně atraktivní. Stejně tak výsledky naší studie odpovídají této teorii, že samice sice mohou brát v potaz některé vlastnosti teritoria, primárně se řídí kvalitou samců.

Přestože blízkost mokřiny neovlivnila v naší práci samičí volbu, další hodnocená vlastnost teritorií, a sice kolonialita, respektive relativní umístění teritoria vzhledem ke kolonii, ano. Vztah koloniality a polygynie nebyl signifikantní, ale objevuje se určitý trend preference samic pro teritoria umístěná v centru kolonie, případně alespoň na jejím okraji, zatímco nejhůře si stála teritoria solitérní, bez blízkých sousedů. Preference pro hnízdění v centru kolonie je logická, neb centrální teritoria jsou jednoduše umístěna dále od okrajů polí a možných odsedávek ptačích predátorů, jednak

bývají obklopena teritorii čejčích sousedů, kteří se mohou podílet na včasném odhalení predátorů (Elliot 1985b; Walters 1990) i jejich následném odhánění a učinit tak stanoviště bezpečnějším (viz Elliot 1985a,b; Berg et al. 1992; Larsen et al. 1996; Kis et al. 2000; Šálek & Šmilauer 2002 a Seymour et al. 2003).

Existují ovšem i výjimky z tohoto pravidla. Jako příklad uvedu Juru, který byl polygynním samcem hnízdícím ovšem zcela soliterně, bez dalších čejek na lokalitě a v okolí. Soliterně hnízdící samec je, co se týče antipredačního chování, odkázán sám na sebe (případně na pomoc svých partnerek). To je jistě nevýhoda, která by mohla samice odradit. Tak tomu ale nebylo. Jak píše Kis (2003), při menší hustotě hnízd rezidentní samec útočí na predátora intenzivněji, protože musí kompenzovat nedostatek pomocníků. Je tedy možné, že, jedná-li se o velmi kvalitního samce účinně demonstrujícího své letecké schopnosti, samice se neřídí toliko umístěním teritoria, ale berou v potaz zejména kvality samce, jak potvrzuje Grønstøl (1996) i celkové výsledky této práce.

Pozice teritoria vzhledem ke kolonii přitom nekoreluje s atraktivitou toku jejich vlastníka. Jinými slovy, samec s dobrými leteckými schopnostmi nutně nevyhledává nebo neobhájí nejkvalitnější teritorium. Svatební lety jsou tedy pravděpodobně signálem pro samice, ale ne pro ostatní samce – protože zjevně nejsou prostředkem k obhájení lepšího teritoria. Spíše se tedy zdá, že vzdušná akrobacie ani samicím tolik nesignalizuje potenciální efektivitu útoků na statní samce, jako jejich schopnost odhánět predátory. Tento výsledek je ovšem v rozporu s prací Grønstøla (1996), který uvádí, že samci s atraktivními prvky toku obsazují teritoria s lepší potravní nabídkou a jen marginálně nesignifikantně teritoria o větší rozloze.

Uvážíme-li výsledky naší práce a budeme-li předpokládat, že atributy svatebního toku nemají velký vliv na kompetici mezi samci, mohou ustavovat svá teritoria spíše na základě vyloženě agresivních střetů. Vzdušné souboje (které se příliš nepodobají svatebním letům) a vzájemné nálety samců zejména na hranicích teritorií jsou dosti běžným jevem. Kromě agresivní motivace některých částí toku může být příčinou, proč po vzdušném souboji samci pokračují svatebním letem, například i to, že chtějí upoutat pozornost samic a demonstrovat svoji ochotu pouštět se do agresivních střetů nebo i to, že po souboji mají stále dostatek energie pro předvedení svatebního letu.

Jeden příklad potvrzující potenciální nedůležitost teritoria pro samičí volbu byl pozorován v roce 2014 na poli, kde samec Arnold hnízdil se svoji partnerkou, která ovšem snůšku opustila po snesení prvního vejce. Tento samec nebyl polygynní. Po nějaké době pole, na kterém hnízdil, zvláčeli, což zvýšilo jeho atraktivitu pro větší množství samců. V teritoriu Arnolda se usadil Karel, který později se dvěma partnerkami inkuboval dvě hnízda. Arnold zřejmě díky neúspěšnému hnízdění z pole zmizel. Jeho monogamie (jako protiklad polygynie) tak zřejmě nebyla způsobena primárně

kvalitou teritoria. Alespoň za předpokladu, že válčováním pole se nezměnily důležité podmínky (jako jsou vlhkost a dostatek potravy), podle kterých by samice mohly kvalitu teritoria hodnotit.

4.6. Průběh hnízdní sezóny

4.6.1. Kopulace

Po usazení samic v teritoriích a během periody epigamního chování, včetně svatebních letů, přichází období páření. Pářením se může upevňovat pouto mezi samcem a samicí a samice se během sezóny může pářit asi 40–70x (Zöllner 2001). Ve frekventovaných kopulacích během inkubace lze však odůvodněně předpokládat i snahu samce o udržení paternity u všech potomků vylíhlých v jeho teritoriu. Samec se proto hojně páří se všemi svými samicemi (Šálek 2015). Během celé sezóny byl pozorován jen jediný případ (samce s označením „K3“) možné mimopárové kopulace (EPC). Samice, se kterou se pářil, nebyla jedna z jeho dvou pozorovaných dosavadních partnerek. Samec K3 však měl teritorium v relativně velké vzdálenosti od pozorovacího bodu a nebyl tudíž pozorován dostatečně často na to, aby domněnka o mimopárové kopulaci mohla být potvrzena. Dosud není otázka, jak časté jsou mimopárové kopulace (EPC) u čejky, spolehlivě zodpovězena. Zöllner (2001) po intenzivním a takřka nepřetržitým pozorování celkem stovky čejek v průběhu několika let žádnou mimopárovou kopulaci nepozoroval. Parish et al. (1997a) pak sice podávají zprávu o pozorování, ovšem pouhých dvou mimopárových kopulací u čejky, Šálek (2015) na Písecku pozoroval EPC rovněž pouze jednou. Existují ovšem také zprávy o tom, že až u 20 či 25 % čejčích snůšek se vyskytuje mimopárová paternita (EPP; Grønstøl et al. 2006; Augustin 2012). Pro přesnější údaje by bylo nutné delší pozorování zaměřené na sledování kopulací, nejlépe doplněné testy na EPP (mimopárovou paternitu), a to ideálně na několika populacích po více sezón, protože bylo dokumentováno, že EPP se může významně lišit i mezi populacemi stejného druhu nebo i ve stejné populaci v čase (Petrie & Kampenars 1998).

Kopulace byla při terénním pozorování mnohokrát pozorována náhodně, tj. bez údajů o tom, jaké chování jí předcházelo. V jiných případech, při sledování konkrétního samce jsem často zaznamenala, že kopulace proběhla na závěr svatebního letu, kdy samec dokončil poslední sekvenci AF a rovně, obvykle nízko, do metru nad zemí přelétl i několik desítek metrů za samicí, které rovnou přistál na záda a kopuloval. Samice přitom nejspíš musela samce pozorovat a očekávat jeho přilet, protože ke kopulaci byla nutná její spolupráce. Mimo páření přímo ze vzduchu bylo u některých samců pozorováno, že se pokoušeli o kopulaci zjevně i s cizími samicemi, které přistály například u mokřiny v jeho teritoriu. Tyto pokusy byly ovšem často neúspěšné, neboť samice utekly, případně ulétly, byl-li samec neoblomný. Jiným případem byly kopulace po tom, co samec vstal po inkubaci z hnízda. Toto chování pozoroval i Šálek (2015) a vysvětluje ho teorií, že samec neměl samici po dobu

své inkubace pod kontrolou a kopulací tak mohl zabránit EPP. Stejný důvod by mohl vysvětlit situace, kdy se samec páří se samicí bezprostředně po svatebním letu, při němž také nemohl samicí sledovat. Hypotézou, kterou lze použít univerzálně pro všechny situace, je již zmíněné upevňování svazku mezi partnery. Případně by mohlo páření sloužit jako stimulující podnět k vystřídání se partnerů v inkubaci. Časté páření může mít i pozitivní vliv na hnízdní úspěšnost (Zöllner 2001).

4.6.2. Hnízdění a epigamní chování

Obvykle po tom, co se usadí samice v teritoriu, ale zřejmě i předtím nebo i v průběhu sezóny u samců, kteří zůstali nespárovaní, dochází k hrabání důlků neboli hnízdních kotlinek. Toto chování je nápadně trhavými pohyby samce opřenému hrudí o zem a vykopávajícího za sebe půdu. Přitom má od sebe mírně roztažená křídla. Samotné hrabání je doprovázeno ještě několika dalšími typy zřejmě epigamního chování, které samci mohou předvádět před samicí, někdy ale i bez ní. Jde například o pobíhání nebo přeběhnutí k důlku v poloze s linií zad vyrovnanou horizontálně a o „kývání“, jak jsem toto chování co nejuvýstižněji nazvala. Samotné kývání jsem nenašla popsané nikde v literatuře, kromě zmínky Hudce a Šťastného (2005), kteří zmiňují různé pohupování, předklánění a komíhání ocasem, které vyúsťuje v hrabání hnízdní kotlinky.

Kývání, jak bylo pozorováno, obvykle probíhá před, v průběhu nebo po hrabání hnízdního důlku. Samec stojí poblíž či téměř nad důlkem, pohubuje zadní částí těla nahoru a při pohoupnutí obvykle i nadzvedne křídla (aniž by je otevíral) a urovná. Funkce tohoto chování není známa, o jeho významu zde mohu pouze spekulovat. Může se jednat například o komfortní chování, kdy samec dostává nečistoty od hrabání z peří. Může se také jednat do určité míry o projev „vzrušení“ spojený s hrabáním hnízda. Mohlo by jít i o snahu upoutat pozornost samice, aby si všimla, kde může vznikat nová hnízdní kotlinka. Hrabání samotné je svými trhavými pohyby sice nápadné, ovšem samec se drží při zemi a navíc v důlku, kývání proto může být patrnější na větší vzdálenost.

Že kývání může být určitým projevem vzrušení, jsem soudila také proto, že u čejších samců je možno pozorovat jiné chování s některými podobnými atributy. Mám na mysli nyní vyloženě vzrušeně vypadající pobíhání v okolí samice, například před pářením, kdy samec drží zadní část těla méně či více výrazně vystrčenou vzhůru. Ocas tak směřuje někdy přímo k obloze, hlava je spíše zatažená. Chůze v této poloze bývá často pomalá a rozvážná. Opět význam tohoto jevu mi není znám, dost možná se ale jedná o typ epigamního chování, kdy samec dává nějaký signál samicí (např. může chtít „prodat“ svoji velikost a tím pádem schopnost aktivně odhánět predátory nebo konkurující čejky). Zde jde ovšem opět pouze o spekulace kolem chování, na které nebyl brán při mých pozorováních hlavní zřetel a nebyl žádným způsobem testován.

Po vyhrabání několika důlků si samice vybere jednu hnízdní kotlinku, kterou pomáhá dostavět. Pro představu je zde možno uvést množství spočítaných důlků v jedné jihočeské kolonii, kde připadlo 136 důlků na 12 hnízd. Bývá-li v českých populacích třetina samců polygynních (a na poli tedy hnízdí osm samců), je možno říct, že jeden samec před zaházením vyhrabe cca 17 důlků (Šálek et al., ústní sdělení). Samici v době, kdy hrabala důlek, jsem pozorovala jen asi třikrát, vždy to ale bylo za přítomnosti samce, který v okolí například sháněl a směrem k hnízdu házel uschlá stébla případně jiný materiál na výstelku. Společné hrabání a stavění může opět upevňovat sociální pouto mezi samcem a samicí nebo být i jakýmsi rituálem před zahájením snášení.



Obr. 24: Inkubace. Na fotce je nápadná samice sedící na hnízdě Radúze.

Závěrem této práce lze říct, že individuální vlastnosti samce, nikoli charakteristiky teritoria jsou hlavním předmětem samičí volby. Samice se řídí některými částmi svatebního letu – piruetou před začátkem pádu ve „Vertical Dive“ a rychlostí letu, stejně jako délkou, počtem překlopení a průměrnou dobou mezi jednotlivými překlopeními v „Alternating Flight“. Samci se složitější piruetou, delším a rychlejším „Alternating Flight“ a delší dobou mezi překlopeními v tomto letu jsou úspěšnější u samic – s větší pravděpodobností dosahují polygynie, případně začnou hnízdit dříve.

5. Shrnutí

Čejka chocholátá je i přes značný úbytek v posledních desetiletích nejhojněji hnízdícím bahňákem České republiky. Soudobé studie ukazují, že 20–50 % samců uzavírá polygynní svazky. Samice nevstupují do těchto svazků z nedostatku jiných partnerů. Důvod, proč se samice usazují v samčím teritoriu jako sekundární partnerky, může ležet v kvalitě teritoria. Empirická data toto ale vesměs nepotvrzují. Předmětem samičí volby jsou spíše individuální vlastnosti samce. Zejména ty, které na začátku sezóny předvádějí při svatebních letech, jež jsou nápadné akrobatickými prvky, prudkostí, typickým zavoláním, ale také kontrastním zbarvením samců, které za letu využívají střídání černé a bílé barvy.

V této studii byli pozorováni čejčí samci na polích a pastvinách v okolí Českých Budějovic v letech 2014 a 2015. Pro 24 individuálně rozlišených samců byl určen počet partnerek a hnízd a z jejich svatebního letu byl pořízen videozáznam, ze kterého byly kvantifikovány vlastnosti vybraných náročných pasáží toku – konkrétně „Alternating Flight“, „Ascent“ a „Vertical Dive“.

Z 24 samců bylo 8 polygynních (33 %), konkrétně se dvěma samicemi, 13 monogamních a 3 samci zůstali bez partnerky. Výsledky naznačují preferenci samic pro teritoria v centru kolonie, ale vzdálenost teritoria od mokřiny (mokřina může být atraktivní kvůli potravě) není důležitá.

Z posouzení prvků toku vyplývá, že větší složitost piruety na začátku „Vertical Dive“ (VD), ale i rychlost úderů křídel při „Alternating Flight“ (AF) korelují s časnějším začátkem hnízdění – tedy jsou preferovány samicemi. I podle jiných parametrů je skutečně významným ukazatelem AF. Konkrétně pravděpodobnost dosažení polygynie pro samce mírně roste s délkou této pasáže a s klesajícím počtem překlopení z boku na bok, který samec v tomto letu předvádí. Jinými slovy, nejkvalitnější, neboli pro samice nejatraktivnější samci mají dlouhý AF a zejména velké průměrné rozestupy mezi jednotlivými překlopeními v rámci tohoto letu. Jedná se tak o zajímavé doplnění výsledku studie Grønstøla (1996), který zjistil, že polygynie souvisí s velikostí úhlu, pod kterým samec letí nakloněn v AF, než se překlopí na druhý bok.

Celkově schopnost letět ve velkém náklonu a po dlouhou dobu (což je usnadněno prudším letem a tedy rychlejšími údery křídel) vypovídá o dobré koordinaci samce a jeho schopnosti manévrovat, stejně jako o síle jeho křídel, které při tomto typu letu máchají asymetricky. AF je zřejmě ritualizovaným odháněním predátorů, případně soků. Kvalitním provedením samec tedy může signalizovat zejména svoji schopnost odhánět predátory od potenciálního hnízda. To může být atraktivní pro samice, v jejichž zájmu může být získat geny kvalitního samce pro své potomky, kteří tak budou lepšími letci s možnou větší životaschopností, nebo, co se týká synů, alespoň opět atraktivnější pro samice s potenciálem zajistit rodičům i sobě vyšší fitness.



6. Seznam použité literatury

- Andersson M. a Iwasa Y.** 1996: Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* 11(2): 53-58
- Augustin J.** 2012: Infidelity in birds – causes and consequences of extra-pair paternity. *PhD thesis*
- 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(3): 915-929
- Berg A.** 1993: Habitat selection by monogamous and polygamous Lapwings on farmland: The importance of foraging habitats and suitable nest sites. *Ardea* 81(2): 99-105
- Berg A., Lindberg T. a Källebrink K. G.** 1992: Hatching success of Lapwings on farmland: Differences between habitats and colonies of different sizes. *Journal of Animal Ecology* 61(2): 469-476
- Blomqvist D. a 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 Ecology* 25: 77-79
- Blomqvist D. a Johansson O. C.** 2000: A comment on successive clutches and breeding system in Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 142: 323
- Blomqvist D., Johansson O. C. a Göttmark F.** 1997: Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18-24
- Byrkjedal I., Grønstøl G. B., Lislevand T., Pedersen K. M., Sandvik H. a Stalheim S.** 1997: Mating systems and territory in Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 139: 129-137
- Byrkjedal I., Lislevand T. a Grønstøl G. B.** 2013: Rapid sampling of males and territories by female Northern Lapwing, *Vanellus vanellus*. *The Wilson Journal of Ornithology* 125(4): 809-811
- Cepák J., Klvaňa P., Škopek J., Schröpfer L., Jelínek M., Hořák D., Formánek J. a Zárybnický J.** 2008: Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. *Aventinum, Praha.*
- Clutton-Brock, T.H.** 1991: The Evolution of Parental Care. *Princeton University Press, Princeton.*
- Cramp S. a Simmons K. E. L.** (eds.) 1983: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 3. *Oxford University Press, Oxford.*
- Dabelsteen T.** 1978: Analysis of the song-flight of the Lapwing (*Vanellus vanellus* L.) with respect to causation, evolution and adaptations to signal function. *Behaviour* 66: 137-178
- Davies N. B. a Houston A. I.** 1986: Reproductive success of Dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. II. Conflicts of interest among breeding adults. *Journal of Animal Ecology* 55: 139-154

- Elliot R.** 1985a: The exclusion of avian predators from aggregations of nesting Lapwings (*Vanellus vanellus*). *Animal behaviour* 33: 308-314
- Elliot R.** 1985b: The effects of predation risk and group size on the anti-predator responses of nesting Lapwings *Vanellus vanellus*. *Behaviour* 92(1): 168-187
- Fletcher K., Warren P. a Baines D.** 2005: Impact of nest visits by human observers on hatching success in Lapwings *Vanellus vanellus*: a field experiment. *Bird Study* 52: 221-223
- Forslund P. a Larsson K.** 1992: Age-related reproductive success in the barnacle goose. *Journal of Animal Ecology* 61: 195-204
- Galbraith H.** 1987: Marking and visiting Lapwing *Vanellus vanellus* nests does not affect clutch survival. *Bird study* 34: 137-138
- Galbraith H.** 1988: Effects of agriculture on the breeding ecology of Lapwings *Vanellus vanellus*. *Journal of Applied Ecology* 25(2): 487-503
- Grafen A.** 1990: Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144: 517-546
- 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(3): 507-512
- Grønstøl G. B.** 2003: Mate-sharing costs in polygynous Northern Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis* 145: 203-211
- Grønstøl G. B. a Pedersen K. M.** 1997: Neighbour interference in Lapwing *Vanellus vanellus* nest defence. *Ornis Fennica* 74: 59-61
- Grønstøl G. B., Blomqvist D. a Wagner R. H.** 2006: The importance for genetic evidence in identifying intra-specific brood parasitism. *Journal of Avian Biology* 37(2): 197-199
- Grønstøl G. B., Byrkjedal I. a Øyvind F.** 2003: Predicting polygynous settlement while incorporating varying female competitive strength. *Behavioral Ecology* 14(2): 257-267
- Grønstøl G. B., Hafsmo J. E., Byrkjedal I. a Lislevand T.** 2013: Chick growth and survival in Northern Lapwing *Vanellus vanellus* indicate that secondary females do the best of a bad job. *Journal of Avian Biology* 44: 376-382
- Grønstøl G. B., Lislevand T. a Byrkjedal I.** 2014: Resident female Northern Lapwings *Vanellus vanellus* fight to exclude settlement by secondary females. *Ibis* 156: 461-465
- Hafsmo J. E., Byrkjedal I., Grønstøl G. B. a Lislevand T.** 2001: Simultaneous tetragyny in Northern Lapwing *Vanellus vanellus*. *Bird Study* 48: 124-125

- Hedenstöm A. a Møller A. P.** 1992: Morphological adaptations to song-flight in birds: a comparative study. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 247: 183-187
- Hedrick A. V.** 1988: Female choice and the heritability of attractive male traits: An empirical study. *The American Naturalist* 132(2): 267-276
- Hegyí Z. a Sasváry L.** 1998a: Parental condition and breeding effort in waders. *Journal of Animal Ecology* 67: 41-53
- Hegyí Z. a Sasváry L.** 1998b: Components of fitness in Lapwings *Vanellus vanellus* and Black-tailed Godwits *Limosa limosa* during the breeding season: Do female body mass and egg size matter? *Ardea* 86: 43-50
- Heisler L. I.** 1980: Offspring quality and the polygyny threshold: A new model for the „sexy son“ hypothesis. *The American Naturalist* 117(3): 316-328
- Henderson I. G., Wilson A. M., Steele D. a Vickery J. A.** 2002: Population estimates, trends and habitat associations of breeding Lapwing *Vanellus vanellus*, Curlew *Numenius arquata* and Snipe *Gallinago gallinago* in Northern Ireland in 1999. *Bird Study* 49: 17-25
- Hudec K. a Šťastný K.** (eds.) 2005: Fauna ČR. Ptáci 2/I. *Academia, Praha. II. vydání*
- Kampenaers B.** 1994: Polygyny in the Blue Tit: unbalanced sex ratio and female aggression restrict mate choice. *Animal Behaviour* 47: 943-957
- Kirkpartick M.** 1982: Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36: 1-12
- Kis J.** 2003: Parental behaviour of Kentish Plover and Northern Lapwing. *PhD thesis*
- Kis J., Liker A. a Székely T.** 2000: Nest defence of Lapwings: Observations and natural behaviour and an experiment. *Ardea* 88(2): 155-163
- Kokko H., Brooks R., McNamara J. M. a Houston A. I.** 2002: The sexual selection continuum. *The Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 269: 1331-1340
- Larsen T. a Moldsvor J.** 1992: Antipredator behavior and breeding associations of Bar-tailed Godwits and Whimbrels. *The Auk* 109(3): 601-608
- Larsen T., Sordahl T. A. a Byrkjedal I.** 1996: Factors related to aggressive nest protection behaviour: A comparative study of Holarctic waders. *Biological Journal of the Linnean Society* 4: 409-439
- Laven H.** 1941: Beobachtungen über Balz und Brut beim Kiebitz (*Vanellus vanellus*). *Journal für Ornithologie* 89: 1-64
- Liker A. a Székely T.** 1997: Aggression among female Lapwings, *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour* 54: 797-802

- Liker A. a Székely T.** 1999a: Mating pattern and mate choice in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ornis Hungarica* 8-9: 13-25.
- Liker A. a Székely T.** 1999b: Parental behaviour in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 141: 608-614
- Lislevand T., Byrkjedal I. a Grønstøl G. B.** 2009: Dispersal and age at first breeding in Norwegian Northern Lapwings (*Vanellus vanellus*). *Ornis Fennica* 86: 11-17
- Lislevand T., Byrkjedal I., Grønstøl G. B., Hafsmo J. E., Kallestad G. R. a Larsen V. A.** 2004: Incubation behaviour in Northern Lapwings: Nocturnal nest attentiveness and possible importance of individual breeding quality. *Ethology* 110: 177-192
- Martin T. E.** 1993a: Nest predation and nest sites. *BioScience* 43(8): 523-532
- Martin T. E.** 1993b: Nest predation among vegetation layers and habitat types: Revising the dogmas. *The American Naturalist* 41(6): 897-913
- Milsom T. P., Langton S. D., Parkin W. K., Peel S., Bishop J. D., Hart J. D. a Moore N. P.** 2000: Habitat models of bird species' distribution: an aid to the management of coastal grazing marshes. *Journal of Applied Ecology* 37(5): 706-727
- Møller A. P. a Jennions M. D.** 2001: How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften* 88: 401-415
- Montgomerie R. D. a Weatherhead P. J.** 1988: Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology* 63(2): 167-187
- Orians G. H.** 1969: On the evolution of mating systems in birds and mammals. *The American Naturalist* 103(934): 589-603
- van Paassen A. G., Veldman D. H. a Beintema A. J.** 1984: A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35: 173-178
- Parish D. M. B. a 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. a Coulson J. C.** 1997a: Mating systems in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 139: 138-143
- Parish D. M. B., Thompson P. S. a Coulson J. C.** 1997b: Attempted double-brooding in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Bird study* 44: 111-113
- Parish D. M. B., Thompson P. S. a Coulson J. C.** 2001: Effects of age, cohort and individual on breeding performance in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 143: 288-295
- Petrie M. a Kampenaaers B.** 1998: Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology & Evolution* 13(2): 52-58

- Pittet F., Coignard M., Houdelier C., Richard-Yris M. A. a Lumineau S.** 2012: Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *Plos One* 7: 1-11
- Quinn G. P. a Keough M. J.** 2002: Experimental design and data analysis for biologists. *Cambridge Univ. Press, Cambridge.*
- R Core Team** 2014: R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.* URL: <http://www.R-project.org/>
- Reif J., Voříšek P., Šťastný K., Bejček V. a Petr J.** 2008: Agricultural intensification and farmland birds: new insights from a central European country. *Ibis* 150: 596-605
- Reynolds J. D.** 1996: Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11(2): 68-72
- Sandell M. I.** 1998: Female aggression and the maintenance of monogamy: female behaviour predicts male mating status in European Starlings. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 265: 1307-1311
- Seymour A. S., Harris S., Craig R. a Piran C. L. White** 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
- Shrubb M.** 1990: Effects of agricultural change on nesting Lapwings *Vanellus vanellus* in England and Wales. *Bird Study* 37(2): 115-127
- Schonert B., Byrkjedal I. a Lislevand T.** 2014: Plumage ornaments in male Northern Lapwings *Vanellus vanellus* may not be a reliable indicator of their mating success. *Ornis Fennica* 91: 79-87
- Slagsvold T.** 1993: Female-female aggression and monogamy in Great Tits *Parus major*. *Ornis Scandinavica* 24(2): 155-158
- Slagsvold T. a Lifjeld J. T.** 1994: Polygyny in birds – The role of competition between females for male parental care. *The American Naturalist* 143: 59-94
- Smith H. G. a Sandell M. I.** 2005: The starling mating system as an outcome of the sexual conflict. *Evolutionary Ecology* 19: 151-165
- Sordahl T. A.** 1990: The risks of avian mobbing and distraction behaviour: An anecdotal review. *The Wilson Bulletin* 102(2): 349-352
- Swaddle J. P. a Lockwood R.** 1998: Morphological adaptation to predation risk in passerines. *Journal of Avian Biology* 29(2): 172-176
- Székely T. a Reynolds J. D.** 1995: Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 262: 57-64.

- Šálek M.** 1992: Úspěšnost líhnutí snůšek čejky chocholaté *Vanellus vanellus* a příčiny jejich ztrát v zemědělské krajině budějovické pánve v jižních Čechách. *Panurus* 4: 19-34
- Šálek M.** 1993: Hnízdění čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v jihočeských pánvích: hustota populace a výběr prostředí. *Sylvia* 30: 46-58
- Šálek M.** 2005: Polygamní hnízdění čejek chocholatých (*Vanellus vanellus*) na Písecku v jižních Čechách. *Sylvia* 41: 72-82
- Šálek M.** 2015: Frequent within-pair copulations during incubation in Northern Lapwings *Vanellus vanellus* are consistent with the sperm competition hypothesis. *Journal of Ornithology* 156: 737-742
- Šálek M. a Šmilauer P.** 2002: Predation on Northern Lapwing *Vanellus vanellus* nests: The effect of population density and spatial distribution of nests. *Ardea* 90: 51-60
- Šťastný K, Bejček V. a Hudec K.** 2006: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001-2003. *Aventinum, Praha. II. vydání*
- Thompson P. S. a Hale W. G.** 1991: Age-related reproductive variation in the Redshank *Tringa totanus*. *Ornis Scandinavica* 22: 353-359
- Verner J. a Willson M. F.** 1966: The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47: 143-147
- Walters J. R.** 1990: Anti-predatory behavior of Lapwings: Field evidence of discriminative abilities. *The Wilson Bulletin* 102: 49-70
- Weatherhead P. J. a Robertson R. J.** 1979: Offspring quality and the polygyny threshold: „The Sexy Son Hypothesis“. *The American Naturalist* 113(2): 201-208
- Webster M. S.** 1991: Male parental care and polygyny in birds. *The American Naturalist* 137(2): 274-280
- Wiehn J.** 1997: Plumage characteristics as an indicator of male parental quality in the American Kestrel. *Journal of Avian Biology* 28: 47-55
- Wilson A. M., Vickery J. A. a Browne S. J.** 2001: Numbers and distribution of Northern Lapwings *Vanellus vanellus* breeding in England and Wales in 1998. *Bird Study* 48: 2-17
- Yasukawa K. a Searcy W. A.** 1982: Aggression in female Red-winged Blackbirds: A strategy to ensure male parental investment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 13-17
- Zahavi A.** 1975: Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214

- Zahavi A.** 1977: The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67: 603-605
- Zöllner T.** 2001: The copulation behaviour of Lapwings (*Vanellus vanellus*) throughout the breeding season. *Journal für Ornithologie* 142(2): 144-155
- Žídková L., Marková V. a Adamík P.** 2007: Lapwing, *Vanellus vanellus* chick ringing data indicate a region-wide population decline in the Czech Republic. *Folia Zoologica* 56(3): 301-306