

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



**Bc. Martin Sládeček**

**Vliv individuálních vlastností samic čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) na kvalitu snůšky, párovací status a inkubační úsilí samce.**

The role of individual traits in the Northern Lapwing (*Vanellus vanellus*) females on breeding performance, mating status and male incubation effort

Diplomová práce

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

Praha 2015

**Prohlášení:**

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

V Praze 14.8.2015

Podpis

## **PODĚKOVÁNÍ**

Mé díky patří na prvním místě Mirkovi E. Šálkovi, který mi coby školitel obětavě poskytoval odborné i materiální zázemí jak v průběhu terénních prací, tak při zpracovávání a sepisování této práce. Za plodnou spolupráci a přátelskou atmosféru při sběru dat bych rád poděkoval Radce Piálkové, Vojtovi Kubelkovi, Hance Vitnerové, Janě Hronkové, Evě Vozabulové, Soně Novotné, a řadě dalších občasných pomocníků. Za spolupráci na určení párovacích statusů samic děkuji Martině Nacházelové. Za cenné odborné konzultace při zpracování inkubačních dat a zapůjčení drahého technického vybavení bych rád velmi poděkoval Martinovi Bullovi. Za důležitou inspiraci při častých debatách bych chtěl poděkovat Jirkovi Mlíkovskému. Ondrovi Sedláčkovi bych chtěl poděkovat za mé zaštitění na katedře ekologie. Za všeobecnou podporu a pomoc patří mé velké díky rodičům.

## ABSTRAKT

Role ornamentace opeření a dalších individuálních vlastností v pohlavím výběru je u ptáků široce studovanou problematikou. Drtivá většina prací se ovšem zabývá významem ornamentace samců a samičími preferencemi při jejich výběru. Recentní poznatky ovšem ukazují, že podobně širokou škálu adaptací lze nalézt, zaměříme-li se na signální význam opeření samičího.

Tato práce zkoumá potenciální význam melaninové ornamentace a dalších individuálních vlastností pro průběh hnízdního procesu u samic čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*), známého a široce rozšířeného polygynního bahňáka zemědělské krajiny.

Žádná ze studovaných charakteristik nesignalizovala investici do reprodukce prostřednictvím objemu vajec ve snůšce. Samice s delším křídlem, větším rozsahem předhnízdního pelichání loketních letek a větším rozsahem melaninové ornamentace ovšem začínaly hnízdit, poněkud překvapivě, později v sezoně. I přesto se ornamentace samic ukazuje jako pravděpodobně samci preferovaný znak, protože v průměru inkubovali více na hnízdech samic s výraznější ornamentací. Stejně tak inkubovali výrazněji v pozdních fázích inkubační periody. Žádný vliv na množství samčí inkubační péče naopak nebyl zjištěn u velikosti vajec, či načasování hnízda v rámci sezony. Podobně ani velikost hnízdního uskupení, coby ukazatel možnosti získání dalších partnerů nebyla významným prediktorem samčí inkubační péče. Naopak negativní vliv na inkubační péči samce měly srážky.

## KLÍČOVÁ SLOVA

Čejka chocholátá, *Vanellus vanellus*, pohlavní výběr, ornamentace, melanin, párovací systémy, polygynie, biparentálně inkubace, inkubační rytmy hypotéza rozdílné alokace

## **ABSTRACT**

Feather ornaments and its role as a signals in sexual selection has been broadly studied topic in avian biology. However, vast majority of studies focus especially on role of male ornamentation and female preferences in sexual selection. Despite this fact, recent work shows, that similar palette of adaptive functions can be found for female feather ornaments, and male preferences for them, respectively.

This study focuses on possible importance of female melanin-based ornaments and other individual on breeding performance in the Northern Lapwing (*Vanellus vanellus*), common polygynous wader breeding in agricultural landscape.

No significant predictor of female investment to egg size was found. Long winged females with bigger proportion of secondaries changed during prenuptial moulting and bigger extent of melanin ornaments tended, surprisingly, to later timing of breeding. Contrary to this trend, extent of female ornamentation seems to be sexually selected trait by males. Analysis of male incubation behavior shows, that males incubate more in nests of more ornamented females, as well as in nests in later incubation stage. These findings seems to be in a good agreement with “Differential allocation hypothesis”. On the other site, no effect of clutch egg sizes and timing of breeding was found. Similarly, nesting colony size, as a indirect measure of possibility to gain additional mates has no overall effect on male incubation behavior. Rainy weather has even negative influence on male nest attentiveness.

## **KEY WORDS**

Northern Lapwing, *Vanellus vanellus*, sexual selection, melanin-based ornaments, mating systems, polygyny, biparental incubation, incubation rhythms, differential allocation hypothesis

## OBSAH

1. ÚVOD.....	7
1.1. Signalizační funkce barevných ornamentů u ptáků.....	7
1.1.1 Funkce ornamentů podle jejich původu.....	12
1.2. Diverzifikace párovacích systémů u ptáků.....	14
1.3. Inkubační rytmy a inkubační strategie bahňáků (Charadriiformes).....	16
1.4. Modelový druh.....	20
1.5. Cíle práce.....	23
2. METODIKA.....	24
2.1. Terénní práce.....	24
2.1.1. Hledání hnízd.....	24
2.1.2. Odchyt samic.....	25
2.1.3. Zjišťování párovacího statusu samic.....	27
2.1.4. Záznam inkubační péče.....	27
2.2. Příprava a zpracování dat.....	27
2.2.1. Obecné údaje o hnízdech.....	28
2.2.2. Ornamentace a pelichání odchycených samic.....	29
2.2.3. Rozměry a kondice odchycených samic.....	31
2.2.4. Inkubační rytmy.....	32
2.2.5 Příprava prediktorů samčí inkubační péče.....	33
2.3. Statistické testování hypotéz.....	35
2.3.1. Vliv individuálních vlastností samic na načasování hnízdění a velikost vajec.....	35
2.3.2. Vliv individuálních vlastností samic na párovací status.....	37
2.3.3. Faktory ovlivňující inkubační chování partnerů.....	37
3. VÝSLEDKY.....	38
3.1. Vliv individuálních vlastností samic na načasování hnízdění a velikost vajec.....	38
3.2. Vliv individuálních vlastností samic na jejich párovací status.....	40
3.3. Deskripce inkubačního chování čejek.....	42
3.3.1. Prediktory inkubačního chování partnerů.....	47
4. DISKUZE.....	50
4.1. Vliv individuálních vlastností samic na načasování hnízdění a velikost vajec.....	50
4.2. Vliv individuálních vlastností samic na jejich párovací status.....	53
4.3. Inkubační rytmy čejek.....	54
5. ZÁVĚR.....	59
6. LITERATURA.....	60

# 1. ÚVOD

## 1.1. Signalizační funkce barevných ornamentů u ptáků

Evoluční vysvětlení pro extrémní diverzitu zbarvení, kterou nalézáme u ptáků, hledal již nestor evoluční biologie, Charles Darwin (1871), který věnuje ve svém díle „The descent of man and selection in relation to sex“ barevnému zbarvení ptačího opeření velkou pozornost a udává jej jako významný příklad druhotných pohlavních znaků, na základě jejichž existence vyčleňuje pohlavní výběr jako samostatný typ výběru přirozeného. V průběhu 20. století byla tématu věnována značná pozornost a došlo k rozvoji mnoha hypotéz, navrhuje vysvětlení pro rozličné utilitární i signální funkce jednotlivých prvků v opeření ptáků (shrnutí v: Hill & McGraw 2006b).

Savalli (1995) rozlišuje pět různých kategorií těchto hypotéz, podle typu benefitů, které podle nich nositel daného ornamentu, či jiného prvku opeření požívá. První skupinou hypotéz jsou takzvané „fyziologické hypotézy“, vysvětlující ty prvky opeření, přinášející svému nositeli výhody fyziologické, a jejichž význam nezahrnuje interakce s ostatními organismy na vnitro- či mezidruhové škále. Dobrým příkladem může být větší rezistence melaninovaných per vůči opotřebování, či ultrafialovému záření (např. Bergman 1982, Bonser 1995). Druhou skupinu tvoří hypotézy vysvětlující zbarvení opeření potravními adaptacemi. Například tmavé pruhy, či skvrny v okolí očí mohou eliminovat vliv negativní světelné odrazivosti a usnadňovat tak lov pohybující se kořisti na přímém slunci (Yosef et al. 2012). Následují rozsáhlé skupiny hypotéz týkajících se významu zbarvení ptačího opeření jako signálů v mezidruhových a vnitrodruhových interakcích. Příklady využití zbarvení při mezidruhových interakcích mohou být mimikry (Dumbacher & Fleischer 2001), či krypta (Gomez & Théry). Pro tuto práci ovšem hrají významnější roli hypotézy týkající se ornamentů fungujících jako signály vnitrodruhové. Na vnitrodruhové úrovni jsou zejména významné signály související s kompeticí mezi příslušníky stejného pohlaví o vhodného sexuálního partnera a preferencemi jednotlivých pohlaví při výběru sexuálních partnerů.

Signály zapojené do tohoto procesu tedy informují okolí jedince o určitých jeho kvalitách, ze kterých mohou pro jeho sexuální partnery plynout nejrůznější výhody. Ty mohou být přímé, například pokud daný ornament indikuje kvalitního otce schopného poskytnout mláďatům větší množství péče (Hill 1991). Na druhou stranu se ale může

jednat o výhody nepřímé, které ovšem (zejména prostřednictvím přenosu genetické informace) mohou významně zvýšit biologickou zdatnost potomstva. Tento fenomén byl popsán jako „hypotéza dobrých genů“ (Fisher 1958) a pravděpodobně významným způsobem řídí pohlavní výběr zejména u druhů s lekovým sociálním systémem (Kirkpatrick & Ryan 1991). Je ovšem zřejmé, že obě skupiny výhod od sebe často nelze striktně oddělit (Savalli 1995).

Konkrétních vlastností, o nichž mohou být potenciální partneři prostřednictvím ornamentů informováni, může být celá řada. Například Hamilton a Zuk (1982) navrhli, že vyšší míra exprese některých sekundárních pohlavních znaků indikuje nízkou míru parazitace daného druhu. V souladu s touto hypotézou bylo například zjištěno, že samice sovy pálené (*Tyto alba*) s výraznějším melaninovým skvrněním vykazují větší rezistenci vůči parazitům, která je následně přenášena i na jejich genetické potomky (Roulin et al. 2001). U samic (ale ne u samců) břehoušů rudých (*Limosa lapponica tayloriensis*) byla na jařním průtahu zjištěna korelace mezi proporcí per svatebního šatu a mírou parazitace střevními hlísty (Piersma et al. 2001). Rovněž u řady druhů pěvců byla prokázána souvislost mezi (zejména) karotenoidními ornamenty a rezistencí vůči rozmanitým druhům parazitů (Thompson et al. 1997, Harper 1999, Merilä et al. 1999).

Kromě rezistence vůči parazitům mohou ornamenty signalizovat rovněž kondici (Veiga 1993, Kingma et al. 2008), sociální postavení (Veiga 1993, Hoi & Griggio 2008), či věk (Kingma et al. 2008). Tyto vlastnosti mohou vypovídat jak o kvalitní genetické výbavě jedince (Sundberg & Dixon 1996), tak o jeho momentálním stavu a tedy schopnosti poskytovat rodičovskou péči (Gustafsson et al. 1995). Pohlavně selektované mohou být rovněž ornamenty, které zároveň indikují sociální status jedince. Hoi a Griggio (2008) tak zjistili, že nejlepším prediktorem dominance v kompetici mezi samci sýkořic vousatých (*Panurus biarmicus*) je délka jejich melaninového vousu. Ve stejné studii byla potvrzena i samičí preference pro samce s uměle prodlouženým vousem. Přímou výhodou, kterou samice takovýmto výběrem obdrží, může být například kvalitnější teritorium (Veiga 1993, Pärt & Qvarnström 1997). Dle Berglunda et al. (1996) je dokonce většina ornamentů užívaných při samičí volbě samce zároveň armamenty, tedy ornamenty užívanými při soubojích v rámci kompetice mezi samci. Rozporuplných výsledků v tomto ohledu dosáhly studie, zabývající se rolí velikosti melaninové skvrny na bradě samců vrabce domácího (*Passer domesticus*) v pohlavním výběru. Větší melaninová skvrna byla sice potvrzena jako prediktor sociální dominance (Veiga 1993, Solberg & Ringsby 1997),



ovšem nebyla preferována samicemi (Cordero et al. 1999). Griffith et al. (1999) navíc u izolované ostrovní populace potvrdili samičí preferenci pro samce s menší skvrnou. Navrhují proto, že kritéria pro volbu partnera mohou být v závislosti na konkrétních podmínkách značně plastická, a vybírající pohlaví může volit „nejlepší z nabízených výhod“. Například může mít takováto volba podobu kompromisu mezi dobrými geny a kvalitní rodičovskou péčí (Studd & Robertson 1985, Sundberg & Dixon 1996).

Dobře popsaným případem takovéto plasticity v kritériích pro volbu partnera je preference samic lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) pro velikost bílé skvrny na čele samců. Ta se ukázala být důležitá v soubojích mezi samci (Pärt & Qvarnström 1997), stejně jako pro samičí volbu partnera. Samci s větší plochou bílé na čele byli častěji samci polygynními (Gustaffson et al. 1995, Qvarnström 1999) a častěji dosahovali mimopárových kopulací (Sheldon & Ellegren 1999). Na druhou stranu ovšem samci s velkou čelní skvrnou, v důsledku vysokého reprodukčního úsilí v období před spárováním, začínají hnízdit zpravidla v horší kondici oproti samcům s malou čelní skvrnou. Tato patrnost platí ovšem jen u raných hnízdičů. U samců, kteří v rámci sezony zahnízdí později, se rozdíl v kondici vyrovnávají (Qvarnström 1999). V návaznosti na toto zjištění testovali Qvarnström et al. (2000) samičí preference pro velikost bílé skvrny, vyjádřené počtem dní, které uběhly do doby, než se samci vypuštění po dočasném držení v zajetí spárovali. Ukázalo se, že preference pro samce s velkou čelní skvrnou byla patrná až v pozdějších částech sezony. Tento vývoj samičích preferencí měl navíc důležité důsledky i pro reprodukční úspěch hnízdního pokusu. Zatímco v časných fázích sezony koreloval počet úspěšně vyvedených potomků s velikostí samčí skvrny negativně, v pozdní sezoně byl tento vztah pozitivní.

Funkce bílé čelní skvrny u lejsků pěkně demonstruje i pravděpodobně nejdůležitější vlastnost signálů, a to jejich „čestnost“. Má-li totiž signalizace fungovat, musí být exprese daných znaků pro jejich nositele natolik náročná, že se mu nevyplatí podvádět (Zahavi 1975, Veiga 1995, Zahavi & Zahavi 1997). Experimentálním zvětšením snůšky u lejsků, docílili Gustaffson et al. (1995) toho, že samci exprimovali následující rok menší čelní skvrnu, a tento efekt byl patrný dokonce i u jejich synů. Pokud by tedy samec „podváděl“ a expimoval větší skvrnu, než by odpovídalo jeho kvalitě a současné kondici, může sice dosáhnout větší gamie, tento jeho podvod ovšem bude silně penalizován jak v možnostech jeho budoucí reprodukce, tak v kvalitě jeho potomstva.

Až doposud jsem se záměrně vyhýbal explicitnímu přiřazení rolí jednotlivých pohlaví při pohlavním výběru. A to přesto, že pohlavní výběr je mnohými autory podáván jako kompetice mezi samci na straně jedné a samičí volba partnera na straně druhé (Darwin 1871, Berglund et al. 1996). Naopak o kompetici mezi samicemi a samčích preferencích je literatury podstatně méně (Amundsen 2000, Hill 2002, Amundsen & Pärn 2006). Původ této patrnosti lze hledat nejspíše v předpokladu, že samice jsou u ptáků pohlavím více investujícím do reprodukce. A to jak produkcí nákladnějších makrogamet, tak ve většině případů i významnějším podílem na rodičovské péči. Investice do nákladných ornamentů tak může limitovat zdroje, jež lze alokovat do reprodukce, což může vyústit ve snížený reprodukční úspěch (Fitzpatrick et al. 1995). V důsledku toho se u samic druhotné pohlavní znaky vyvinuly zpravidla v menším rozsahu a lze předpokládat silnější tlak pohlavního výběru na samce (Lande 1980a). Výjimku pochopitelně tvoří druhy, u nichž jsou role pohlaví obráceny (Owens et al. 1994, Emlen & Wrege 2004). Fakt, že u řady druhů je samičí opeření rovněž výrazně ornamentováno, byl tradičně vysvětlován spíše pomocí hypotéz o neadaptivním významu vzniku ornamentů (Savalli 1995), jako jsou genetický drift (Kimura 1983), či genetická korelace mezi pohlavími. Ta předpokládá, že ornament je u samic evolučně udržován pouze jako vedlejší produkt jeho selekce u samců, a to prostřednictvím sdílení pleiotropních genů (Lande 1980a,b). Pečlivá rešerše Amundsen a Pärna (2006) ovšem ukazuje, že u zbarvení samičího opeření lze nalézt podobně široké spektrum adaptací jako u opeření samců. I u samic tak byly popsány ornamenty signalizující věk (Stutchbury & Robertson 1987, Jones & Montgomerie 1992), velikost (Amundsen et al. 1997, Pilastro et al. 2003), kondici (Piersma & Jukema 1993, Velando et al. 2001), či imunokompetenci (Roulin et al. 2000, Velando et al. 2001). Rovněž existuje řada přímých, či nepřímých testů samčích preferencí pro tyto ornamenty (shrnuto v: Amundsen & Pärn 2006). Nepřímé testy zahrnují například korelace mezi expresí určitého znaku u samice a tím, jak časně v rámci sezony zahnízdí (Tella et al. 1977). Častěji bylo však jako nepřímý ukazatel samčích preferencí testováno asortativní párování s ohledem na expresi určitého ornamentu (Jones & Hunter 1993, Roulin 1999). Tyto nepřímé testy ovšem neposkytují hypotéze o pohlavním výběru příliš silnou podporu, neboť oba jevy mohou mít více příčin (Amundsen & Pärn 2006). Nejlepší podporu pro preferenci určitého ornamentu dávají kontrolované laboratorní experimenty, při nichž je sledována behaviorální odpověď jednoho pohlaví směrem k několika nabízeným jedincům pohlaví druhého, lišících se

v míře exprese daného ornamentu (Hill 2002, Amundsen et al. 1997), případně experimenty zahrnující navíc umělou manipulaci ornamentů (Griggio et al. 2005).

I přestože tak samice zůstávají u ptáků častěji v roli vybíravějšího pohlaví a samci bývají pod silnějším tlakem pohlavního výběru, nejsou tyto role vymezeny nijak striktně. Zejména u druhů s biparentální rodičovskou péčí, u nichž dochází ke konfliktu pohlaví o to, jak velkou proporcí rodičovské péče který z partnerů zastane (Chapman et al. 2003, Székely et al. 2006, 2007). Signály kvality samice proto mohou být velmi důležité, mimo jiné i proto, že bývají často rovněž ukazatelem kvality potomstva (Nordeide et al. 2013). Tato kvalita může být genetická (Roulin et al. 2000), parentální (Linville et al. 1998), ale může rovněž spočívat v přímé schopnosti alokovat do reprodukce více zdrojů (Blount et al. 2001). A pokud existuje mezi samicemi variabilita ve fekunditě, či kvalitě produkovaného potomstva, existují také přímé výhody, plynoucí pro samce z výběru kvalitní samice (Fitzpatrick et al. 1995). U většiny druhů mají samci větší potenciál pro rozšíření vlastní biologické zdatnosti prostřednictvím polygamie (Emlen & Oring 1977, Grønstøl 1996). Samci druhů, kteří v rámci hnízdního pokusu poskytují kromě svých genů i rodičovskou péči, tak mohou čelit kompromisu mezi rodičovskou investicí do konkrétního hnízdního pokusu a snahou o získání dalších partnerů (Trivers 1972, Emlen & Oring 1977), případně alespoň formou mimopárových kopulací (Griffith et al. 2002). Pokud tedy existují relevantní signály o kvalitě potomstva, mohou být samci motivováni alokovat více péče (zdrojů) právě do hnízdního pokusu s kvalitní samicí. Tento fenomén bývá nazýván hypotézou rozdílné alokace („Differential allocation hypotheses“) (Burley 1986, 1988, Rohde et al. 1999). Podle ní bude atraktivnější pohlaví investici do rodičovské péče odepírat, zatímco méně atraktivní se bude snažit kompenzovat zmenšené úsilí partnera, aby snížilo riziko hnízdního neúspěchu. Asymetrie v relativní atraktivitě mezi partnery tak zvyšuje náklady méně atraktivního partnera, které ovšem mohou být vyváženy nepřímými výhodami, například kvalitními geny (Rohde et al. 1999). Alternativní hypotézou je hypotéza rozdílného přístupu k partnerům („Differential access hypothesis“) (Burley 1986, 1988), která předpokládá, že partneři jsou asortativně párováni na základě svých kvalit.

Přestože je hypotéza rozdílné alokace předmětem zkoumání již dlouho (Burley 1986, Sheldon 2000), důkazů svědčících o její platnosti nalezneme relativně velmi málo (Burley 1986, Matessi et al. 2009, Mahr et al. 2012), a to zejména vzhledem ke kvalitě samic (Hill 2002, Matessi et al. 2009). Jedním z nejlépe prozkoumaných modelů v tomto směru je

vrabec skalní (*Petronia petronia*). Karotenoidní žlutá skvrna, kterou mají pod bradou obě pohlaví, byla potvrzena jako samci pohlavně selektovaný signál, korelující s kondicí a fekunditou samic (Griggio et al. 2005). V dalších testech bylo zjištěno, že ochota samců bránit hnízdo před predátory koreluje s velikostí skvrny u samice (Griggio et al. 2003). To bylo, v souladu s hypotézou rozdílné alokace, potvrzeno i při experimentálním upravení velikosti samičí skvrny (Matessi et al. 2009). Překvapivě ovšem nebyla po úpravách velikosti samičí skvrny zjištěna žádná změna v intenzitě rodičovské péče ze strany samce (Pilastro et al. 2003, Matessi et al. 2009). Ke zcela opačným závěrům došli Mahr et al. (2012), když u samic sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) experimentálně snížili reflektanci ultrafialové části spektra. Reakce samců se projevila ve zmenšení rodičovského úsilí, a to jak v počtu návštěv, tak ve velikosti donášené kořisti. Vliv na aktivitu při obraně hnízda před predátory ovšem pozorován nebyl.

### 1.1.1 Funkce ornamentů podle jejich původu

Ornamenty ptačího opeření mohou být tvořeny pestrou škálou barevných pigmentů, stejně jako úpravou keratinové struktury pera, či kombinací obou principů (Andersson 1996, McGraw et al. 2004, Hill & McGraw 2006a). Vzhledem k ptačí schopnosti vidění ultrafialové části světelného spektra je řada ornamentů pro lidské oko neviditelná (Andersson & Amundsen 1997, Hausmann et al. 2002). Kromě toho se u ptáků setkáváme s širokou škálou pohlavně selektovaných ornamentů daných tvarem per, jako jsou chocholky (Jones & Hunter 1993), prodloužená ocasní pera (Pryke et al. 2001), či pera na křídle (Fry 1969).

Dvě nejvýznamnější skupiny pigmentů, zodpovědné za ornamentaci ptačího peří, jsou melaniny a karotenoidy (McGraw et al. 2004, Griffith et al. 2006). Melaniny se vyskytují ve dvou formách. Eumelanin bývá zodpovědný převážně za černou, tmavohnědou, či šedou barvu, zatímco pheomelanin může vytvářet širokou škálu žlutohnědých, rezavých, či červenohnědých odstínů. Jedná se o deriváty tyrozinu a obratlovci si je mohou sami syntetizovat ve specializovaných buňkách, zvaných melanocyty (Prota 1992). Karotenoidy jsou deriváty tetraterpenu a rovněž je lze rozdělit na dvě skupiny, červené karoteny a žluté xantophyly. Konkrétních známých forem karotenoidů je ale mnohem více a jejich biologické funkce zahrnují kromě pigmentace i účast v široké škále fyziologických procesů (shrnuto v: Britton et al. 2008). Na rozdíl od melaninů neumí

obratlovci karotenoidy syntetizovat „de novo“, a musí je proto přijímat v potravě (Britton et al. 2008).

Tomuto rozdílu mezi oběma typy pigmentů byl tradičně přikládán zásadní význam pro jejich funkci v pohlavním výběru. Bylo předpokládáno, že karotenoidní ornamenty, jakožto znaky, jejichž exprese může být významně ovlivněna kvalitou přijímané potravy, budou coby sekundární pohlavní znaky sloužit častěji, než ornamenty melaninové, či strukturní (Gray 1996, Badyaev & Hill 2000). O expresi melaninu bylo navíc předpokládáno, že je pod silnou genetickou kontrolou a podmínkami prostředí může být ovlivněn jen málo (Badyaev & Hill 2000). Metaanalýza Griffitha et al. (2006) ovšem ukazuje, že oba typy ornamentů mohou vystupovat jakožto pohlavně selektované znaky srovnatelně často. Rozdíl ovšem lze očekávat v informaci, kterou oba typy ornamentů budou nést, tedy v signalizovaných vlastnostech. Lze totiž předpokládat, že daný ornament získá v pohlavním výběru indikační funkci pro vlastnost, o níž může informovat skutečně spolehlivě, s ohledem na fyziologické procesy, doprovázející jeho vznik (Jawor & Breitwisch 2003).

Karotenoidy mají kromě své funkce pigmentů rovněž své místo v mnoha imunitních procesech (Olson & Owens 1998), například jako významné antioxidanty (Burton 1989). Při oslabení organismu v důsledku parazitace, či nemoci, tak lze očekávat trade-off mezi expresí ornamentu a využitím karotenoidů při imunitní obraně organismu (Olson & Owens 1998, Owens & Wilson 1999). Z tohoto hlediska lze tedy u ornamentů tvořených karotenoidy předpokládat signální funkci pro nízkou míru endoparazitismu a obecně dobrého zdravotního stavu (Jawor & Breitwisch 2003). U samic může být rovněž významná signalizace schopnosti alokovat větší množství karotenoidů do žloutku vajec, což se může významně pozitivně projevit na kvalitě potomstva (McGraw et al. 2005). Jakožto indikátory imunokompetence, či rezistence proti parazitům se ovšem v řadě případů ukázaly být i ornamenty podmíněné melaninem (Roulin et al. 2000, 2001, Piersma et al. 2001).

Pro melanogenezi je nezbytný zejména tyrozin, který je pro ptáky esenciální aminokyselinou. Při tvorbě phaeomelaninu je navíc nutný cystein, který ptáci mohou syntetizovat z esenciálního methioninu (Griminger & Scanes 2012). I přesto, že se jedná o běžné aminokyseliny, domnívají se Jawor & Breitwisch (2003), že v některých typech potravy mohou být nedostatkové, přestože důkazy o tom existují pouze z prostředí

komerčních chovů (Sekiz et al. 1975). Navíc při zhoršené kondici může nastat konflikt s tvorbou ostatních proteinů (Griminger & Scanes 2012). I přes převahu prací dokumentujících absenci závislosti exprese melaninových ornamentů na kondici a podmínkách prostředí (Hill & Brawner 1998, McGraw & Hill 2000, McGraw et al. 2002, Muck & Goymann 2011) se tak objevují studie, které tento vztah popisují (Veiga & Puerta 1996, Ketterson ex Jawor & Breitwisch 2003).

Signalizační funkce melaninových ornamentů bývá rovněž velmi často spojována se sociálním statutem (Veiga 1993, Solberg & Ringsby 1997, Hoi & Griggio 2008), agresivitou v rámci vnitropohlavní kompetice (Senar et al. 1993, van den Bring et al. 2012), či obranou hnízda (Quesada & Senar 2007). Vysvětlení této patnosti lze hledat v hormonální regulaci exprese melaninu, která zpravidla zahrnuje pohlavní hormony. A to jak estrogen (Kimbal & Ligon 1999), tak mnohem častěji testosteron (Kimbal & Ligon 1999, Bókony et al. 2008, Muck & Goymann 2011). Souvislost mezi expresí melaninových ornamentů a hladinou testosteronu byla potvrzena dokonce i u samic, a to jak při experimentálně zvýšených hladinách testosteronu (Johns 1964, Lank et al. 1999), tak v rámci korelativních studií (Muck & Goymann 2011, Jawor & Winters 2010). Jako jednu z pravděpodobných funkcí melaninových ornamentů v rámci pohlavního výběru tak můžeme považovat signalizaci hormonálního nastavení jedince (Jawor & Breitwisch 2003). To se často odráží i v sociálním postavení jedince, a melaninové ornamenty tak lze pokládat obecně za vhodné ukazatele sociálního statusu jedince (Veiga 1993, Solberg & Ringsby 1997, Hoi & Griggio 2008). Naopak negativně se může sociální postavení promítnout do intenzity poskytované rodičovské péče (Griffith et al. 1999).

## **1.2. Diverzifikace párovacích systémů u ptáků**

Rozrůznění párovacích systémů pramení z konfliktu pohlaví o to, kolik rodičovské péče bude ten který rodič zastávat (Székely 2007). Pokud je rodičovská péče natolik nákladná, že jí jeden z partnerů není schopen zastávat samostatně, nutným vyústěním tohoto konfliktu je sociální monogamie (Brunton 1988). I přestože je však monogamie u ptáků považována za převládající párovací systém (Emlen & Oring 1977), alespoň občasný výskyt polygamie lze pozorovat u velké části z nich (Verner & Willson 1969, Pitelka et al. 1974). O konkrétní podobě polygamie poté rozhoduje schopnost jednoho pohlaví kontrolovat přístup ostatních k potenciálním partnerům, a to buď přímou obranou

partnerů, nebo nepřímo kontrolou klíčových zdrojů (Emlen & Oring 1977). S možností kontroly partnerů roste polygamní potenciál populace, a zvětšuje se tak rozptyl v reprodukčním úspěchu mezi jedinci. Obecně lze říci, že nejmenší polygamní potenciál budou vykazovat populace v prostředí, kde jsou klíčové zdroje rozmístěny uniformně, stejně jako populace s úzce vymezeným obdobím pohlavní aktivity samic (Ligon 1999).

Z předchozího odstavce nepřímo vyplývá, že párovací systémy nemusí být pevnou charakteristikou druhu, ale mohou být do značné míry závislé na konkrétních okolních podmínkách (Pitelka et al. 1974, Ligon 1999, Székely & Cuthill 2000). Pravděpodobně nejznámějším případem takové variability jsou párovací systémy u pěvušky modré (*Prunella modularis*) (Davies & Lundberg 1984). V závislosti na množství potravy bylo možné u tohoto druhu v rámci jedné populace sledovat jak monogamní páry, tak svazky polygynní, polyandrické a dokonce polygynandrické, kdy skupina samců sdílela a bránila několik samic s jejich hnízdy. V dobrých potravních podmínkách přitom převládala polygynie, či polygynandrie, zatímco v horších potravních podmínkách monogamie, či dokonce polyandrie. Reprodukční úspěch samců tedy úzce souvisel s množstvím potravy.

Bahňáci (*Charadriiformes*) vykazují mezi ptačími řády unikátní diverzitu párovacích systémů (Székely et al. 2006). Nalézáme mezi nimi jak druhy čistě monogamní (Brunton 1988), polygynní (Pitelka et al. 1974, Šálek 2005), druhy sociálně polyandrické s převrácenými rolemi pohlaví (Emlen & Wrege 2004, Schamel et al. 2004), tak i promiskuitní druhy s lekovým systémem (Lanctot et al. 1997, Lank et al. 2002). Obrovskou diverzitu nalézáme ovšem i v konkrétní podobě jednotlivých párovacích systémů. Některé druhy například adoptovaly systém takzvaných vícenásobných snůšek, kdy se samec i samice samostatně starají každý o jiné hnízdo (Parmelee & Payne 1973, Hildén 1975).

Pro tuto studii je ovšem zásadní polygynní párovací systém. Jeho specifikem je větší rozptyl v reprodukční úspěšnosti mezi samci, zatímco větší náklady na reprodukci přinášejí samice (Székely et al. 2007). Důležitou otázkou tedy je, co motivuje samice, usadit se v teritoriu polygamního samce, spíše než v teritoriu samce doposud nespárovaného. Je totiž potřeba si uvědomit, že v případě polygynního párovacího systému je pohlavní výběr silnější mezi samci, respektive partnera si vybírá téměř výhradně samice (Lande 1980a). Reprodukční úspěch samic se v závislosti na jejich párovacím statusu může značně lišit. Slagsvold & Lifjeld (1994) zjistili srovnáním

reprodukčních úspěchů napříč polygynními druhy, že primární samice, tedy samice které v teritoriu daného samce zahrnily jako první, úspěšně vychovaly do stadia opeření větší množství mláďat oproti samicím monogamním. Sekundární samice v polygynních svazcích naopak vyvedly mláďat nejméně. Pravděpodobným důvodem toho může být nerovnoměrné rozdělení rodičovské péče ze strany samce (Slagsvold & Lifjeld 1994). Výhod, o které mohou samice výběrem partnera usilovat je ale nicméně více. Mezi ty „přímé“ může patřit kvalita teritoria (Berg 1993). Mezi „nepřímé“ výhody plynoucí z výběru samce patří zejména jeho genetická výbava, která může samici například umožnit produkci takzvaných „sexy synů“ (Weatherhead & Robertson 1979, Amundsen & Pärn 2006).

Vzhledem k všeobecným výhodám plynoucím samicím z rodičovské péče samce ovšem často dochází mezi samicemi v polygynním svazku k agresivitě (Liker & Székely 1997, Slagsvold & Lifjeld 1994). Ta může vést k posunutí zahrnutí samice do doby, kdy již není péče ze strany samce pro primární samici nezbytná (Leonard 1990). Alternativně vede ke zvětšení rozdílu mezi relativní reprodukční hodnotou obou hnízd, a tím k uzurpaci většího podílu rodičovské péče samce směrem ke hnízdu primární samice. Tedy za předpokladu, že se rodičovské úsilí samce odvíjí právě od relativní hodnoty daného reprodukčního pokusu (Lifjeld & Slagsvold 1991). Na druhou stranu Sonerud (1992) na příkladu sýce rousného (*Aegolius funereus*) dokazuje, že v populacích s vysokou mírou predace mohou být náklady na sekundární postavení v rámci polygynního svazku směrem k míře paternální péče zanedbatelné. Nutným předpokladem platnosti této hypotézy je ovšem zvýšení rodičovského úsilí samce směrem k hnízdu sekundární samice v případě ztráty hnízda primární samice.

### **1.3. Inkubační rytmy a inkubační strategie bahňáků (Charadriiformes)**

Inkubace vajec rodiči je až na výjimečné případy (Seymour et al. 1986, de Marchi et al. 2008) nezbytným předpokladem úspěšné reprodukce napříč ptačí říší (Carey 1980, Deeming & Ferguson 1991). Konkrétní průběh inkubační péče se ovšem napříč jednotlivými ptačími druhy velmi liší a podléhá mnoha kompromisům („trade-offs“) (Afton 1980, Aldrich & Raveling 1983, Williams 1996, Cervencel et al. 2011, Bulla et al. 2014a,b, 2015). Ačkoliv je inkubace bezesporu nezbytná pro potomstvo, může být



energeticky náročná pro inkubující rodiče, takže je nutné sladit metabolické požadavky rodičů s nároky vyvíjejícího se embrya (Conway & Martin 2000).

Obecnou snahou inkubujících rodičů by mělo být udržení inkubační teploty vajec v rozmezí takzvaného fyziologického optima pro rozvoj embryí (Deeming & Ferguson 1992). To se v obvykle pohybuje mezi 32-35 °C, u některých druhů ovšem může narůstat až ke 39 °C (Carey 1980, Williams 1996). Drobné kolísání teploty okolo tohoto optima ovšem zpravidla neznamena výrazný problém (Williams 1996). Tím naopak mohou být teplotní extrémny. Nízké teploty by se tak při inkubaci měly pohybovat nad hranicí takzvané „fyziologické nuly“, při níž se vývoj embrya zastavuje a která se u většiny druhů pohybuje mezi 25-27 °C (Haftorn 1988). Williams (1996) se ovšem na základě dostupných literárních údajů domnívá, že ani delší časové úseky, které embrya stráví pod touto teplotní hranicí, nemusí snížit jejich životaschopnost, respektive pravděpodobnost jejich vylíhnutí. Při nedostatečných inkubačních teplotách může ovšem docházet k prodlužování inkubační periody (Aldrich & Raveling 1983), což ovšem zároveň znamená prodloužení doby, po níž je hnízdo exponované predaci (Mayfield 1961). Pravděpodobně větší problém však mohou znamenat teploty příliš vysoké, zpravidla vyšší než 44-48 °C, které mohou být pro rozvíjející se embryo dokonce letální (Williams 1996). Ptáci hnízdící v teplém prostředí jsou tak nuceni snůšku nejen zahřívát, ale také stínit a zejména někteří bahňáci hnízdící v horkém prostředí používají k ochlazování vajec odpar vody, do které si aktivně namáčí peří na břicho a hrudi (Grant 1982).

O energetické náročnosti inkubace pro dospělé byly v minulosti vedeny rozsáhlé spory (shrnuto v: Williams 1996). Samotná inkubace ovšem pravděpodobně příliš náročná není, pokud se neodehrává při teplotách pod termoneutrální zónou ptačího těla (Turner 1992, Williams 1996). Při nízkých teplotách může ovšem metabolismus narůstat až o 50% (Williams 1996). Je rovněž potřeba si uvědomit, že doba, kterou pták může strávit doplňováním energie, je v průběhu inkubační periody značně limitovaná, a to zejména u uniparentálně inkubujících druhů (Aldrich & Raveling 1983). Kromě toho energetická náročnost inkubace prudce vzrůstá při znovu ohřívání vajec. Tøien et al. (1986) experimentálně dokázali u bantamských slepic (*Gallus domesticus*), že již při snížení teploty vejce na 30 °C stoupla jejich spotřeba kyslíku na více než trojnásobek. Při znovuohřívání vajec podchlazených na 15 °C se již jednalo o 4.6 násobek, což je ekvivalent spotřebě kyslíku nutné k udržení tělesné teploty při -65 °C.

Inkubační povinnosti může zastávat jeden z partnerů (Afton 1980, Løfaldli 1985, Kålås 1986), nebo se mohou střídat oba (Bulla et al. 2014a, tato práce). Konkrétní průběh inkubace ve smyslu délky a uspořádání časových úseků strávených na hnízdě a inkubačních přestávek se nazývá inkubačním rytmem (Conway & Martin 2000). Jeho nejdůležitějším prvkem je celkové inkubační úsilí („Incubation constancy“, nebo též „Nest attentiveness“), vyjádřené jako proporce času, po níž je hnízdo inkubované. Velmi důležitá je rovněž frekvence a délka jednotlivých přestávek v inkubaci, která musí odpovídat teplotním nárokům vajec, rozebraným výše (Afton 1980). V následujícím textu se zaměřím především na popis inkubačních patrností u bahňáků, fylogeneticky příbuzných modelovému druhu této studie.

Celkové inkubační úsilí dosahuje u bahňáků obrovského rozpětí. Největší úsilí vykazují obecně drobné druhy s biparentální inkubací, hnízdící v chladném klimatu. Například u několika biparentálně inkubujících druhů jespáků rodu *Calidris* bylo zjištěno inkubační úsilí v rozmezí 95 – 98 % (Norton 1972, Bulla et al. 2014a). Nepřímá úměra mezi celkovým inkubačním úsilím a okolním bylo potvrzeno srovnáním inkubačních rytmů napříč deseti populacemi blízce příbuzných kulíků mořských (*Charadrius alexandrinus*) a sněžných (*Charadrius nivosus*)<sup>1)</sup> (Vincze et al. 2013). O něco menší bývá zjištěné inkubační úsilí u druhů s uniparentální inkubací. Patrný je u nich trend snižujícího se inkubačního úsilí se zmenšující se tělesnou hmotností. Zatímco u druhů větších, příkladně bekasiny větší (*Gallinago media*), či kulíka hnědého (*Eudromias morinellus*), byly zjištěny hodnoty okolo 90 % (Løfaldli 1985, Kålås 1986), u malých uniparentálně inkubujících druhů se pohybují hodnoty inkubačního úsilí jen okolo 80 % (shrnuto v: Cantar & Montgmerie 1985). Pravděpodobnou příčinu těchto patrností lze hledat v omezených možnostech nashromáždit dostatečné energetické rezervy, pokud je čas pro shánění potravy silně limitován inkubačními požadavky snůšky (Aldrich & Raveling 1983). Zajímavých výsledků ovšem dosáhl Kålås (1986) porovnáním inkubace hnízd kulíka hnědého inkubovaných biparentálně s těmi, které inkuboval jen jeden z rodičů (všechny tyto varianty se přirozeně vyskytují). Rozdíl mezi inkubačním úsilím u biparentálně a uniparentálně inkubovaných hnízd byl minimální, přibližně rovný jednomu procentu. Zdá se tedy pravděpodobné, že inkubační potřeby embryí jsou na rozdílné inkubační rytmy adaptovány (Williams 1996). Zcela extrémně nízkých hodnot dosahuje

---

<sup>1</sup> Druh *Charadrius nivosus* byl do nedávna považován za Americký poddruh kulíka mořského (*Charadrius alexandrinus*), kvůli řadě fenotypových i molekulárních odlišností je ovšem dnes vnímán jako samostatný druh (Küpper et al. 2009)

inkubační úsilí u jiného druhu bahňáka, pobřežníka černobílého (*Dromas ardeola*). Tento druh totiž hnízdí v norách, které hloubí tak, aby optimalizoval možnost využití slunečního záření pro inkubaci svých vajec. Průměrné inkubační úsilí u něj dosahuje jen 28 %, byla však zjištěna hnízda inkubovaná méně než 7 % času (de Marchi et al. 2008).

Naprosto extrémní hodnoty byly u pobřežníka zjištěny i pro délky inkubačních přestávek, které dosahovaly téměř 60 hodin (de Marchi et al. 2008). Obvyklé délky inkubačních přestávek zjištěné u ostatních druhů bahňáků byly ovšem nesrovnatelně kratší, pravděpodobně s ohledem na výše zmíněné energetické náklady na znovuohřívání vychladlých vajec (Tøien et al. 1986). U jespáka tundrového (*Calidris bairdii*), drobného druhu s gyneparentální inkubací a celkovým inkubačním úsilím pouze okolo 82 % bylo zjištěno v průměru 25 přestávek o průměrné délce 10.5 minuty denně. Takovéto rozdělení přestávkového času je pravděpodobně typické pro většinu uniparentálně inkubujících bahňáků (Løfaldli 1985, Kålås 1986, vlastní nepublikovaná data). U biparentálních druhů bahňáků může být typická délka inkubačních přestávek kratší (Bulla et al. 2014a), ale i výrazně delší (Cervencl et al. 2011). Mezi ostatními ptáky ovšem nalezneme i druhy aplikující zcela jinou strategii. Například většina druhů kachen rozděluje přestávkový čas jen mezi několik málo dlouhých intervalů, nezdávka trvajících přes hodinu (Afton 1980, Aldrich & Raveling 1983).

Energetické požadavky embryí a rodičů ovšem nemusí být jedinou silou formující konkrétní podobu jednotlivých prvků inkubačních rytmů. Cervencl et al. (2011) zjistili překvapivé rozdíly v inkubačních rytmech mezi jednotlivými hnízdními lokalitami u německé populace biparentálně inkubujících vodoušů rudonohých (*Tringa totanus*). V místech s velmi vysokou mírou predace zůstávala hnízda v nočních hodinách bez inkubace i po dobu několika hodin. Pravděpodobnou příčinou tohoto jevu byla snaha ptáků snížit riziko vlastní predace spolu s predací hnízda. Ekanayake et al. (2014) popsali jinou patrnost, jíž považují za pravděpodobnou adaptaci snižující predací risk ze strany vizuálně se orientujících predátorů. Zjistili, že u kulíka rezavotemenného (*Charadrius ruficapillus*) inkubují nápadnější samci pouze v noci.

Podobné rozdělení inkubační páče je ovšem typické pravděpodobně pro většinu druhů kulíků rodu *Charadrius* (Thibault & McNeil 1995, Warnock & Oring 1996, Blanken & Noll 1998, St Clair 2010). Naopak Bulla et al. (2014a) zjistili u jespáka srostloprstého hnízdícího v prostředí arktických světlých nocí převahu péče samic v chladnějších

„nočních“ hodinách, přičemž samice zároveň inkubovaly v průměru déle. Autoři studie se domnívají, že samicím může absolvování těchto dlouhých a chladných inkubačních úseků kompenzovat fakt, že přestávky mají naopak situované do období teplejšího a z hlediska sběru potravy výhodnějšího dne.

Obecně je ale rozdělení inkubační péče mezi partnery u biparentálních druhů bahňáků jen velmi nedostatečně prozkoumaným tématem, zasluhujícím jistě mnohem větší pozornost.

#### **1.4. Modelový druh**

Čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*) je dobře známým a široce rozšířeným bahňákem, s areálem rozšíření zahrnujícím převážnou část palearktu, od Velké Británie na západě po Čínu na východě. Na severu vystupuje místy až po 70° N (Cramp & Simmons 1983, del Hoyo et al. 1996). Jejimi nejbližšími fylogenetickými příbuznými je 23 druhů rodu *Vanellus*, obývajících převážně tropické oblasti celého světa (del Hoyo et al. 1996). Dále jsou to kulíci rodů *Erythronys*, *Peltohyas*, *Anarhynchus* a další (Baker et al. 2007). Tradičním hnízdním biotopem čejky chocholaté byly louky, již od počátku 20. století však byl na většině území Evropy pozorovatelný postupný přechod hnízdicích čejek na ornou půdu, kde v dnešní době hnízdí převážná většina evropských čejek (Cramp & Simmons 1983). Dalším trendem společným většině evropských populací čejek je bohužel silný úbytek (Birdlife International 2004), který například v České republice přesáhl od 70 let minulého století 90 % (Šťastný et al. 2006, Židková et al. 2007). I přesto se s 7-10 tisíci hnízdicími páry jedná pravděpodobně v České republice o nejpočetnější druh bahňáka (Šťastný et al. 2006).

Čejka hnízdí zpravidla jednou ročně, přestože snůšku, mající v typickém případě čtyři vejce, je schopna v případě ztráty i několikrát nahradit (Galbraith 1988, Lislevand & Byrkjedal 2004). Za charakteristický párovací systém čejek lze považovat polygynii, přičemž proporce zjištěné proporce polygynních samců pohybovaly napříč Evropskými hnízdišti mezi 20 a 54% (shrnuto v: Šálek 2005), pravděpodobně v závislosti na úživnosti jednotlivých hnízdních habitatů (Liker & Székely 1999a). Polygynní samci mají zpravidla dvě, ale až čtyři samice (Hafsmo et al. 2001). Kromě toho byly u čejek prokázány vícenásobné snůšky (Blomqvist & Johansson 1994). Bylo zjištěno, že větší pravděpodobnost stát se polygamním samcem mají samci, schopní obhájit větší teritorium (Parish & Coulson 1998, Byrkjedal et al. 1997), ovšem pouze v prostředí, kde se potravní teritoria překrývají s teritorií hnízdními (Liker & Székely 1999a). Polygamní samci byli

schopni rovněž předvést energeticky náročnější prvky toku (Grønstøl 1996) a obecně toku věnovali více času (Liker & Székely 1999a). Překvapivě ovšem selhala snaha vysledovat vztah mezi samčí gamií a jejich výraznou melaninovou ornamentací (Schonert et al. 2014).

Za výrazné ornamenty, přítomné u čejek zejména jako součást svatebního šatu lze považovat především černou hrud', tmavou barvu ve tvářích a dlouhou chocholku (Meissner et al. 2013, Schonert et al. 2014). Všechny tyto znaky jsou výrazněji exprimované u samců, ale u samic existuje velmi výrazná variabilita v jejich rozsahu (Meissner et al. 2013, vlastní nepublikovaná data). Expres těchto ornamentů, je determinovaná značně variabilním rozsahem předhnízdního pelichání, podobně jako u jiných druhů bahňáků (Schroeder et al. 2008). Předhnízdní pelichání čejek probíhá v období od února do března, zpravidla ještě na zimovišti a kromě variabilního rozsahu per již zmíněných ornamentů může zahrnovat i část křídelních krovek a loketních letek (Meissner et al. 2013).

Potenciální signalizační funkce ornamentů u samic ovšem doposud zkoumána nebyla a prací zabývajících se rozdíly v individuálních vlastnostech samic s různým párovacím statutem je zoufalý nedostatek. Samice s různým párovacím statutem se lišily v průměrné velikosti vajec, a to sice tak, že největší vejce měly v průměru primární samice v polygynních svazcích, následovány monogamními samicemi a nejmenší vejce měly sekundární samice v polygynních svazcích (Grønstøl 1997). Rovněž bylo zjištěno, že polygynní samice mají v průměru skvrnitější vejce, což ovšem nebylo identifikováno jako samcem pohlavně selektovaný znak (Bulla et al. 2012).

Rodičovskou péčí poskytují u čejek potomstvu oba partneři. Samec zastává většinu aktivity při obraně hnízda proti predátorům (Liker & Székely 1999b). Čejky patří mezi velmi aktivní a agresivní obránce (Kis et al. 2000), pod jejichž ochranou hnízdí i řada dalších druhů bahňáků (Dyrz et al. 1981, Kubelka et al. 2014). Naopak větší podíl inkubační péče typicky zastává samice, která rovněž inkubuje téměř výhradně v noci. Variabilita v množství inkubační péče poskytované samcem je však mezi jednotlivými hnízdy obrovská a pohybuje se v rozmezí od naprosté absence po téměř rovnoměrné rozdělení péče (Lislevand et al. 2004, tato práce). Jako významný prediktor množství samčí péče se neukázal ani párovací status samce (Lislevand et al. 2004), ani párovací status dané samice (Liker & Székely 1999a). Podrobná deskripce čejčích inkubačních

rytmů (Bulla et al. 2014a) však doposud chybí, stejně jako nebyla provedena důkladná analýza samčí inkubační péče ve vztahu ke kvalitě daného hnízdního pokusu, či potenciálním energetickým limitům samice.

## 1.5. Cíle práce

Cílem předložené práce bylo prozkoumat vliv individuálních vlastností samic čejky chocholaté na průběh hnízdního procesu, a to zejména prostřednictvím následujících tří okruhů otázek:

- 1) Existují individuální vlastnosti samic indikující kvalitu hnízdního pokusu?

Tato část práce se pokouší vysledovat individuální charakteristiky čejčích samic, které by mohly být důležité pro vznik samčích preferencí při výběru partnerky. Za měřítko kvality hnízdního pokusu je považováno zejména jeho načasování v rámci sezony a velikost vajec ve snůšce, coby měřítko samičí schopnosti investovat zdroje do reprodukce.

- 2) Existují individuální vlastnosti samic určující jejich párovací status?

Druhá část práce se snaží identifikovat vlastnosti samic důležité v rámci vnitropohlavní kompetice mezi samicemi při vzniku párovacích svazků.

- 3) Souvisí ornamentace čejčích samic s rozdělením inkubační péče mezi partnery?

Třetí část studie rozebírá variabilitu v inkubačních rytmech čejek a zejména se pokouší vysvětlit variabilitu v proporcí inkubační péče zastávané samcem. V této souvislosti uvažuje tři samostatné pracovní hypotézy.

- a) Je inkubační péče samce motivovaná kvalitou hnízdního pokusu v souladu s hypotézou rozdílné alokace (Burley 1986, 1988)? V tomto směru jsou vhodnými prediktory uvažovány zejména rozsah samičí ornamentace, velikost vajec, načasování hnízdního pokusu a fáze inkubační periody.
- b) Je inkubační péče samce větší v podmínkách vystavujících samici vyšším energetickým nákladům na inkubaci? Pokud by tomu tak bylo, bylo by možné očekávat větší zapojení samce zejména při nízkých teplotách, při dešti a v nočních hodinách.
- c) Je inkubační péče samce závislá na možnostech získávání dalších partnerů? Jako pravděpodobné měřítko těchto možností je uvažována velikost hnízdního uskupení.

## 2. METODIKA

### 2.1. Terénní práce

#### 2.1.1. Hledání hnízd

Terénní práce probíhaly v letech 2013-2015 v období od konce března do druhé poloviny června. Převážná většina dat byla sebrána v oblasti Českobudějovické pánve (49°15'N, 14°05'E; 380-410m n. m.), na přibližně 40 km<sup>2</sup> zemědělské půdy (Kubelka & Šálek 2013). V roce 2014 byla menší část dat sebrána rovněž v oblasti Královehradecka na přibližně 20 km<sup>2</sup> zemědělské půdy (50°24'N, 15°63'E). Hnízda byla vyhledávána za účasti celého pracovního týmu i několika dobrovolných pomocníků. Samotné dohledávání hnízd probíhalo především systematickým prohledáváním polí stativovými dalekohledy a následnou navigací ostatních členů týmu na popsané pozice. V obtížně přehledných lokalitách s vyšší hustotou čejek, jako jsou podmáčená oraniště, bylo přistoupeno k systematickému prohledávání daných ploch rojnicí. Práce byly organizovány tak, aby nedocházelo k systematickému rušení jedné lokality po dobu delší než 1-2 hodiny, s ohledem na počasí. Vyhledávací úsilí bylo soustředěno do období začátku hnízdění, tedy na přelom března a dubna, aby bylo nalezeno co nejvíce hnízd na počátku jejich existence (snášení či inkubace).

U všech nalezených hnízd byly zaznamenány GPS souřadnice a byla označena prutem, šikmo zapíchnutým do země ve vzdálenosti přibližně 10 m. Každému hnízdu bylo přiděleno číslo, které bylo zapsáno spolu s ostatními údaji do karty a kromě toho i lihovým fixem na světlý kamínek, umístěný asi 5 cm od okraje hnízdní kotlinky směrem k proutku. Tento mechanismus umožnil spolehlivě identifikovat hnízdo v řadě sporných situací, například při selhání přesnosti GPS u blízkých hnízd. V biotopech, ve kterých šlo předpokládat, že následná zemědělská aktivita vylučuje možnost přežití hnízda do líhnutí, bylo po dohodě s hospodařícími zemědělci přistoupeno k individuální ochraně hnízd. V předpokládaném směru jízdy zemědělské techniky byly ve vzdálenosti přibližně pěti metrů z obou stran umístěny bambusové tyče s konci zvýrazněnými červenou barvou. Takovéto značení umožní zemědělským pracovníkům hnízdo objet, aniž by došlo k jeho zničení. Takováto individuální ochrana zároveň významně nezvyšuje predanční riziko hnízda (Kragten et al. 2008, Zámečník in litt.)

U každého vejce byla posuvným měřítkem změřena délka a šířka (v náhodném bodě), s přesností na desetinu milimetru a vejce bylo označena římskou číslicí napsanou lihovým



fixem na ostrém pólu. Začátek hnízdění (inkubace) byl definován datem dokončení snůšky. U hnízd nalezených již s kompletní snůškou bylo datum počátku inkubace zpětně odhadnuto pomocí vodního testu (van Paassen et al. 1984). Pokud byla vejce v rámci jedné snůšky z hlediska inkubačních stadií vajec asynchronní, datum počátku inkubace snůšky byl odhadnut jako aritmetický průměr odhadů pro jednotlivá vejce.

Hnízda byla kontrolována přibližně v desetidenních intervalech, obvykle však častěji, z důvodu provádění odchytů, či dalších úkonů. Opakované návštěvy hnízd by u čejek neměly zvyšovat riziko predace (Fletcher et al. 2005, Kragten et al. 2008). Osud hnízda byl stanoven buď nalezením líhnoucích se kuřat nebo nepřímo, na základě presence či absence většího množství drobných úlomků skořápek v hnízdní kotlince. Ty zůstávají v hnízdě po líhnutí mláďat, nikoliv však po jeho predaci (Šálek & Šmilauer 2002, Mabee et al. 2006).

### **2.1.2. Odchyt samic**

Odchyt samic byl prováděn na hnízdě ve druhé polovině inkubační periody. K odchytu byly používány klecové pasti s padacími dvířky, vyrobené z pletiva se šestihrannými oky o průměru 6 cm. Vysoká flexibilita materiálu umožňovala umístění pasti i ve velmi členitém terénu, kde by umístění dostatečně velké sklopky bylo nemožné. K uvěznění samice v pasti došlo poté, co po příchodu na hnízdo podtrhla suché stéblo zapíchnuté mezi vejci uprostřed hnízda a podpírající padací dvířka. Vejce byla po dobu odchytu umístěna ve vyhřívaném boxu, aby nedošlo k jejich poškození odchyceným ptákem. Ve hnízdě byla nahrazena dřevěnými náhradami, které čejky bez problémů přijímají a inkubují (vlastní nepublikované údaje). Pokud samice nepřišla na hnízdo nejpozději do 1.5 hodiny od instalace pasti, byl odchyt ukončen. Kromě toho byly odchytové aktivity plánovány tak, aby odchycené samice mohly být vypuštěny nejpozději dvě hodiny před soumrakem. Vypouštění samic probíhalo poté, co jim byla do hnízda vrácena jejich vejce, aby po vypouštění nedocházelo k dalšímu rušení na lokalitě.

Odchycené samice byly v souladu s platnou kroužkovací licencí (číslo licence: 1082) označeny kroužkem Kroužkovací stanice Národního Muzea v Praze. Od roku 2014 byly navíc označeny barevně, což umožňuje jejich individuální rozpoznání stativovým dalekohledem i na vzdálenost přibližně 150 m. Barevné značení zahrnovalo oranžovou vlajku s dvoumístným kódem umístěnou na levé tibii a žlutý kroužek na pravé tibii.

V mezinárodní databázi projektů barevného značení bahňáků je vedeno pod referenčním číslem 3079 (<http://www.waderstudygroup.org/projects/colour-marking/>).

Odchycené samice byly zváženy pružinovou váhou PESOLA s přesností na jeden gram. Pomocí posuvného měřítka byl s přesností na desetinu milimetru změřen tarsus („Tar1“ dle Eck et al. 2011), zobák po proximální konec nozdry („BNprox“ dle Eck et al. 2011), hlava („HL“ dle Eck et al. 2011) a sternum („keel length“ dle Cresswell 1998). Poslední rozměr byl vzhledem k obtížnému měření a malé zkušenosti s jeho získáváním měřen dvakrát a výsledná hodnota byla získána jako aritmetický průměr těchto měření. Opakovatelnost v měření byla nicméně veliká ( $r=0,95$ ). Pomocí pravítek bylo dále změřeno křídlo („Wmaxb“ dle Eck et al. 2011), chocholka (dle Meissner et al. 2013), ocas („T1“ dle Eck et al. 2011) a černý pruh na ocase. Ten byl změřen následovně. Ocas byl jemně sevřen ze strany tak, aby navrchu zůstal vnitřní pár rýdovacích per. Následně bylo přiloženo průhledné měřítko tak, aby nula lícovala se začátkem černého pruhu (včetně nepravidelných výběžků tmavé barvy). Byla odečtena hodnota v místě, které protínala špička nejdelšího rýdovacího pera.

U samic byly určovány dvě věkové kategorie: dvouleté a starší, než dvouleté. K určení věku byla používána kritéria dle publikace Meissnera et al. (2013). Jako primární kritériem byla použita křídelní formule, pomocným kritériem byl dále tvar desáté ruční letky (bráno od středu křídla) a světlé skvrny na ní. Zjišťované parametry křídelní formule zahrnovaly pozici špičky desáté letky oproti ostatním letkám (Meissner et al. 2013), vzdálenost špičky desáté letky od vrcholu křídla v milimetrech a pořadové číslo letky tvořící vrchol křídla. Všechna tato měření byla prováděna při složeném křídle.

Dále byly odchycené samice nafoceny. Focení probíhalo ve stínu, kolmo na focenou část těla a s přiloženou barevnou škálou (BST13) a měřítkem v úrovni focené části těla. Foceny byly obě tváře, temeno, hrud' s dopředu nataženým zobákem, a svrchní i spodní strany obou roztažených křídel. Při focení křídel byla dále věnována pozornost pelichání per na křídlech, zejména loketních letek. U většiny odchycených ptáků bylo možno rozlišit dvě generace těchto per na základě barvy, opotřebování a tvaru (Jenni & Winkler 1994). Zapsáno bylo pořadové číslo a stáří každé loketní letky na obou křídlech.

### **2.1.3. Zjišťování párovacího statusu samic**

Zjišťování párovacího statusu odchycených samic probíhalo pomocí kontinuálních observací chování hnízdících ptáků (Byrkjedal et al. 1997, Šálek 2005). Jako polygamní byla brána hnízda, kde byl v průběhu jedné observace prokazatelně pozorován jeden samec inkubující obě hnízda, případně opakovaně vykazující teritoriální chování vzhledem k danému hnízdu (páření samice, hlídkování poblíž inkubující samice). Polygamní samice byly dále rozlišovány jako primární (tedy ty, které s daným samcem zahrnily dříve) a sekundární (Liker & Szekely 1999a). Jako prokazatelně monogamní byly brána pouze hnízda v koloniích s detailně známým párovacím rozvržením, či hnízda osamocená, nebo v malých skupinkách, kde bylo možné vyloučit existenci nenalezených hnízd na základě celkového počtu ptáků, vyskytujících se na lokalitě. V letech 2014 a 2015 byly využity velmi detailní observace z připravované diplomové práce Martiny Nacházelové. Vzhledem k obrovské variabilitě v inkubačním úsilí samců (tato práce) a nízké úspěšnosti odchytů (< 30%) však bylo možné spolehlivá data o párovacím statusu získat jen u velmi malého počtu úspěšně odchycených samic.

### **2.1.4. Záznam inkubační péče**

Záznam inkubační péče byl prováděn pomocí kamer umístěných ve vzdálenosti jeden až dva metry od hnízda. Používány byly drobné (cca 3 cm v průměru) kamery speciálně upravené pro použití v terénu, napojené na digitální videozáznamník (DVR) a napájené externí 12V baterií. K dispozici bylo deset kamer s nočním přisvícením a pět kamer bez nočního přisvitu, které byly použitelné pouze pro analýzu denní inkubace. Kamery byly umístěny od jihu, aby slunce nikdy nesvítlo přímo proti záběru kamery. Digitální záznamník i baterie byly zahrabány pod zem a zamaskovány tak, aby nezvyšovaly nápadnost hnízda. Obvyklá doba kontinuálního záznamu byla tři dny, v jejichž průběhu byly jakékoliv další práce na dané lokalitě omezeny na minimum (například kontroly líhnoucích se hnízd).

## **2.2. Příprava a zpracování dat**

Pokud není uvedeno jinak, veškeré analýzy a výpočty byly provedeny v prostředí programu R (R Core Team 2015). Konkrétní funkce a knihovny jsou dále citovány u jednotlivých analýz.

### 2.2.1. Obecné údaje o hnízdech

Jako měřítko rodičovské investice do analýz vstupoval průměrný objem vejce ve snůšce. Alternativní vyjádření, sumárním objemem všech vajec ve snůšce, by velmi silně penalizovalo trávající snůšky (ve vzorku 1-3, podle jednotlivých analýz). Zkušenosti přitom ukazují, že velká část snůšek se třemi vejci byla redukována částečnou predací, či poškozením vejce rodiči a jeho následným odklizením (vlastní nepublikované údaje). Objem vajec byl spočítán jako

$$V = 0,457 * L * B^2 \quad (1)$$

, kde  $V$  = objem vejce,  $L$  = délka vejce v mm,  $B$  = šířka vejce v mm (Galbraith 1988).

Jako údaj o načasování hnízdění v rámci sezony bylo bráno pořadí odhadovaného prvního dne inkubace v roce. Při analýzách shrnující údaje z více sezon bylo nutno se vypořádat s výraznými změnami v načasování hnízdění v rámci jednotlivých sezon (Kubelka & Šálek 2013). Proto bylo relativní načasování snůšky v těchto analýzách spočítáno dle vzorce

$$STI - \tilde{x}_{(STIrok)} \quad (2)$$

, kde  $STI$  je pořadové číslo prvního dne v roce, kdy dle odhadu začala inkubace daného hnízda a  $\tilde{x}_{(STIrok)}$  medián pro  $STI$  v rámci všech nalezených hnízd v daném roce. Pro rok 2014, kdy byly čejky chytány nejen v jižních ale i ve východních Čechách, byl určen medián pro obě oblasti zvlášť. Použité mediány a vzorky hnízd, na jejichž základě byly počítány, jsou uvedeny v tabulce 1.

**Tab. 1.** Medián (vyjádřený jako pořadové číslo dne v roce) počátku inkubace v jednotlivých oblastech a letech a počet hnízd, na jejichž základě byl vypočten. Terénní úsilí a jeho časová patrnost v průběhu sezony byly v případě jednotlivých datových souborů obdobné.

sezona	oblast	N hnízd	$\tilde{x}_{(STIrok)}$
2013	Českobudějovicko	144	109,5
2014	Královeshradecko	47	87
	Českobudějovicko	108	96

### 2.2.2. Ornamentace a pelichání odchycených samic

Fotografie odchycených čejek byly pomocí programu Zoner Photo Studio 17 standardizovány pro vzájemné porovnání pomocí ručního určení barevně neutrálního bodu v bílém poli na přiložené škále. Od každé čejky byly pořízeny výřezy obou tváří, hrudi a temena. Vzhledem k tomu, že každý ornament byl v terénu vyfocen dvakrát, byly stejným způsobem zpracovány obě fotografie, pro vyrovnání potenciálních rozdílů způsobených drobnými odchylkami pozice ptáka na fotografii. Takto upravené fotografie byly následně hodnoceny pěti osobami s terénními zkušenostmi s čejkou. Identita jednotlivých ptáků na fotografiích byla hodnotitelům v průběhu hodnocení neznámá a pořadí fotek bylo náhodné tak, aby dvě fotky stejného jedince nebyly nikdy hodnoceny v těsném sledu za sebou. Hodnocení probíhalo podle kritérií shrnutých v tabulce 2. Pro hodnocení rozsahu jednotlivých ornamentů byly hodnotitelům k dispozici vzory se škálou variability v daném znaku. Dále byl zjišťován přibližný rozsah předhnízdního pelichání, vyjádřený odhadem proporce per zimního šatu v ornamentech. Stará pera v ornamentech lze obvykle rozlišit pomocí barvy (světlejší, obvykle hnědá, či hnědozelená) a rozdílného stupně opotřebení (Jenni & Winkler 1994, Meissner et al. 2013).

**Tab.2.** Kritéria hodnocení melaninové ornamentace a rozsahu předhnízdniho pelichání na fotografiích odchycených samic.

č.	ornament	kritérium	rozsah	popis
1	Hrud'	ornament	1-5	Proporce bílé barvy na hrdle a hrudi od nejsvětější po nejtmaší, hodnoceno dle přiloženého vzorníku
2		pelichání	1-6	Proporce „starých“ per v hrudním ornamentu, na stupnici: 1- žádná, 2- ojedinelá pera, 3- do 25%, 4- do 50%, 5- do 75%, 6- nad 75%
3	Tvář	tvář	1-3	Proporce bílé barvy na tváři od nejsvětější po nejtmaší, hodnoceno dle přiloženého vzorníku
4		nadoční proužek	1-3	Výraznost světlého nadočního proužku nejsvětějšího po nejtmaší, hodnoceno dle přiloženého vzorníku
5		tmavý proužek	1-3	Výraznost tmavého proužku napříč tváři, hodnoceno dle přiloženého vzorníku
6		pelichání	1-6	viz. pelichání hrudi
7	Temeno	pelichání	1-6	viz. pelichání hrudi

Pro takto získaná hodnocení každého znaku byla spočítána opakovatelnost pomocí smíšených modelů s náhodným efektem jedince (Nakagawa & Schielzeth 2010), s pomocí funkce lmer, z knihovny lme4 (Bates et al. 2015). Opakovatelnost hodnocení byla vysoká ( $R_M > 0.86$ , Tab. 3) pro všechny zjišťované charakteristiky, s výjimkou pelichání hrudi, které proto bylo z následujících analýz vyloučeno. Zbylé charakteristiky byly zprůměrovány pro jednotlivé samice pomocí funkce ddply, knihovny plyr (Wickham 2011). Průměrné hodnoty znaku pro jednotlivé ptáky byly následně použity pro analýzu hlavních komponent, spočítanou pomocí funkce prcomp (R Core Team 2015), a to zvlášť charakteristiky určující rozsah ornamentů (č. 1,3,4,5 z Tab. 2) a zvlášť zbylé odhady rozsahu předhnízdniho pelichání (č. 6,7 z Tab.2). V prvním případě vysvětlila první osa PCA 81% celkové variability v datech a všechny proměnné s ní byly významně negativně

korelované ( $r > -0.86$ ). V druhém případě vysvětlila první osa PCA 82% variability a obě proměnné s ní byly rovněž významně negativně korelované ( $r > 0.90$ ). Pro testování hypotéz proto dále vstupovaly první osy PCA pro ornamentaci („PC1.ornamenty“) a pelichání („PC1.pelichani“), místo původních proměnných.

**Tab.3.** Opakovatelnost při hodnocení jednotlivých kritérií rozsahu melaninové ornamentace a rozsahu pelichání ( $R_M$ ), odhadnutá ze smíšeného modelu s náhodným efektem jedince (lmer). Tučně jsou vyznačeny hodnoty opakovatelnosti u kritérií použitých pro další analýzy.

č.	ornament	kritérium	$R_M$
1	Hrud'	ornament	<b>0.98</b>
2		pelichání	0.48
3	Tvář	tvář	<b>0.96</b>
4		nadoční proužek	<b>0.93</b>
5		tmavý proužek	<b>0.95</b>
6		pelichání	<b>0.93</b>
7	Temeno	pelichání	<b>0.86</b>

### 2.3.3. Rozměry a kondice odchycených samic

Korelační koeficienty rozměrů (hlava, zobák, křídlo, tarsus, sternum) naměřené na 43 odchycených samicích byly s výjimkou korelace „hlavy“ a „zobáku“ překvapivě nízké ( $r < 0.50$ ). Ani jejich vložení do analýzy hlavních komponent (funkce prcomp, R Core Team 2015) nepřineslo možnost redukce počtu proměnných. První osa vysvětlila pouze 35% variability a s žádnou osou nebyly významně korelovány více než dva rozměry. Jako měřítko velikosti v modelech byla zvolena délka křídla, jakožto rozměr, s významnými důsledky pro energetiku ptačího pohybu (Pennycuick 2008), používaný jako měřítko velikosti relativně běžně (Tella et al. 1997, Yong & Moore 1997, Lislevand & Byrkjedal 2004). Kondice ptáka byla následně odhadnuta jako reziduál z regrese třetí odmocniny váhy na délku křídla (Tella et al. 1997).

#### 2.2.4. Inkubační rytmy

Videozáznamy hnízd byly manuálně prohlíženy v programu AVS Media Player 4.2.3.106, který umožňoval rychlé prohlížení dlouhých úseků beze změny stavu tažením myši. Rychlost prohlížení byla přizpůsobena tomu, aby bylo možné detekovat i krátké přestávky v inkubaci, trvající jen několik vteřin. Za inkubační péči bylo považováno nejen inkubační sezení, ale i stínění hnízda stojícím ptákem při vysokých teplotách. Zaznamenáván byl začátek a konec jednotlivých inkubačních úseků s přesností na vteřiny. Začátek inkubačního úseku byl definován prvním zvednutím hlavy inkubujícího ptáka do vzpřímené pozice. Jedná se o vždy dobře detekovatelný a jasně ohraničený okamžik jak při dosedání na hnízdo, tak při začátku jeho stínění. Konec inkubace byl definován okamžikem, kdy se tělo ptáka dostalo zcela mimo kolmý průmět hnízdní kotlinky. Obracení vajec či změny pozice inkubujícího ptáka na hnízdě v průběhu inkubace tak byly brány jako součást daného inkubačního úseku. Pohlaví inkubujícího rodiče bylo určeno na základě ornamentace hrudi, tváře a délky chocholky. Uvedené znaky tvoří dostatečně spolehlivou kombinaci kritérií pro určení pohlaví (Meissner et al. 2013, vlastní nepublikované údaje) a všechny páry, jejichž inkubace byla zahrnuta do analýz, vykazovaly v uvedených znacích dostatečné rozdíly.

Celkově do analýzy vstoupilo 3774 inkubačních úseků (Ib) a 3888 inkubačních přestávek (Ig), zahrnující více než 188 000 minut známého inkubačního chování z celkem 199 dnů záznamu na 52 hnízdech. Sekvence na sebe navazujících inkubačních úseků a inkubačních přestávek, kdy inkubační péči zastává jedno pohlaví, byly sloučeny do takzvaných „inkubačních epizod“ ( $I_{E,F,M}$ ). Přestávky v inkubaci, při nichž docházelo ke střídání partnerů, byly připočítány do inkubační epizody partnera, který začínal inkubovat (Bulla et al. 2014a). Suma všech rodičovských úseků daného ptáka byla nazvána „inkubační přítomností“ ( $I_{a,F,M}$ ). Podíl času, který v rámci svého celkového inkubačního nasazení strávil pták inkubací, byl nazván „inkubačním úsilím“ ( $I_{c,F,M}$ ). Tyto proměnné byly podle potřeby agregovány pomocí funkcí `ddply` z knihovny `plyr` (Wickham 2011) a `sqldf` z knihovny `sqldf` (Grothendieck 2014). Grafické výstupy byly připraveny s pomocí funkcí knihovny `ggplot2` (Wickham 2009).

Do analýzy prediktorů inkubační péče jednotlivých partnerů byla zařazena pouze hnízda, u nichž se podařilo nashromáždit alespoň 24 hodin kontinuálního záznamu, nebo 15 hodin denního záznamu (u kamer bez nočního přísvisitu). Záznamy z těchto hnízd byly



dále rozděleny a agregovány na jednotlivé „hnízdodny“. Vzhledem k faktu, že v noci inkubuje u čejek pouze samice (Lislevand et al. 2004, tato práce) a navíc u části kamer chybělo noční přisvícení, byly uvedené sumární charakteristiky uvažovány pouze pro světlou část denní periody, konkrétně od 5:00 do 20:30. Každý „hnízdoden“ byl započat první inkubační událostí (Ib/Ig), která začala na začátku světlé části dne a ukončen poslední inkubační událostí, která skončila před setměním. Alternativně byl započat začátkem prvního inkubačního úseku (Ib) po instalaci kamery či ukončen koncem posledního inkubačního úseku před jejím odebráním od hnízda. Takto nastavený výběr dat obsahoval jen minimální množství časových úseků, pro něž nebylo možné určit pohlaví inkubujícího partnera, obvykle z důvodu silného deště, či porušeného souboru. Souhrnná doba těchto úseků byla 187 min, což představovalo přibližně 0.17 % z celkového množství analyzované „denní“ inkubace. Tyto úseky byly z datasetu odstraněny. Podobně tak byly z analýzy odstraněny první a poslední inkubační přestávky (Ig) pro každé hnízdo, tedy přestávky ovlivněné naší přítomností na lokalitě. Nakonec byly z datasetu odstraněny „hnízdodny“ zahrnující méně než 120 minut měřeného inkubačního času.

Dataset upravený pro analýzu inkubační péče jednotlivých pohlaví zahrnoval 103 918 minut, rozdělených do 170 „hnízdodnů“ ze 47 hnízd (2-6 dnů, medián=4, SD=0.82; 717-3399 minut, průměr=2211, SD=448,7). Pro jeden „hnízdoden“ bylo získáno v průměru 611 minut (125.5-926.1, SD= 262.43). Tento čas byl rozdělen mezi 6214 inkubačních událostí, konkrétně 3075 inkubačních úseků a 3139 inkubačních přestávek. Proporce samčí inkubační přítomnosti ( $I_{aM}$ ) nebyla korelovaná s celkovou analyzovanou dobou z daného „hnízdodne“ ( $r_s = 0.08$ ).

### **2.2.5 Příprava prediktorů samčí inkubační péče**

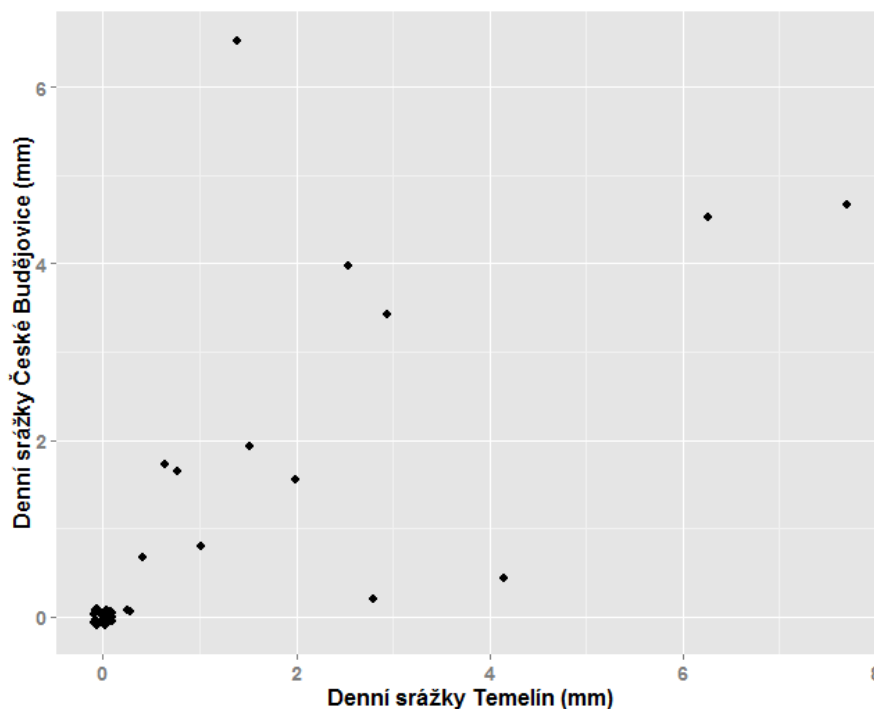
Pro hodnocení rozsahu melaninové ornamentace neodchycených samic, u nichž byly pořízeny videonahrávky inkubace, bylo, stejně jako u samic odchycených, použito subjektivní hodnocení pěti hodnotiteli s terénní zkušeností s čejkou. Vzhledem k horší kvalitě videí bylo však hodnoceno pouze jedno kritérium, a to proporce bílé barvy na hrdle. Z každého nahraného videozáznamu byly vystříženy dvě fotografie, na nichž je čejka v pozici s hrudí směrem ke kameře. Obě fotografie byly ze záběrů s kontrastujícími podmínkami (den/noc, samice stojící/sedící). Tyto byly hodnoceny hodnotiteli bez

znalosti identity konkrétního ptáka a v náhodném pořadí. Opakovatelnost hodnocení, spočítaná pomocí smíšeného modelu s náhodným efektem jedince (Nakagawa & Schielzeth 2010) byla rovněž vysoká ( $R_M > 0.96$ ).

Pro vyjádření klimatických podmínek byla použita komerčně získaná data z meteostanice v Českých Budějovicích (teplota, srážky) a v Temelíně (srážky) (Český hydrometeorologický ústav in litt.), přičemž celá oblast sběru dat leží mezi těmito dvěma stanicemi. Srážky i teplota byly získány pro každou hodinu, pro kterou byl do analýzy zahrnut alespoň jeden videozáznam. Do analýzy byla spočítána průměrná hodnota teploty mezi 5. a 21. hodinou pro každý „hnízdoden“.

Srážky byly pro stejnou dobu každého dne sečteny. Protože se celkové úhrny srážek mezi oběma stanicemi značně liší (Graf 1.), byl odhad srážkového úhrnu pro každé hnízdo počítán jako průměr srážkového úhrnu pro obě stanice vážený vzdálenostmi hnízda k oběma stanicím. Výpočty vzdáleností proběhly pomocí funkcí knihoven *sp* (Pebesma & Bivand 2005) a *rgeos* (Bivand & Rundel 2015). Vzhledem k velkému počtu nul v takto získaných odhadech denního srážkového úhrnu byl tento odhad následně zjednodušen rozdělením do tří kategorií ('1' = 0mm; '2' ≤ 2mm; '3' > 2mm).

**Graf 1.** Variabilita v denních srážkových úhrnech mezi meteorologickými stanicemi v Českých Budějovicích (48°57'N,14°27'E) a Temelíně (49°11'N,14°20'E), v období od 4.4.2015 do 15.5.2015.



Jako potenciální prediktor samčí inkubační péče byla dále použita hustota hnízdního uskupení čejek na lokalitě. Ta vystupovala opět jako kategoriální proměnná se třemi hladinami. Rozlišována byla osamocená hnízda, malé hnízdní skupinky (do pěti párů) a velké hnízdní kolonie (nad pět párů). Jako kritérium pro zahrnutí hnízd do hnízdního uskupení byla vzdálenost k nejbližšímu hnízdu menší než 100 m (Šálek 2005).

## 2.3. Statistické testování hypotéz

### 2.3.1. Vliv individuálních vlastností samic na načasování hnízdění a velikost vajec

Relativní načasování hnízdění ( $R_t$ ) a investice do hnízdního pokusu, vyjádřená jako průměrná velikost vejce ve snůšce ( $E_s$ ), byly jakožto vysvětlované proměnné použity do dvou samostatných lineárních modelů s normálním rozdělením ( $R_tM$ ,  $E_sM$ ). Vzhledem k očekávanému vztahu velikosti vajec a načasování snůšky (Galbraith 1988, Grønstøl 1997) bylo načasování přidáno jako kovariáta i do modelu s vysvětlovanou proměnnou

průměrné velikosti vajec. Původně uvažovaná kovariáta den odchyty v rámci inkubační periody nakonec do modelů přidána nebyla, neboť nebyla statisticky významným prediktorem kondice (GLM,  $P=0.68$ , estimate=0.067, SE=0.16) a její vztah k ostatním v modelech použitým prediktorům nelze předpokládat. Obdobné modely byly spočítány i pro subset čejek, pro něž byl znám stav pelichání loketních letek, kde byl jako prediktor přidán i celkový počet nově přepelichaných loketních letek na obou křídlech (RtMs, EsMs). Prediktory, používané v modelech, jsou shrnuty v tabulce 4. Rozměry a váha byly v modelech z-transformovány (Schielzeth 2010). Všechny modely byly následně redukovány zpětnou selekcí prediktorů („backward selection“) na minimální adekvátní model, zahrnující pouze signifikantní proměnné (Crawley 2013).

**Tab.4.** Souhrn proměnných, použitých jako prediktory v modelech vysvětlujících vliv individuálních vlastností samic čejky na relativní načasování hnízdění v rámci sezony (RtM), průměrnou velikost vejce ve snůšce (EsM) a ekvivalenty těchto modelů, spočítané na subsetu samic se známým rozsahem předhnízdního pelichání loketních letek (RtMs,EsMs).

č.	proměnná	kritérium	RtM	EsM	RtMs	EsMs
1	Věk	Druhý rok/starší než 2 roky	X	X		
2	Váha	Váha v g	X	X	X	X
3	Křídlo	Délka v mm	X	X	X	X
4	Kondice	Reziduály z $\text{lm}(\text{váha}^{1/3} \sim \text{křídlo})$	X	X	X	X
5	Chocholka	Délka v mm	X	X	X	X
6	Ocas	Šířka černého pruhu/délka ocasu	X	X	X	X
7	PC1.ornamenty	Skóre z 1. pca osy pro ornamentaci	X	X	X	X
8	PC1.pelichání	Skóre z 1. pca osy pro pelichání	X	X	X	X
9	Načasování	Den začátku inkubace		X		X
10	Letky	N přepelichaných loketních letek			X	X

### 2.3.2. Vliv individuálních vlastností samic na párovací status

Párovací status byl spolehlivě určen jen u velmi malého vzorku ( $n=12$ ). Identifikováno bylo pět monogamních a sedm polygynních samic. Z polygynních samic byly tři samice primární a čtyři sekundární. Velikost vzorku tedy v podstatě neumožňovala spolehlivé statistické vyhodnocení. Byla proto provedena neomezená ordinace metodou PCA (Šmilauer & Lepš 2014), zahrnující jako proměnné individuální vlastnosti odchycených čejek. Těmi byla PC1.ornamenty, PC1.pelichani, délka chocholky a proporce černé barvy na ocase jakožto znaky s potenciálním ornamentálním významem, a dále délka křídla a hmotnost (detaily k přípravě jednotlivých proměnných v předchozích kapitolách). Všechny použité proměnné byly centrovány a standardizovány. Do takto vzniklého ordinačního prostoru byly nadále promítnuty pozice jednotlivých čejek a propojeny pozice čejek se známým párovacím statutem. Analýza byla provedena v programu CANOCO 5 (Šmilauer & Lepš 2014)

### 2.3.3. Faktory ovlivňující inkubační chování partnerů

Byly připraveny celkem čtyři modely, pokoušející se vysvětlit jednotlivé složky inkubační péče. A to konkrétně inkubační přítomnost samce ( $I_{aM}$ ), inkubační úsilí samce ( $I_{cM}$ ) a inkubační úsilí samice ( $I_{cF}$ ) a celkové inkubační úsilí ( $I_c$ ). Prediktory použité pro dané modely jsou shrnuty v tabulce 5. Pro  $I_{cM}$  a  $I_{cF}$  byl do modelu navíc přidána inkubační přítomnost pohlaví, pro které byl model počítán. Pro  $I_c$  byla přidána inkubační přítomnost samce, umožňující lépe zhodnotit přínos samčí inkubace pro celkovou kvalitu inkubační péče. Všechny prediktory, s výjimkou kategoriálních proměnných, byly před vložením do modelu z-transformovány (Schielzeth 2010). Pro každou vysvětlovanou proměnnou byl s pomocí funkce `glmer` z knihovny `lme4` (Bates et al. 2015) spočítán smíšený model s náhodnými efekty pro binomické rozdělení. Jako náhodný efekt bylo v modelech použito hnízdo, a vzhledem ke značné overdispersi modelů i náhodný efekt „hnízdodne“ (Lee & Nelder 2000, Harrison 2014).

S pomocí funkce `dredge` z knihovny `MuMIn` (Bartoň 2014) byly dále spočítány sety modelů se všemi možnými kombinacemi pevných efektů, které byly následně srovnány na základě Akeikeho Informačního kritéria, upraveného pro malé velikosti vzorků ( $AIC_c$ ) (Burnham & Anderson 2002). Pro  $I_{aM}$  to bylo 128 a pro zbylé tři sety 256 modelů. Protože pořadí modelů srovnaných na základě  $\Delta AIC_c$  bylo velmi těsné, byly

zprůměrovány koeficienty pro jednotlivé prediktory přes celý set modelů. Tento přístup bylo možné použít zejména díky tomu, že prediktory v modelu nebyly vzájemně silně korelovány ( $r_s \geq 0.42$ ) (Arnold 2010). Vzhledem k tomu, že byly zprůměrovány celé sety modelů a šlo tedy o vyvážený design, kde byl každý z prediktorů zastoupen ve stejném počtu modelů, mohly být použity koeficienty vzniklé zprůměrováním pouze těch modelů, které daný prediktor obsahovaly (Burnham & Anderson 2002). Doplnkově byla spočítána relativní důležitost jednotlivých prediktorů, jako suma Akeikeho vah pro modely obsahující daný prediktor (Burnham & Anderson 2002).

**Tab.5.** Souhrn proměnných, použitých jako prediktory v modelech vysvětlujících inkubační chování partnerů. Konkrétně inkubační přítomnost samce ( $I_{aM}$ ), inkubační úsilí každého z partnerů ( $I_{cM}$ ,  $I_{cF}$ ) a celkové inkubační úsilí ( $I_c$ ).

č.	proměnná	popis	$I_{aM}$	$I_{cM}$	$I_{cF}$	$I_c$
1	Srážky	Suma srážek (3 kategorie)	X	X	X	X
2	Teplota	Průměrná teplota	X	X	X	X
3	Inkubační perioda	Pořadí dne v rámci inkubace	X	X	X	X
4	Načasování	Pořadí prvního dne inkubace v rámci roku	X	X	X	X
5	Snůška	Průměrná velikost vejce ve snůšce	X	X	X	X
6	Ornamentace	Proporce černé barvy na hrudi samice	X	X	X	X
7	Denzita	Velikost hnízdního uskupení (3 kategorie)	X	X	X	X
8	$I_{aM}$	Inkubační přítomnost samce		X		X
9	$I_{aF}$	Inkubační přítomnost samice			X	

### 3. VÝSLEDKY

#### 3.1. Vliv individuálních vlastností samic na načasování hnízdění a velikost vajec

Celkově bylo v letech 2013-2015 odchyceno 41 samic čejky, z nichž 6 (14 %) bylo dvouletých a 35 (86 %) starších dvou let. Pelichání loketních letek bylo možno zjistit u 32 samic, z nichž ovšem jen jediná byla dvouletá.

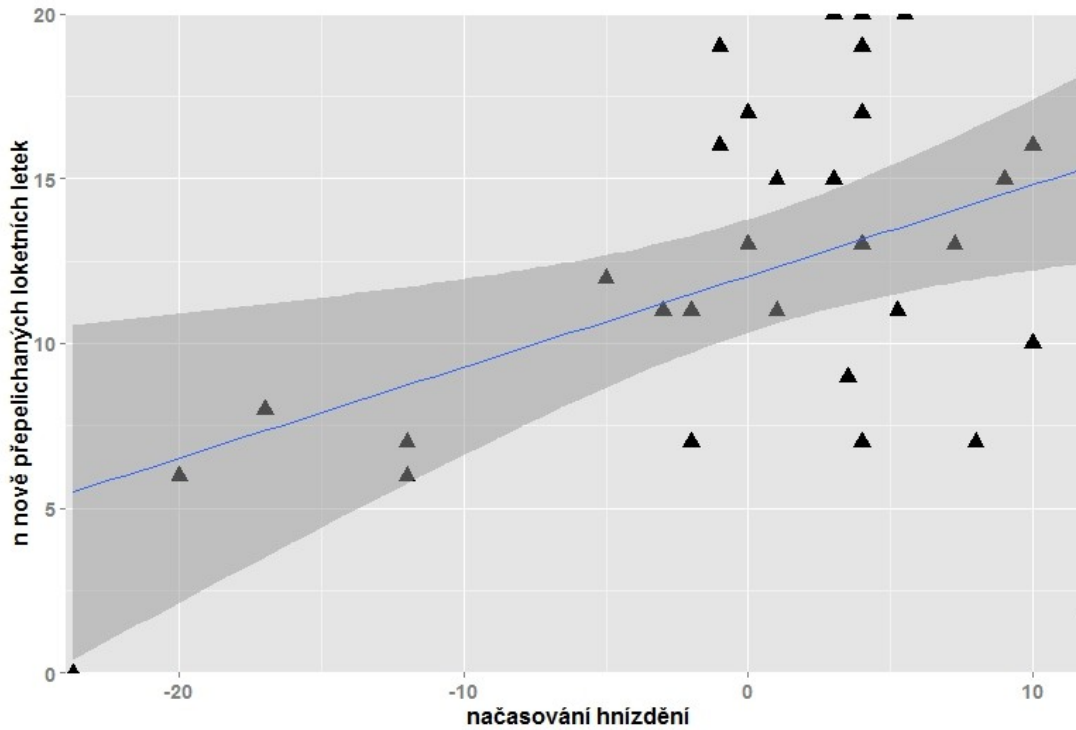
Průměrná velikost vajec nebyla signifikantně ovlivněna žádnou individuální vlastností samic. Jediným signifikantním prediktorem velikosti vajec bylo načasování hnízdění, a to jak v modelu zahrnujícím celý set odchycených samic ( $P=0.001$ , estimate=0.078, SE=0.02), tak v modelu spočítaném na subsetu samic, pro něž byl znám rozsah pelichání loketních letek ( $P=0.03$ , estimate=0.057, SE=0.02).

Načasování hnízdění bylo v modelu s celým setem statisticky významně ovlivněno rovněž jen jediným prediktorem, a to délkou křídla, přestože signifikance prediktoru byla na samé hranici pětiprocentního limitu ( $P=0.049$ , estimate=2.51, SE=1.23). V komplementárním modelu, omezeném na subset čejek se známým rozsahem pelichání, ovšem zůstaly významné prediktory tři: množství nově přepelichaných letek ( $P<0.001$ , estimate=5.15, SE=1.34), délka křídla ( $P=0.002$ , estimate=4.64, SE=1.41) a marginálně nesignifikantní PC1.ornamenty ( $P=0.058$ , estimate= -1.52, SE=0.77). Vzhledem k tomu, že výběr samic se známým pelicháním zahrnoval jen jednu dvouletou samici, která zároveň vykazovala extrémní hodnoty pro letky (0 přepelichaných letek), tak pro načasování hnízdění (-24, nejdříve v rámci všech odchycených samic), byl model nafitován znovu bez ní. Složení signifikantních prediktorů se tímto zásahem ovšem nezměnilo: letky ( $P=0.0068$ , estimate=4.25, SE=1.45), křídlo ( $P=0.02$ , estimate=3.72, SE=1.51), PC1.ornamenty ( $P=0.043$ , estimate= -1.61, SE=0.76). Model tedy predikoval pozdější hnízdění čejek s delšími křídly, více přepelichanými loketními letkami (Graf 2) a s výraznější melaninovou ornamentací<sup>2)</sup>

---

<sup>2</sup> záporný estimate u proměnné PC1.ornamenty je třeba interpretovat v souladu s tím, že všechny hodnocené znaky ornamentů byly silně negativně korelovány s první hlavní komponentou

**Graf 2.** Vztah mezi počtem předhnízdně přepelichaných loketních letek a načasováním hnízdění. Trend je zvýrazněn regresní přímkou vztahu (lm) a 95% konfidenčními intervaly.



### 3.2. Vliv individuálních vlastností samic na jejich párovací status

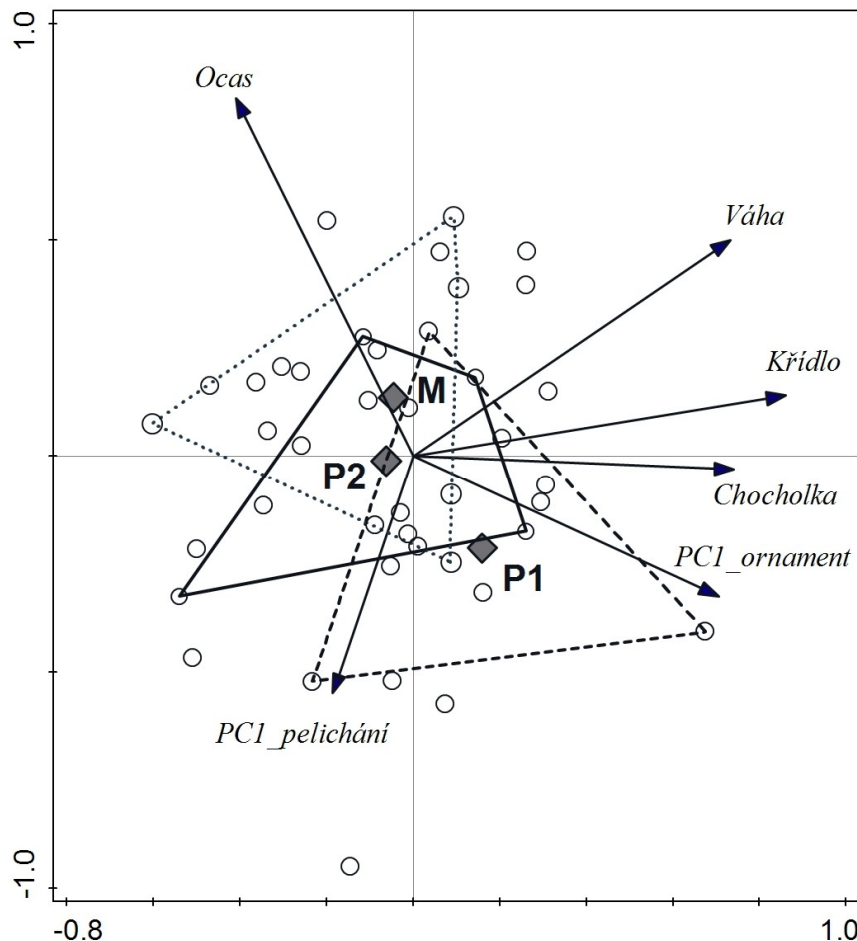
Vlastnosti mezi samicemi s různým párovacím statusem se výrazným způsobem nediferencovaly (Graf 3). Lehký náznak posunu k významnější ornamentaci polygamních (a zejména primárních) samic, stejně jako naopak trend monogamních samic k výraznějšímu melaninovému pruhu na ocase, je třeba interpretovat s nejvyšší mírou opatrnosti. Podobně je třeba nahlížet na srovnání průměrných hodnot v rámci jednotlivých kategorií (Tab. 6). I zde je vidět jistý náznak trendu, že primární samice mají výrazněji rozvinuté ornamenty. Například dřívější načasování sekundárních samic oproti samicím primárním je logický nesmysl.



**Tab. 6.** Průměrné hodnoty (aritmetický průměr) jednotlivých zkoumaných znaků zjištěné pro samice monogamní (M, n=5), primární samice v polygynních svazcích (P1, n=3), sekundární samice v polygynních svazcích (P2, n=4) a průměr pro všechny odchycené čejky ( $X_{pop}$ , n=41)

Č.	Znak	M	P1	P2	$X_{pop}$
1	PC1.ornamenty	0.71	<b>1.47</b>	0.70	0.02
2	PC1.pelichání	-0.85	<b>0.07</b>	0.03	0.01
3	Chocholka	65.80	<b>66.33</b>	65.85	64.7
4	Proporce černé barvy na ocase	<b>0.45</b>	0.42	0.44	0.44
5	Délka křídla	223.8.	<b>229.33</b>	222.00	225.58
6	Váha	219.60	221.67	<b>224.75</b>	222.05
7	Načasování hnízdění	5.70	3.08	<b>-0.37</b>	1.00
8	Průměrná velikost vajec	<b>23.78</b>	23.56	23.22	23.48

**Graf 3.** Ordinační diagram ukazující rozptyl samic se známým párovacím statutem v rámci ordinačního prostoru. Samice se stejným párovacím statutem jsou spojeny linií a označeny centroidem (M=monogamní samice, P1=primární samice v polygynních svazcích a P2=sekundární samice v polygynních svazcích).

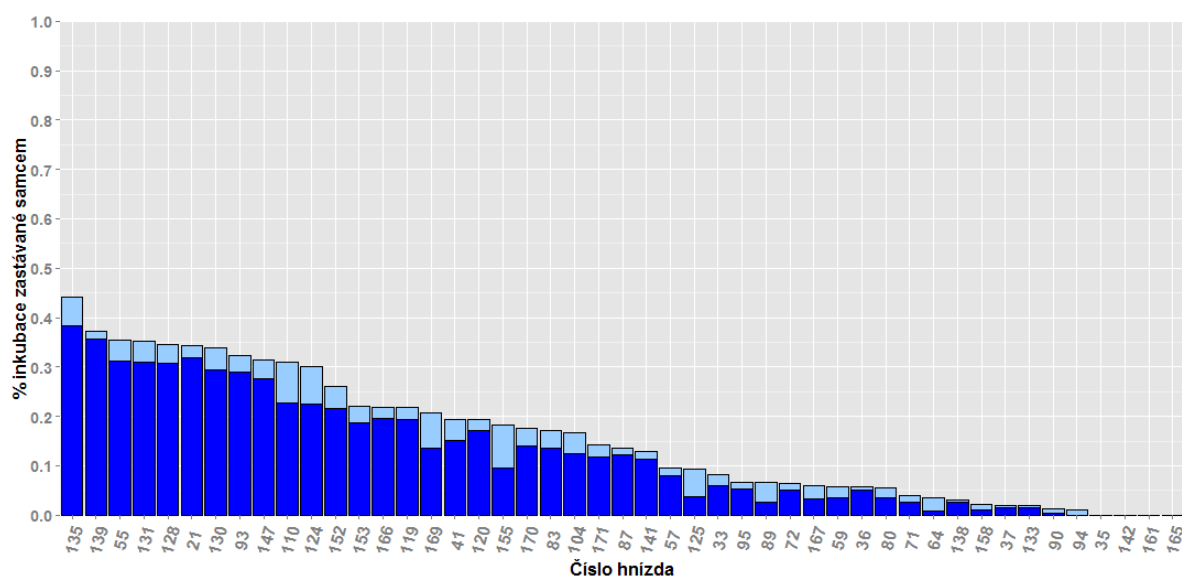


### 3.3. Deskripce inkubačního chování čejek

Inkubační péče byla u naprosté většiny sledovaných hnízd vykonávána biparentálně, pouze u čtyř sledovaných hnízd (8.5 %) nebyla samčí inkubace zaznamenána vůbec. U všech hnízd bylo množství poskytované péče vychýleno ve prospěch samic. Z celkového množství 187 223 minut známé inkubační péče jich připadá 161 223 na samice (85.8 %) a 26 671 na samce (14.2 %). Spočítáme-li tento poměr jako průměrnou proporci samčí péče vykonávanou po jednotlivých hodinách (pro vyrovnání rozdílů ve velikostech vzorku pro jednotlivé hodiny), odhad proporce inkubační péče vykonávané samcem se změní jen nepatrně, na 13.9 %. Mezi jednotlivými hnízdy se ovšem inkubační poměry velmi liší.

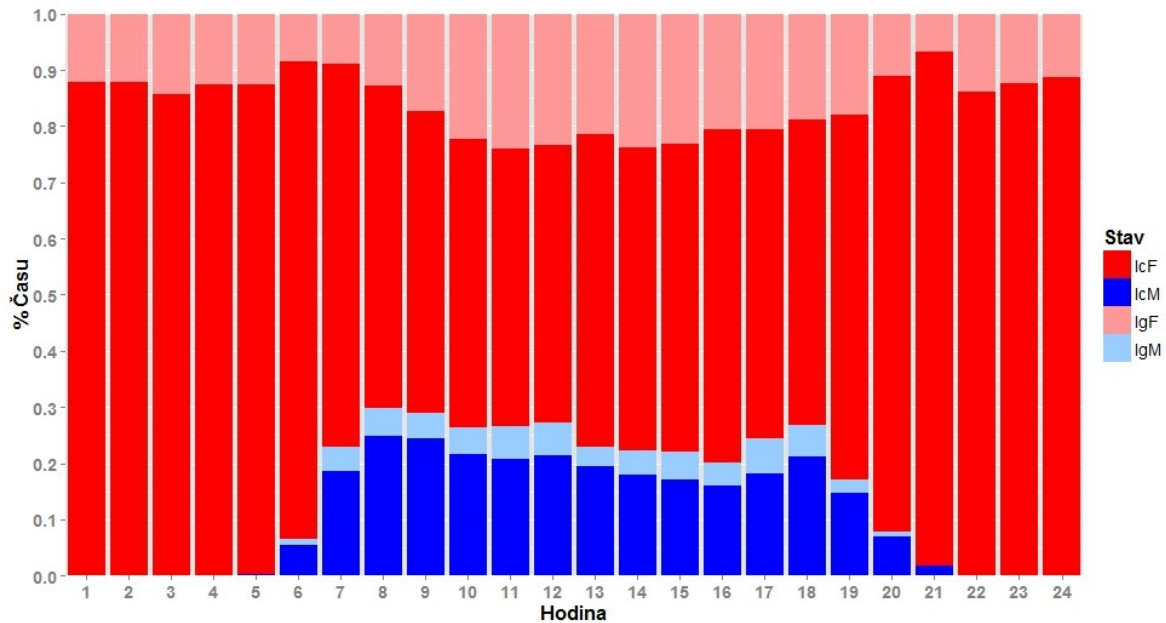
Souhrnná proporce samčí péče u biparentálně inkubovaných hnízd pro celou dobu záznamu daného hnízda se pohybovala mezi 1 % a 44 % ( $\bar{x}$ =15.5 %, medián=13.6 %, SD=0.12; graf 4).

**Graf 4.** Celková proporce samčí inkubační přítomnosti (celé sloupce) a skutečného inkubačního úsilí (tmavě modré části sloupců) pro jednotlivá hnízda.



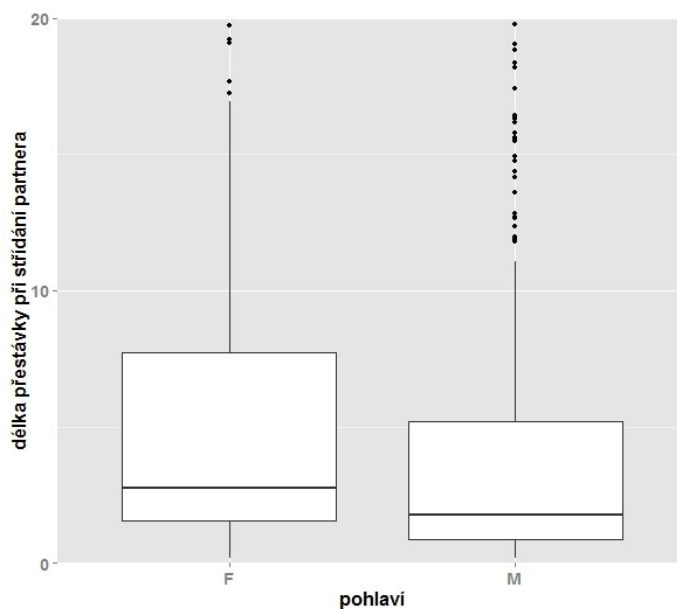
Rozložení samčí inkubační péče vykazovalo velmi výraznou cirkadiánní patrnost. Celkem 100 % zaznamenané péče samce se odehrálo mezi 04:00 a 21:00, respektive v době, kdy bylo alespoň částečně světlo (graf 5). Více než 94 % jí ale spadalo do mnohem užšího rozmezí a to 6:00 až 19:00. V průběhu světlé části dne měla samčí inkubační aktivita dva nepřilíš výrazné vrcholy, a to mezi sedmou a desátou ranní a dále mezi šestou a sedmou hodinou večerní.

**Graf 5.** Změny v průměrném množství a kvalitě poskytované inkubační péče v průběhu dne. Rozlišeny jsou kategorie inkubace samcem (IcM), přestávky v inkubačním sezení samce (IgM), inkubační sezení samice (IcF) a přestávky v inkubačním sezení samice (IgF)



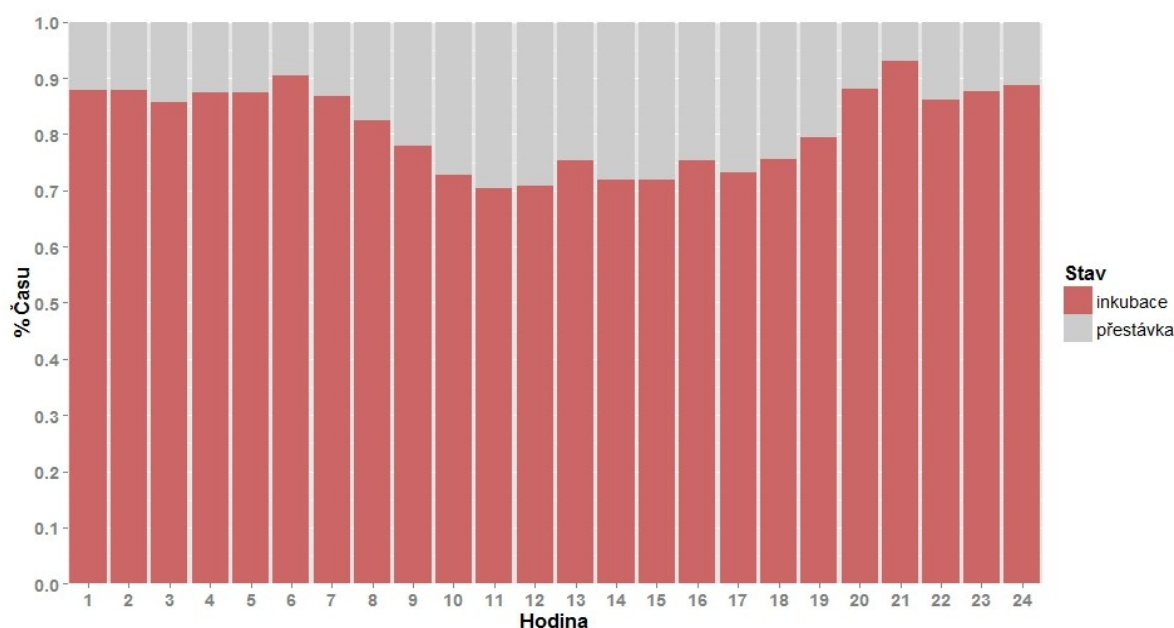
Frekvence střídání obou partnerů v průběhu dne se pohybovala mezi 0 a 25 ( $x=5.95$ , medián=5,  $SD=5.44$ ). Délka jednotlivých inkubačních epizod samců byla od 1 do 421 minut ( $x=53$ , medián=32,  $SD=61$ ). Délka nepřetržité inkubace se u samců pohybovala od několika vteřin po 237 minut ( $x=24.62$ , medián=16.68,  $SD=27.08$ ), zatímco u samic mohla nepřetržitá inkubace trvat i více než sedm hodin (maximum 452 minut,  $x=43.66$ , medián=25.18,  $SD=56.63$ ). Rozdíl mezi oběma pohlavími v průměrné délce nepřetržité inkubace byl silně průkazný ( $W=1640500$ ,  $P < 0.0001$ ). Délka přestávky při výměně partnerů trvala v průměru 8.5 minuty ( $SD=20.45$ ), přičemž delší přestávky nastávaly při střídání samce samicí ( $x=10.9$ , medián=2.73,  $SD=25.15$ ), než v opačném případě ( $x=6.00$ , medián=1.76,  $SD=13.34$ ) (Graf 6). I zde byl rozdíl mezi pohlavími silně statisticky významný ( $W=161740$ ,  $P < 0.0001$ ).

**Graf 6.** Rozdíly v délce inkubační přestávky ( $I_g$ ) před příchodem na hnízdo mezi pohlavími. Boxy v grafu představují medián a 25% a 75% kvantily. Extrémní hodnoty delší než 20 minut nejsou na grafu zobrazeny.



Celkové inkubační úsilí, tedy proporce času, po který bylo hnízdo jedním z partnerů inkubováno, bylo 81.4 % (vyjádřeno jako průměr inkubačního úsilí v jednotlivých hodinách v průběhu dne). Mezi jednotlivými hodinami se ovšem značně lišilo, s minimem v průběhu dne a maximem v nočních hodinách (min= 70.2 % , max= 93.1 % , SD=0.07; Graf 7).

**Graf 7.** Změny v celkovém inkubačním úsilí v průběhu dne



Celkové inkubační úsilí bylo obecně vyšší ve dnech se srážkami, byť statisticky signifikantní byl tento trend jen pro dny se srážkovým úhrnem  $> 2\text{mm}$  (Tab. 7). Naopak negativní trend v inkubačním úsilí byl patrný se zvyšujícími se teplotami. Dále byl patrný silně statisticky průkazný pozitivní efekt samčí inkubace. Prediktory inkubačního úsilí pro jednotlivá pohlaví jsou podrobněji rozebrány v kapitole 3.3.1. Zajímavou patrností je velmi výrazná suma Akeikeho vah získaná pro modely zahrnující jako prediktor velikost hnízdního uskupení („denzita“), která naznačuje trend k menšímu inkubačnímu úsilí, minimálně ve velkých hnízdních koloniích. Vzhledem k absenci statistické významnosti je však pravděpodobné, že se jedná jen o takzvanou „neinformativní proměnnou“ (podrobně. Arnold 2010).

**Tab. 7.** Shrnutí modelu, vysvětlujícího celkové inkubační úsilí ( $I_c$ ) pro jednotlivé „hnízdodny“ (zahrnuta je pouze světlá část dne). Uvedeny jsou průměrné koeficienty a hladiny signifikance pro modely se všemi možnými kombinacemi prediktorů a relativní důležitost vyjádřena sumou Akeikeho vah ( $\sum \omega_i$ ) pro všechny modely obsahující daný prediktor.

č.	Pevné efekty	Estimate	SE	P	$\sum \omega_i$
1	Intercept	1.275	0.295	<b>&lt;0.0001</b>	
2	Srážky <2mm	0.174	0.110	0.11	<b>1</b>
3	Srážky >2mm	0.674	0.159	<b>&lt;0.0001</b>	<b>1</b>
4	Teplota	-0.150	0.052	<b>&lt;0.01</b>	<b>0.96</b>
5	Inkubační perioda	0.074	0.052	0.17	0.47
6	Načasování	0.002	0.070	0.97	0.28
7	Snůška	-0.038	0.051	0.45	0.30
8	Ornamentace	0.024	0.060	0.69	0.27
9	Denzita (2-5 hnízd)	-0.161	0.251	0.52	<b>0.78</b>
10	Denzita (>5 hnízd)	-0.420	0.248	0.08	<b>0.78</b>
11	$I_{aM}$	0.002	0.0003	<b>&lt;0.0001</b>	<b>1</b>

### 3.3.1. Prediktory inkubačního chování partnerů

Inkubační přítomnost samce ( $I_{aM}$ ) byla pro jednotlivá hnízda specifická. Opakovatelnost mezi jednotlivými „hnízdodny“, odvozená z modelu s náhodným efektem hnízda, byla  $>0.94$  ( $GLMM_{binom}$ ). Nejvýznamnějším prediktorem samčí inkubační přítomnosti byla ornamentace samice, s tendencí zvýšit proporci inkubační péče výrazně ornamentovaným samicím (Tab. 8). Podobně pozitivní efekt na samčí inkubační přítomnost byl zjištěn s postupující inkubační periodou. Naopak negativní efekt měly vyšší teploty a překvapivě také silné srážky (>2mm za den). Ostatní prediktory se zdají být nevýznamné jak mírou signifikance tak relativní důležitostí vyjádřenou sumou Akeikeho vah.

**Tab. 8.** Shrnutí modelu vysvětlujícího inkubační přítomnost samce ( $I_{aM}$ ) pro jednotlivé „hnízdodny“ (zahrnuta je pouze světlá část dne). Uvedeny jsou průměrné koeficienty a hladiny signifikance pro modely se všemi možnými kombinacemi prediktorů a relativní důležitost vyjádřena sumou Akeikeyho vah ( $\sum \omega_i$ ) pro všechny modely obsahující daný prediktor.

č.	Pevné efekty	Estimate	SE	P	$\sum \omega_i$
1	Intercept	-2.051	1.147	0.07	
2	Srážky <2mm	-0.263	0.411	0.52	0.43
3	Srážky >2mm	-1.372	0.671	<b>0.04</b>	0.43
4	Teplota	-0.540	0.248	<b>0.03</b>	<b>0.76</b>
5	Inkubační perioda	0.784	0.320	<b>0.01</b>	<b>0.81</b>
6	Načasování	0.557	0.382	0.14	0.45
7	Snůška	0.179	0.327	0.55	0.58
8	Ornamentace	0.846	0.323	<b>&lt;0.01</b>	<b>0.75</b>
9	Denzita (2-5 hnízd)	-0.397	1.627	0.81	0.38
10	Denzita (>5 hnízd)	-1.807	1.594	0.26	0.38

Nejsilnějším prediktorem inkubačního úsilí ( $I_c$ ) byla v případě obou pohlaví celková inkubační přítomnost ( $I_a$ ) daného ptáka, která byla v obou případech silně signifikantní, ovšem vykazovala protichůdné trendy. Zatímco samci s větší inkubační přítomností inkubovali zároveň pevněji, samice vykazovaly se zvyšující se inkubační přítomností tendenci k větší proporci inkubačních přestávek ( $I_g$ ). V ostatních prediktorech inkubačního úsilí se obě pohlaví rozcházejí. Samci vykazují signifikantní záporný trend v inkubačním úsilí se zvyšující se teplotou. Samice naopak inkubují pevněji v deštivých dnech, a to i při malých srážkových úhrnech (<2mm za den). Vliv ostatní prediktory byl v obou případech statisticky nevýznamný (Tab. 9 a 10).



**Tab. 9.** Shrnutí modelu vysvětlujícího inkubační úsilí samce ( $I_{cM}$ ) pro jednotlivé „hnízdodny“ (zahrnuta je pouze světlá část dne). Uvedeny jsou průměrné koeficienty a hladiny signifikance pro modely se všemi možnými kombinacemi prediktorů a relativní důležitost vyjádřena sumou Akeikeho vah ( $\sum \omega_i$ ) pro všechny modely obsahující daný prediktor.

č.	Pevné efekty	Estimate	SE	P	$\sum \omega_i$
1	Intercept	1.491	0.53	<b>&lt;0.01</b>	
2	Srážky <2mm	0.172	0.234	0.46	0.25
3	Srážky >2mm	0.566	0.399	0.15	0.25
4	Teplota	-0.266	0.107	<b>0.01</b>	<b>0.87</b>
5	Inkubační perioda	0.028	0.119	0.81	0.26
6	Načasování	0.074	0.135	0.58	0.30
7	Snůška	-0.134	0.104	0.20	0.43
8	Ornamentace	-0.135	0.135	0.31	0.36
9	Denzita (2-5 hnízd)	-0.034	0.489	0.95	0.54
10	Denzita (>5 hnízd)	-0.499	0.489	0.31	0.54
11	$I_{aM}$	0.511	0.115	<b>&lt;0.0001</b>	<b>1.00</b>

**Tab. 10.** Shrnutí modelu vysvětlujícího inkubační přítomnost samice ( $I_{aF}$ ) pro jednotlivé „hnízdodny“ (zahrnuta je pouze světlá část dne). Uvedeny jsou průměrné koeficienty a hladiny signifikance pro modely se všemi možnými kombinacemi prediktorů a relativní důležitost vyjádřena sumou Akeikeho vah ( $\sum \omega_i$ ) pro všechny modely obsahující daný prediktor.

č.	Pevné efekty	Estimate	SE	P	$\sum \omega_i$
1	Intercept	1.394	0.372	<b>&lt;0.001</b>	
2	Srážky <2mm	0.325	0.119	<b>&lt;0.01</b>	<b>1.00</b>
3	Srážky >2mm	0.722	0.170	<b>&lt;0.0001</b>	<b>1.00</b>
4	Teplota	-0.090	0.060	0.13	0.52
5	Inkubační perioda	0.089	0.065	0.16	0.17
6	Načasování	-0.037	0.079	0.64	0.31
7	Snůška	0.001	0.064	0.98	0.31
8	Ornamentace	0.078	0.072	0.27	0.38
9	Denzita (2-5 hnízd)	-0.131	0.372	0.67	<b>0.64</b>
10	Denzita (>5 hnízd)	-0.429	0.308	0.16	<b>0.64</b>
11	$I_{aF}$	-0.182	0.050	<b>&lt;0.001</b>	<b>1.00</b>

## 4. DISKUZE

### 4.1. Vliv individuálních vlastností samic na načasování hnízdění a velikost vajec

Investice do reprodukce, vyjádřená jako průměrný objem vajec ve snůšce nebyla statisticky významně ovlivněna žádnou z testovaných individuálních charakteristik samic. Jediný prediktor, který se ukázal být významným, bylo relativní načasování hnízdění, což je ovšem velmi dobře známá patrnost, která byla již zjištěna jak u čejek (Šálek 1995), tak u ostatních druhů (Boersma & Ryder 1983, Rowe et al. 1994). Její pravděpodobnou příčinou je větší vlhkost v raných fázích sezony, zvyšující nabídku a dostupnost zemních kroužkoveců a dalších důležitých složek potravy čejek (Högstedt 1974). Samice jsou

následkem potravního komfortu v lepší kondici a jsou schopny více investovat do tvorby vajec (Galbraith 1988). Dalším důvodem může být fakt, že část pozdějších snůšek je tvořena náhradními hnízdními pokusy samic, kterým byla první snůška předována, či zničena zemědělskou technikou. Vejce v náhradních snůškách pak bývají rovněž menší (Hegyi & Sasvári 1998). Náhradní snůšky bohužel nelze spolehlivě rozpoznat bez známé identity samic, což může výrazně ztěžovat interpretaci řady zjištěných poznatků.

Výsledky provedené analýzy nicméně naznačují, že ornamentace, ani ostatní zahrnuté charakteristiky samic neslouží jako signál o jejich schopnosti alokovat zdroje do tvorby vajec. Ornamentace navíc nebyla korelována s kondicí, ani s velikostí samic. Zajímavým vedlejším výsledkem je, že kondice (ani samotná váha) nebyla závislá na fázi inkubační periody, v níž došlo k odchytu. Tento výsledek je v rozporu s řadou publikovaných prací napříč taxonomickým spektrem, které dokumentují významný pokles váhy v průběhu inkubační periody (Freed 1981, Aldrich & Raveling 1983, Gatti 1983), byť existují i studie dokumentující opak (Bryant 1979, Croll et al. 1991) s tím, že úbytek váhy bývá obecně nižší u druhů s biparentální inkubací (Williams 1996). U čejek byl úbytek váhy rovněž zdokumentován, ovšem pouze pro uniparentálně inkubující samice a samice inkubující náhradní snůšky (Hegyi & Sasvári 1998). Zdá se tedy, že i relativně malá proporce inkubační péče zastávaná samcem může pomoci udržet samici v dobré kondici po celou dobu inkubace. Podrobná diskuse významu inkubační péče samce v kontextu energetické náročnosti inkubace je provedena v následující kapitole.

Alternativně lze vysvětlení absence úbytku váhy v datech této studie hledat ve faktu, že minimálně část ztráty váhy samice v průběhu inkubace bývá způsobena resorpcí hypertrofních reprodukčních tkání, zejména vaječníků a vejcovodů (Williams 1996). Tyto procesy ale probíhají zejména v raných fázích inkubační periody. A vzhledem k tomu, že odchyty v rámci této studie byly záměrně prováděny až ve druhé polovině inkubační periody, by takto podmíněný úbytek váhy nemohl být zaznamenán.

Prediktory vysvětlující relativní načasování hnízdního pokusu v rámci sezony se značně lišily mezi dvěma spočítanými modely. V rámci celého datového souboru bylo načasování vysvětlováno jen délkou křídla, a to na samé hranici signifikance. Poté, co bylo do modelu přidán rozsah předhnízdního pelichání loketních letků, a zároveň byl datový soubor zúžen na samice, pro které byl tento rozsah znám, hned tři prediktory se ukázaly jako významné. Model navzdory menšímu množství zahrnutých samic

predikoval pozdější hnízdění čejek s více přepelichanými loketními letkami, delším křídlem a (na hranici statistické významnosti) i s větším rozsahem melaninové ornamentace. Tyto patrnosti jsou překvapivé hned z několika důvodů. K výhodám časného zahnízdění je kromě již zmíněné lepší potravní nabídky na začátku sezony a s ní souvisejícím trendům ve velikosti vajec potřeba připočítat i větší časový prostor pro náhradní hnízdění (Hegyi & Sasvári 1998), či dokonce vícenásobné snůšky (Blomqvist & Johansson 1994). Kromě toho, pokud by melaninová ornamentace měla signalizovat určité kvality samic, šlo by očekávat, že následný pohlavní výběr umožní nejrychleji zahnízdit právě samicím s výraznou ornamentací (Schonert et al. 2014), ať už prostřednictvím samčích preferencí (Amundsen & Pärn 2006), či prostřednictvím kompetice mezi samicemi (Liker & Szekely 1997).

Klíčem k porozumění zjištěným trendům by mohla být situace na zimovišti. Jedním z důvodů vzniku takovéto patrnosti může být změna potravních podmínek na zimovišti, v jejímž důsledku se pelichání stane energeticky náročnější a to se neobejde bez následků pro načasování návratu, případně kondici (Schroeder et al. 2009, Laurencó et al. 2010). Vzácným zdokumentovaným případem podobného mechanismu může být práce Schroederové et al. (2009). Podle ní samci břehoušů černoocasých (*Limosa limosa*) z nizozemské populace, kteří mají méně výrazný melaninem podmíněný svatební šat, jsou v průměru spárování se samicemi snášejícími větší vejce. Naopak samci, kteří investovali do předhnízdniho pelichání více byli v horší kondici a samice se kterými se spárovali, snášely menší vejce. Vliv na načasování hnízdění v rámci sezony ovšem nebyl v rámci studie významný. Pravděpodobný původ pozorovaných trendů hledají autoři v rozsáhlých biotopových změnách v zimovištích druhu, kde došlo v posledních desetiletích na přeměnu většiny mokřadů na rýžová pole. To sebou nese pravděpodobné zvýšení proporce rostlinné stravy v potravě a v důsledku toho lze očekávat zvýšení energetické náročnosti pelichání (Lindström et al. 1993).

Zimoviště našich populací čejek jsou rozprostřena na velkém území od severní Itálie, přes Francii a Španělsko až do Maroka, přičemž na severu zasahují až do Velké Británie (Cepák et al. 2008). Mezi jednotlivými zimovišti se mohou podmínky značně lišit, což může způsobovat značnou variabilitu v potravních podmínkách a tím i energetické náročnosti pelichání (Lindström et al. 1993). Jedinci se navíc mohou lišit v pelichacích strategiích (Jenni & Winkler 1994, Pérez & Hobson 2006). U několika druhů bylo rovněž

zjištěno, že načasování návratu i počátku hnízdění je individuálně specifické (Rees 1989, Battley 2006, Lourenco et al. 2011).

Interpretace dat z této studie je o to složitější, že pelichání loketních letek nebylo korelované se sledovaným rozsahem pelichání per v melaninových ornamentech. Nelze ovšem vyloučit, že je korelované například s rozsahem pelichání některých dalších per, zejména křídelních krovek, který nebyl zaznamenáván. K popsání interakcí mezi pelicháním, podmínkami na zimovištích a načasováním hnízdění nicméně bude zapotřebí rozsáhlý výzkum, za použití barevného značení (Lourenco et al. 2010), či analýzy stabilních izotopů (Pérez & Hobson 2006).

#### **4.2. Vliv individuálních vlastností samic na jejich párovací status**

Vzhledem k velmi malým velikostem vzorků pro jednotlivé párovací statusy samic bohužel není možné vyvodit v rámci této části studie solidní a statisticky podložené závěry. Prezentované výsledky je tedy nutno interpretovat jen s největší mírou opatrnosti. I přes velmi malé velikosti vzorků však lze v datech vysledovat slabý náznak jistých trendů. Zejména se zdá, že primární samice by mohly být v průměru ornamentovanější a větší, než jejich sekundární protějšky, stejně jako samice monogamní. Rozdíly v hodnotách jednotlivých znaků jsou nicméně i mezi samicemi se stejným párovacím statutem velmi výrazné. Kromě toho tento trend není v souladu se závěry předchozí části studie, které ukazují spíše na trend k pozdějšímu začátku hnízdění u větších a více ornamentovaných samic. Následující odstavce mají proto za cíl spíše diskutovat potenciál tématu pro budoucí výzkum a nastínit možné směry, kterými by se mohl ubírat.

Klíčovou otázkou je, zda ornamentace, případně jiné individuální charakteristiky samic mohou hrát roli ve vnitropohlavní kompetici, provázející vznik párovacích svazků (Liker & Székely 1997). Přestože se většina prací o signalizaci sociálního statusu zabývá ornamentací samců (Veiga 1993, Solberg & Ringsby 1997, Hoi & Griggio 2008), existuje i několik málo prací, dávajících do souvislosti ornamenty samic s jejich schopností vnitropohlavní kompetice (Sandell 1998, Tobias et al. 2012). V takovém případě lze ovšem předpokládat spíše trend k výraznější ornamentaci samic monogamních (Sandell 1998). Otázkou je, co je hlavním důvodem agrese mezi samicemi. Ta bývá zpravidla spojována s kompeticí o rodičovskou péči samce či potravní zdroje (Tobias et al. 2012). Rodičovská péče samce je u čejek velmi variabilní (Liker & Székely 1999a,b, Lislevand

2001, Lislevand et al. 2004, tato studie) a to prokazatelně i na úrovni hnízd patřících samicím se stejným párovacím statusem (Liker & Székely 1999a,b, Lislevand et al. 2004). Sporné ovšem mohou být i výhody plynoucí z kompetice o potravní zdroje, neboť ve zkoumané populaci se často potravní teritoria nepřekrývají s teritorií hnízdními (vlastní pozorování). Navíc vzhledem k velké míře predace mohou samice hnízdící ve větších koloniích z větší hnízdní hustoty i těžit, neboť predace se zdá být ve velkých koloniích, zejména v jejich centrech, mírnější (Šálek & Šmilauer 2002). Podle stejné studie totiž trpěly větší mírou predace hnízda umístěná na okrajích kolonií než v jejich centrech. Kompetičně silnější samice by proto mohly vážit výhody plynoucí z umístění hnízda uprostřed kolonie oproti výhodám monogamního párovacího statusu.

Do budoucna perspektivním přístupem k rozklíčování případné funkce ornamentace samic v rámci vnitropohlavní kompetice u čejky chocholaté by mohly být experimenty s agresí čejčích samic vůči samičím atrápám s variabilní ornamentací. Jedná se o metodu, kterou u čejek s úspěchem použili Liker a Székely (1997). Pakliže je intenzita samčí inkubační péče motivovaná rozsahem ornamentace příslušné samice, bylo by jistě zajímavé porovnat míru agrese mezi samicemi s obdobným nebo naopak kontrastujícím rozsahem ornamentů. Vzhledem k výše zmíněným patrnostem v míře predací rizika ve velkých koloniích by bylo logické předpokládat, že ornamentovanější samice budou spíše ochotné snést se v polygynním svazku se samicemi výrazně méně ornamentovanými, které nebudou schopny uzurpovat významnější podíl samčí inkubační péče a zároveň jim budou vytvářet „narázníkové pásmo“ vůči predaci.

V této studii použitá metoda přímých observací hnízd se ukázala jako velmi časově náročná a neefektivní. Spolu s velmi nízkou úspěšností odchytů a vysokou predací bylo proto spolehlivě možno určit párovací status jen u velmi malého vzorku odchycených samic. Do budoucna bude proto mnohem perspektivnější využití kamer k současnému nahrávání všech sousedních hnízd, což by mohlo umožnit spolehlivé určení i samců s velmi nízkou intenzitou inkubační péče.

#### **4.3. Inkubační rytmy čejek**

Výsledky analýzy inkubačního chování lze srovnat s výsledky několika předchozích studií, provedených ovšem na menších a především více fragmentovaných datových souborech (Parish & Coulson 1998, Liker & Székely 1999b, Lislevand 2001, Lislevand &

Byrkjedal 2004, Lislevand et al. 2004). Všeobecně se dá říci, že rozdělení inkubačního úsilí mezi partnery je u čejek významně nachýleno ve prospěch samic, a to prakticky u všech párů bez výjimky, přestože variabilita v inkubačním úsilí samců je značná. Tato studie udává nejnižší odhad průměrné proporce samčí péče (13.9 %), což ale může být způsobeno faktem, že většina ostatních studií byla založena pouze na observacích v průběhu světlé části dne (Liker & Székely 1999b, Lislevand 2001). Započítáním celého denního cyklu, tedy i noci kdy inkubuje pouze samice, je tedy logicky získán nižší odhad.

Původ vychýlení inkubační péče ve prospěch samice lze pravděpodobně hledat v čejčí polygynii, kdy jsou samci nuceni řešit kompromis mezi poskytováním rodičovské péče a snahou o získání dalších partnerů (Trivers 1972, Emlen & Oring 1977). Zajímavá je nicméně absence vztahu mezi inkubační péčí samce a velikostí hnízdního uskupení. Bylo by totiž na místě předpokládat, že ve větších koloniích bude více příležitostí pro získání dalších partnerů a tím i větší tlak na samce věnovat se jejich získávání na úkor péče o stávající hnízda. Lislevand a Byrkjedal (2004) nicméně ve shodě s výsledky této studie nezjistili po umělém odstranění vybraných hnízd žádnou změnu v chování okolních samců a navíc naprostá většina samic zahnízдила opětovně se stejným samcem. Podobně Lislevand et al. 2001 udávají jen slabou negativní korelaci mezi inkubací samců a jejich úsilím v toku, či soubojích s ostatními samci.

Samotný fakt, že samci čejek inkubují pouze v průběhu světlé části dne je rovněž zajímavý. U čejky byla sice tato patrnost již známa (Lislevand et al. 2004), napřič bahňáky se ovšem jedná o výjimku (Bulla in litt.). Přestože inkubační rytmy pravděpodobně nebyly zkoumány u žádného jiného druhu rodu *Vanellus*, existuje několik studií popisujících inkubační rytmy u kulíků rodu *Charadrius*, kteří jsou čejkám fylogeneticky blízce příbuzní (Baker et al. 2007). Rozdělení inkubačních povinností je u nich ovšem naprosto rozdílné. Naprostá většina studií potvrdila naopak převahu samčí inkubační péče v průběhu noci. Tato patrnost byla zjištěna u kanadského (*Ch. semipalmatus*) (Blanken & Noll 1998), zrzoočasého (*Ch. vociferus*) (Warnock & Oring 1996), či tlustozobého (*Ch. wilsonia*) (Thibault & McNeil 1995), což naznačuje, že se jedná o obecný trend. U kulíka falklandského (*Ch. falklandicus*) (St Clair 2010) a rezavotemenného (*Ch. ruficapillus*) (Ekanayake et al. 2015) byla zjištěna dokonce téměř absolutní diferenciacie inkubační péče mezi v noci inkubující samce a ve dne inkubující samice. Autoři druhé studie dávají tuto patrnost do souvislosti s pohlavním dimorfismem a rizikem predace. Experimentálně se jim podařilo dokázat vyšší míru predace umělých

hnízd s vedle umístěnou atrapou barevnějšího samce, než hnízd s atrapou samice. U čejek je sice rovněž patrný pohlavní dimorfismus s nápadněji zbarveným samcem (Meissner et al. 2013), ovšem čejky jsou přes svou nápadnost velmi efektivními aktivními obránci proti vizuálně se orientujícím predátorům (Elliot 1985, Kis et al. 2000), přičemž do ochrany hnízda se významněji zapojuje právě samec (Liker & Székely 1999). Ve zkoumané populaci probíhá převážná většina predačních událostí v noci a mají je na svědomí savčí predátoři, zejména liška obecná (*Vulpes vulpes*) (vlastní nepublikované údaje). Je proto pravděpodobné, že samci jsou schopni aktivní obranou hnízd vyrovnat potenciální zvýšení rizika predace v důsledku jejich nápadného vzhledu. Navíc může být právě v průběhu dne žádoucí přítomnost aktivněji bránícího pohlaví na hnízdě, nebo v jeho těsné blízkosti. Na druhou stranu právě v průběhu dne by bylo logické očekávat výraznější konflikt mezi výše zmíněnými aktivitami spojenými se získáváním dalších partnerů a rodičovskou péčí. Naprostá absence noční inkubace samců tak zůstává nevysvětleným fenoménem. Pro jeho objasnění by bylo mimo jiné zapotřebí důkladné popsání inkubačních patrností i u ostatních druhů rodu *Vanellus* a dalších příbuzných rodů.

Rovněž celkové inkubační úsilí zjištěné u čejek v rámci této studie (81.4 %) představuje ve srovnání s ostatními studii překvapivě nízkou hodnotu. Lislevand & Byrkjedal (2004) uvádějí u čejek v jižním Norsku inkubační úsilí okolo 88%. U ostatních, zejména biparentálních druhů bahňáků byly však často zjištěny hodnoty mnohem vyšší (Norton 1972, Bulla 2014). Jiná je situace u uniparentálních druhů, kde sice byly zjištěny i hodnoty nižší, ovšem zpravidla u velmi malých druhů (shrnuté v: Cantar & Montgomerie 1985). U větších druhů, jako jsou bekasina větší (*Gallinago media*), či kulík hnědý (*Eudromias morinellus*), dosahovalo inkubační úsilí i při uniparentální inkubaci hodnot okolo 90% (Løfaldli 1985, Kålås 1986). Zjištěných 81% se tedy u čejky jeví jako překvapivě nízké číslo. Je však třeba zdůraznit, že naprostá většina zmíněných dat o inkubaci bahňáků byla získávána v podmínkách s výrazně nižšími okolními teplotami. Průměrná denní teplota ve zkoumané oblasti byla 13.82°C (medián=13.92°C, 25% kvantil= 10.46°C, 75% kvantil= 16.96°C), nicméně s výraznými výkyvy v průběhu dne. To znamená, že teplotní podmínky mohly zejména v teplejších částech dne umožňovat výraznější uvolnění inkubačního úsilí. Podobný vztah mezi inkubačním chováním a teplotou prostředí popsali například Conway & Martin (2000) u severoamerických pěvců. Ve prospěch této hypotézy svědčí i minimálně dvě další zjištění. Zprv cirkadiánní



změny v průměrném inkubačním úsilí, s minimem v nejteplejších částech dne a s maximem v noci, kdy byly teploty v průměru výrazně nižší a inkubační úsilí se pohybovalo okolo 90%. Zadržím fakt, že inkubační úsilí bylo negativně ovlivněno rostoucí denní teplotou. Tento trend byl platný, jak u celkového inkubačního úsilí, tak u inkubačního úsilí samce. Pouze v případě inkubačního úsilí samice nebyl statisticky průkazný.

Alternativní vysvětlení nízkého inkubačního úsilí spočívá v hypotéze potravní limitace, předpokládající, že ptáci jsou ve svém inkubačním úsilí limitováni nedostatkem potravních zdrojů pro udržování vlastní kondice (Chalfoun & Martin 2007). Tato hypotéza souvisí v obecnějším kontextu s otázkou, jak velké benefity pro samice čejek může mít pomoc s inkubací ze strany samce. Vzhledem k malé proporcii inkubační péče, kterou zastávají samci je zřejmé, že převážnou většinu energetických nároků spojených s inkubací nese samice. Ty navíc výhradně zastávají péči v průběhu noci, a významně více péče ve dnech se srážkami. Kromě celkově větší proporce inkubační péče jsou tedy nuceny inkubovat v obdobích s většími energetickými požadavky na inkubaci (Williams 1996). Tomu, že samice může být v průběhu inkubace energeticky limitována, nepřímo nasvědčují i dvě další zjištění zahrnutá ve výsledcích této studie. Především to, že celková proporce času, po kterou bylo hnízdo inkubováno, silně závisela na míře, jakou k inkubaci přispíval samec. A zároveň, inkubační úsilí samice bylo nepřímo úměrné celkové proporcii inkubační péče, kterou zastávala. Přímé důkazy nicméně tato studie nepřináší. O něco více může naznačit studie Lislewanda et al. (2004) která dokumentuje pozitivní korelaci mezi kondicí odchycených samic a mírou, jakou přispíval samec k inkubaci jejich hnízda. I přestože autoři nerozklíčovali kauzalitu popsaného vztahu, zdá se pravděpodobné, že míra samčí inkubace může být pro samici z energetického hlediska přínosná. Na druhou stranu experimentální studie Bully et al. (2014) neprokázala významné energetické omezení dokonce ani u malého, v Arktidě hnízdícího bahňáka, jespáka srostloprstého.

Klíčovou otázkou této studie ovšem bylo vysledování faktorů, které mohou motivovat samce sedět více. Pro celkovou inkubační přítomnost samce se jako statisticky silně průkazný ukázal pozitivní efekt dvou prediktorů. A to samičí ornamentace a fáze inkubační periody. Obě proměnné mohou indikovat určitou hodnotu daného hnízdního pokusu a tím motivovat samce k výraznější rodičovské péči (Haig 1990). V rozporu s touto hypotézou ovšem na inkubační úsilí samce neměla žádný vliv velikost vajec, ani

načasování hnízdění, přestože obě proměnné mají významné důsledky pro kondici a přežívání kuřat (shrnuto v: Kubelka 2014), a tím i pro fitness daného samce.

S pokračující inkubací se zvyšuje pravděpodobnost, že se hnízdo úspěšně vylíhne a tím se zvyšuje jeho hodnota (Haig 1990). Vzhledem k tomu, že nebylo možné spolehlivě zjistit u dostatečného množství natáčených hnízd současný párovací status daných samců, nelze ovšem vyloučit, že větší míra inkubace v pozdějších fázích inkubační periody může být jen artefaktem toho, že polygynní samci začali více inkubovat po predaci jednoho z jejich hnízd.

Stejně tak, pokud by ornamentace samic ovlivňovala jejich párovací status, což nebylo v rámci této studie vlivem velmi malého vzorku odchycených samic se spolehlivě určeným párovacím statusem možné otestovat, vztah mezi množstvím inkubační péče a ornamentací samice by mohl být jen artefaktem obecně většího inkubačního úsilí vzhledem k primárním samicím. Tomu ovšem předešle publikované studie příliš nenasvědčují. Lislevand et al. (2004) neudávají žádný rozdíl mezi inkubačním úsilím samců monogamních a polygynních, s tím, že extrémní hodnoty (minima i maxima) zjistili u samců monogamních. K podobným výsledkům dospěli i Liker a Székely (1999), kteří sice zjistili obecně větší inkubační úsilí samců u monogamních hnízd, nelišilo se ovšem mezi hnízdy primární a sekundární samice v rámci polygynních svazků. Podobnému závěru nepřímou nasvědčuje i absence negativního vztahu mezi inkubační péčí samce a načasováním hnízdění, neboť obecně později hnízdící sekundární samice by musely logicky dostávat méně samčí péče, než jejich primární protějšky.

Lze tedy považovat za pravděpodobné, že je to skutečně rozsah samičích melaninových ornamentů, který motivuje samce k významnější inkubační péči. V rámci této studie sice samičí ornamentace nebyla potvrzena jakožto indikátor velikosti vajec ani načasování hnízdění, to ale nevylučuje její signální funkci například ve smyslu resistance vůči parazitům (Roulin et al. 2001), či obecně jako signál dobrých genů (Fisher 1958). Je třeba si uvědomit že pokud by ornamentace byla ovlivněna genetickou korelací mezi oběma pohlavími a měla zároveň funkci při pohlavním výběru u samců, investice do potomstva zplozeného s bohatě ornamentovanou samicí by pro samce zároveň znamenalo investici do „sexy synů“ (Weatherhead & Robertson 1979, Amundsen & Pärn 2006). To ovšem naráží na otázku, zda je výrazná melaninová ornamentace u samců čejky funkční v rámci pohlavního výběru. Jediná studie, která se funkcí samčí ornamentace u čejek zabývala,

naprosto selhala ve snaze spojit jakoukoliv složku samčí ornamentace s jejich gamií, či načasováním hnízdění (Schonert et al. 2014). K detailní znalosti funkce čejčích ornamentů bude tedy nutný další výzkum, který propojí detailní znalost párovacích statusů zkoumaných ptáků s jejich ornamentací a chováním.

Zjištěný vztah mezi inkubačním chováním samce a ornamentací samice je v souladu s hypotézou o rozdílné alokaci zdrojů (Burley 1986,1988). Pro přímý důkaz platnosti této hypotézy by nicméně bylo nutné provést manipulační experiment (Sheldon 2000). Nelze totiž vyloučit ani platnost komplementární hypotézy o rozdílném přístupu k partnerům (Burley 1988). Podle ní by kvalitní samice mohly získat samce schopné kvalitnější rodičovské péče. Za pravděpodobnější považuji ovšem platnost první hypotézy a to především z následujících důvodů. Většina dosavadních testů těchto hypotéz byla provedena u altriciálních druhů, v období krmení mláďat (Matessi et al. 2009, Mahr et al. 2012). V této situaci je ovšem mimořádně obtížné odlišit, zda jedinec péči odepírá, či zda jí není schopen v dostatečné míře zastávat, například v důsledku toho, že obsadil nekvalitní potravní teritorium (Sundberg & Larsson 1994, Mahr et al. 2012). Zrovna tak je těžké odlišit tyto dvě situace, je-li testovanou proměnnou intenzita obrany hnízda vůči predátorům (Matessi et al. 2009, Mahr et al. 2012). V případě inkubace čejčích samců si lze ovšem těžko představit, že by samec nebyl schopen navýšit intenzitu inkubační péče, pohybuje-li se průměrné inkubační úsilí samců okolo 14 % a kromě toho byla zdokumentována extrémní variabilita v inkubačním úsilí bez ohledu na párovací status samců (Lislevand et al. 2004). Pro to, že samec není inkubačí významně energeticky limitován, svědčí i již zmíněný fakt, že inkubační péče v průměru narůstá v průběhu inkubační periody a navíc je patrný i statisticky nesignifikantní trend k zvyšování inkubačního úsilí v průběhu sezony.

## **5. ZÁVĚR**

Studie zhodnotila vliv ornamentace a dalších individuálních vlastností samic čejky chocholaté na relativní načasování hnízdění a investici do reprodukce prostřednictvím průměrné velikosti vajec ve snůšce. Velikost vajec byla ovlivněna pouze načasováním dané snůšky, což je známý jev související s vývojem potravních podmínek v průběhu sezony. Oproti tomu u načasování hnízdění bylo zjištěno, že později začínají hnízdit čejky

s delším křídlem, větším rozsahem předhnízdního pelichání loketních letek a (na hranici statistické signifikance) větším rozsahem melaninové ornamentace.

Vzhledem k velmi malému množství odchycených samic se známým párovacím statutem nebylo možné kvalitně zhodnotit vliv individuálních vlastností samic na jejich párovací status.

Inkubační chování čejek vykazovalo podobné patrnosti jako v předešle publikovaných studiích, odhad průměrné proporce samčí péče, i celkového inkubačního úsilí v této studii jsou ovšem nejnižšími zjištěnými hodnotami, pravděpodobně v důsledku velkého vzorku dat rovnoměrně pokrývajícího celý denní cyklus.

Inkubační péče samce byla v souladu s hypotézou rozdílné alokace výraznější v pozdějších fázích inkubační periody a u hnízd patřících výrazněji ornamentovaným samicím. Předpoklad většího inkubačního úsilí samce u časných hnízd a u hnízd s většími vejci nebyl zaznamenán. Větší úsilí bylo charakteristické pro nižší denní teploty, ovšem v noci samci neinkubovali vůbec a při výskytu srážek výrazně méně než samice. To naznačuje absenci předpokládaného většího inkubačního úsilí samce v podmínkách vystavujících samici vyšším energetickým nákladům na inkubaci. Podobně ovšem nebyl zjištěn vztah mezi samčí inkubací a velikostí hnízdního uskupení, což naznačuje, že ani potenciál pro získávání dalších partnerů nemá na inkubační chování čejčích samců výrazný vliv.

## 6. LITERATURA

- Afton, A.D. (1980) Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. *Condor*, **82**, 132-137.
- Aldrich, T.W. & Raveling, D.G. (1983) Effects of experience and body weight on incubation behavior of Canada geese. *The Auk*, 100, 670-679.
- Amundsen, T. (2000) Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 149-155.
- Amundsen, T., Forsgren, E. & Hansen, L.T.T. (1997) On the function of female ornaments: male bluethroats prefer colourful females. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264, 1579-1586.

- Amundsen, T. & Pärn, H. (2006) Female coloration: a review of functional and nonfunctional hypotheses. In: Hill, G.E. & McGraw, K.J., *Bird coloration, Vol. 2: Function and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Andersson, S. (1996) Bright ultraviolet colouration in the asian whistling-thrushes (*Myiophonus* spp.). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **263**, 843-848.
- Andersson, A. & Amundsen, T. (1997) Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **264**, 1587-1591.
- Arnold, T.W. (2010) Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 1175– 1178.
- Badyaev, A.V. & Hill, G.E. (2000) Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, **69**, 153-172.
- Baker, A.J., Pereira, S.L. & Paton, T.A. (2007) Phylogenetic relationships and divergence times of Charadriiformes genera: multigene evidence for the Cretaceous origin of at least 14 clades of shorebirds. *Biology letters*, **3**, 205– 209.
- Bartoń, K. (2014) MuMIn: multi-model inference. R Package, Version 1.10.5. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates D, Maechler M, Bolker B and Walker S (2015). *\_lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4\_*. R package version 1.1-8, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Battley, P.F. (2006) Consistent annual schedules in a migratory shorebird. *Biology Letters*, **2**, 517-520.
- Berg., Å. (1993) Habitat selection by monogamous and polygamous lapwings on farmland – the importance of foraging habitats and suitable nest sites. *Ardea*, **81**, 99-105.
- Bergman, G. (1982) Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis fennica*, **59**, 77-83.
- Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. (1996) Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 385-399.

- BirdLife International. (2004) *Birds in Europe: Population Estimates, Trends and Conservation Status*. BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 12), Cambridge.
- Bivand, R & Rundel, C. (2015) rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R package version 0.3-11. <http://CRAN.R-project.org/package=rgeos>.
- Blanken, M.S. & Nol., E. (1998) Factors affecting parental behavior in semipalmated plover. *The Auk*, **115**, 166-174.
- Blomqvist, D., Johansson, O.C., 1994: Double clutches and uniparental care in Lapwing *Vanellus vanellus*, with a comment on the evolution of double-clutching. *Journal of Avian Biology*, **25**, 77-79.
- Blount, J.D., Surai, P.F., Nager, R.G., Houston, D.C., Møller, A.P., Trewby, M.L. & Kennedy, M.W. (2001) Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**, 29-36.
- Boersma, D. & Ryder, J.P. (1983) Reproductive performance and body condition of earlier and later nesting ringed-billed gulls. *Journal of Field Ornithology*, **54**, 374-380.
- Bókony, V., Garamszegi, L.Z., Hirschenhauser, K. & Liker, A. (2008) Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 1229-1238.
- Bonser, R.H.C. (1995) Melanin and the abrasion resistance of feathers. *The Condor*, **97**, 590-591.
- van den Bring, V., Henry, I., Wakamatsu, K. & Roulin, A. (2012) Melanin-based coloration in juvenile kestrels (*Falco tinnunculus*) covaries with anti-predatory personality traits. *Ethology*, **118**, 673-682.
- Britton, G., Liaaen-Jensen, S. & Phander, H. (eds.) (2008) *Carotenoids Volume 4: Natural Functions*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Brunton, D.H. (1988) Expenditure in reproductive effort of male and female Killdeer (*Charadrius vociferus*). *The Auk*, **105**, 553-564.
- Bryant, D.M. (1979) Reproductive costs in the house martin (*Delichon urbica*). *Journal of Animal Ecology*, **48**, 655-675.

- Bulla, M., Šálek, M. & Gosler, A.G. (2012) Eggshell spotting does not predict male incubation but marks thinner areas of a shorebird's shells. *The Auk*, **129**, 26–35.
- Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A.L. & Kempenaers, B. (2014a) Biparental incubation patterns in a high Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? *Behavioral Ecology*, **25**, 152-164.
- Bulla, M., Cresswell, W., Rutten, A.L., Valcu, M & Kempenaers, B. (2014b) Biparental incubation-scheduling: no experimental evidence for major energetic constraints. *Behavioral Ecology*, art098.
- Bulla, M., Stich, E., Valcu, M. & Kempenaers, B. (2015) Off-nest behaviour in a biparentally incubating shorebird varies with sex, time of day and weather. *Ibis*, **157**, 575-589.
- Burley, N. (1986) Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist*, **127**, 415-445.
- Burley, N. (1988) The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *The American Naturalist*, **132**, 611-628.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Burton, G.W. (1989) Antioxidant action of carotenoids. *The Journal of Nutrition*, **119**, 109-111.
- Byrkjedal, I., Grønstøl, G.B., Lislevand, T., Pedersen, K.M., Sandvik, H. & Stalheim, S. (1997) Mating systems and territory in Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis*, **139**, 129–137.
- Cantar, R.V. & Montgomerie, R.D. (1985) The influence of weather on incubation scheduling of the White-rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*): A uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour*, **95**, 261-289.
- Carey, C. (1980) The ecology of avian incubation. *BioScience*, **30**, 819-824.
- Cepák, J., Klvaňa, P., Škopek, J., Schröpfer, L., Jelínek, M., Hořák, D., Formánek, J. & Zárbynický, J. (2008) *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*. Aventinum, Praha.
- Cervencl, A., Esser, W., Maier, M., Oberdiek, N., Thyen, S., Wellbrock, A. & Exo, K.M. (2011) Can differences in incubation patterns of Common Redshanks *Tringa totanus* be explained by variations in predation risk? *Journal of Ornithology*, **152**, 1033-1043.

- Chalfoun, A.D. & Martin, T.E. (2007) Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour*, **73**, 579-585.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J. & Rowe, L. (2003) Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 41-47.
- St Clair, J.J.H., Herrmann, P., Woods, R.W. & Székely, T. Female biased incubation and strong diel sex-rolax in the Two-banded Plover *Charadrius falklandicus*. *Journal of Ornithology*, **151**, 811-816.
- Conway, C.J. & Martin, T.E. (2000) Evolution os passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, **54**, 670-685.
- Cordero, P.J., Wetton, J.H. & Parkin, D.T. (1999) Extra-pair paternity and male badge size in the House Sparrow. *Journal of Avian Biology*, **30**, 97-102.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (eds). (1983) Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The Birds of the Western Palearctic, Volume III: Waders to Gulls. Oxford University Press, Oxford.
- Crawley, M.J. (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Cresswell, W. (1998) Diurnal and seasonal mass variation in blackbirds *Turdus merula*: consequences for mass-dependant predation risk. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 78-90.
- Croll, D.A., Gaston, A.J. & Noble, D.G. (1991) Loss of mass in thick-billed murre. *The Condor*, **93**, 496-502.
- Darwin, C. (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London.
- Davies, N.B. & Lundberg, A. (1984) Food distribution and a variable mating systems in the dunnoek, *Prunella modularis*. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 895-912.
- Deeming, D.C. & Ferguson M.W.J. (1991) *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dumbacher, J.P. & Fleidcher, R.C. (2001) Phylogenetic evidence for colour pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **268**, 1971-1976.
- Dyrce, A., Witkowski, J. & Okulwicz, J. (1981) Nesting of ,timid‘ waders in the vicinity of ,bold‘ ones as an antipredator adaptation. *Ibis*, **123**, 542-545.



- Eck, S., Fiebig, J., Fiedler, W., Heynen, I., Nicolai, B., Töpfer, T. & Woog, F. (2011) *Measuring Birds/Vögel Vermessen*. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Minden.
- Ekanayake, K.B., Weston, M.A., Nimmo, D.G., Maguire, G.S., Endler, J.A., & Küpper, C. (2015) The bright incubate at night: sexual dichromatism and adaptive incubation division in open-nesting shorebird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**, 20143026.
- Elliot, R.D. (1985) The exclusion of avian predators from aggregations of nesting lapwings (*Vanellus vanellus*). *Animal Behaviour*, **33**, 308–314.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- Emlen, S.T. & Wrege, P.H. (2004) Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in Wattled Jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panama. *The Auk*, **121**, 391-403.
- Freed, L.A. (1981) Loss of mass in breeding wrens: stress or adaptation? *Ecology*, **62**, 1179-1186.
- Fisher, R.A. (1958) *The genetical theory of natural selection*. Dover Publications, New York.
- Fitzpatrick, S., Berglund, A. & Rosenqvist, G. (1995) Ornaments or offspring: coststoreproductive success restrict sexual selection processes. *Biological Journal of Linnean Society*, **55**, 251-260.
- Fletcher, K., Warren, P. & 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.
- Fry, C.H. (1969) Structural and functional adaptation to display in the standard-winged nightjar *Macrodipteryx longipennis*. *Journal of Zoology*, **157**, 19-24.
- Galbraith, H. (1988) Effect of egg size and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *Journal of Zoology*, **214**, 383–398.
- Gatti, R.C. (1983) Incubation weight loss in the mallard. *Canadian Journal of Zoology*, **61**, 565-569.

- Gomez, D. & Théry, M. (2007) Simultaneous crypsis and conspicuoucness in colour patterns: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. *The American Naturalist*, **169**, S42-S61.
- Grant, G.S. (1982) Avian incubation: egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. *Ornithological Monographs*, **30**, 1-75.
- Gray, D.A. (1996) Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. *American Naturalist*, **148**, 453-480.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. & Burke, T. (1999) Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **266**, 765-770.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. & Thuman, K.A. (2002) Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195-2212.
- Griffith, S.C., Parker, T.H. & Olson, V.A. (2006) Melanin- versus cartenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour*, **71**, 749-763.
- Griggio, M., Matessi, G. & Pilastro, A. (2003) Male Rock Sparrow (*Petronia petronia*) nest defence correlates with female ornamental size. *Ethology*, **109**, 659-669.
- Griggio, M., Valera, F., Casas, A. & Pilastro, A. (2005) Males prefer ornamented females: a field experiment of male choice in the rock sparrow. *Animal Behaviour*, **69**, 1243-1250.
- Griminger, P. & Scanes, C.G. (2012) Protein metabolism. In: Sturkie, P.D. *Avian Physiology*. Springer-Verlag, New York (4. edition).
- Grønstøl, G.B. (1996) Acrobatic components in the song-flight display of male Lapwings *Vanellus vanellus* as cues in female choice. *Ardea*, **84**, 45-55.
- Grønstøl, G.B., 1997: Correlates of Egg-Size Variation in Polygynously Breeding Northern Lapwings. *The Auk*, **114**, 507-512.
- G. Grothendieck (2014) sqldf: Perform SQL Selects on R Data Frames. R package version 0.4-10. <http://CRAN.R-project.org/package=sqldf>
- Gustafsson, L., Qvarnström, A. & Sheldon, B.C. (1995) Trade-offs between life-history traits and secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature*, **375**, 311-313.

- Hafsmo, J.E., Byrkjedal, I., Grønstøl, G.B., 2001: Simultaneous tetragyny in Northern Lapwing *Vanellus vanellus*. *Bird Study*, **48**, 124-125.
- Haftorn, S. (1988) Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the Physiological zero temperature‘ during their absences from the nest. *Ornis Scandinavica*, **19**, 97-110.
- Haig, D. (1990) Brood reduction and optimal parental investment when offspring differ in quality. *American Naturalist*, **136**, 550-556.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**, 384-387.
- Harper, D.G.C. (1999) Feather mites, pectoral muscle condition, wingth length and plumage coloration of passerines. *Animal Behaviour*, **58**, 553-562.
- Harrison, X.A. (2014) Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ekology and evolution. *PeerJ*, **2**, e616;
- Hausmann, F., Arnold, K.E., Marshall, N.J. & Owens, I.P.F. (2002) Ultraviolet signals in birds are special. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **270**, 61-67.
- Hegyí, Z. & Sasvari, L. (1998) Parental condition and breeding effort in Waders. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 41-53.
- Hildén, O. (1975) Breeding system of Temminck’s Stint *Calidris temminckii*. *Ornis Fennica*, **52**, 117-144.
- Hill, G.E. (1991) Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* **350**, 337-339
- Hill, G.E. (2002) *A red bird in a brown bag: the function and evolution of colorful plumage in the house finch*. Oxford University Press, New York.
- Hill, G.E. & Brawner III, W.R. (1998) Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **265**, 1105-1109.
- Hill, G.E. & McGraw, K.J. (2006a) *Bird coloration, Vol. 1: Mechanisms and measurement*. Cambridge, MA: Harward University Press.
- Högstedt, G. (1974) Length of the pre-laying period in the Lapwing *Vanellus vanellus* L. in relation to its food resources. *Ornis Scandinavica*, **5**, 1–4.

- Hill, G.E. & McGraw, K.J. (2006b) *Bird coloration, Vol. 2: Function and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Hoi, H. & Griggio, M. (2008) Dual utility of a melanin-based ornament in Bearded Tits. *Ethology*, **114**, 1094-1100.
- del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (eds). (1996) *Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Jawor, J.M. & Breitwisch, R. (2003) Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk*, **120**, 249-265.
- Jawor, J.M. & Winters, C.P. (2010) Testosterone and melanin face mask coloration in female northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Integrative and Comparative Biology*, **50**, E82.
- Jenni, L. & Winkler, R. (2011) *Moult and ageing of European passerines*. A&C Black.
- Johns, J.E. (1964) Testosterone-induced nuptial feathers in phalaropes. *The Condor*, **66**, 449-455.
- Jones, I.L. & Hunter, F.M. (1993) Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature*, **362**, 238-239.
- Jones, I.L. & Montgomerie, R. (1992) Least auklet ornaments: do they function as quality indicators? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **30**, 43-52.
- Kålås, J.A. (1986) Incubation schedules in different parental care systems in the Dotterel *Charadrius morinellus*. *Ardea*, **74**, 185-190.
- Kimball, R.T. & Ligon, J.D. (1999) Evolution of avian plumage dichromatism from proximate perspective. *The American Naturalist*, **154**, 182-193.
- Kimura, M. (1983) *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kingma, S.A., Szentirmai, I., Székely, T., Bókony, V., Bleeker, M., Liker, A. & Komdeur, J. (2008) Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous penduline tits *Remiz pendulinus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 1277-1288.
- Kirkpatrick, M. & Ryan, M.J. (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, **350**, 33-38.
- Kis, J., Liker, A. & Székely, T. (2000) Nest defence by Lapwings: observations on natural behaviour and an experiment. *Ardea*, **88**, 155-163.

- Kragten, S., Nagel, J.C. & De Snoo, G.R. (2008) The effectiveness of volunteer nest protection on the nest success of Northern Lapwings *Vanellus vanellus* on Dutch arable farms. *Ibis*, **150**, 667–673.
- Kubelka, V. (2014) Přežívání kuřat čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v zemědělské krajině. *Nepublikovaná diplomová práce*.
- Kubelka, V., Sládeček, M. & Šálek, M. (2014) Inter-specific nest scrape reuse in waders: Little Ringed Plovers taking over the nest scrapes of Northern Lapwings. *Bird Study*, **61**, 282-286.
- Kubelka, V. & Šálek, M. (2013) Vliv extrémního počasí na průběh hnízdění čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v roce 2013. *Sylvia*, **49**, 145–156.
- Küpper, C., Augustin, J., Kosztolányi, A., Burke, T., Flguerola, J., & Székely, T. (2009) Kentish versus snowy plover: phenotypic and genetic analyses of *Charadrius alexandrinus* reveal divergence of Eurasian and American subspecies. *The Auk* **126**, 839-852.
- Lanctot, R.B., Scribner, K.T., Kempenaers, B. & Weatherhead, P.J., (1997) Lekking without a paradox in the Buff-breasted Sandpiper. *The American Naturalist*, **149**, 1051-1070.
- Lande, R. (1980a) Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, **34**, 292-305.
- Lande, R. (1980b) The genetic covariance between characters maintained by pleiotropic mutations. *Genetics*, **94**, 203-215.
- Lank, D.B., Coupe, M. & Wynne-Edwards, K.E. (1999) Testosterone-induced male traits in female ruffs (*Philomachus pugnax*): autosomal inheritance and gender differentiation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **266**, 2323-2330.
- Lank., D.B., Smith, C.M., Hanotte, O., Ohtonen, A., Bailey, S. & Burke, T. (2002) High frequency of polyandry in a lek mating system. *Behavioral Ecology*, **13**, 209-215.
- Lourenço, P.M., Kentie, R., Schroeder, J., Groen, N.M., Hooimeier, J.C.F.W. & Piersma, T. (2011), Repeatable timing of northward departure, arrival and breeding in Black-tailed Godwits *Limosa l. limosa*, but no domino effect. *Journal of Ornithology*, **152**, 1023-1032.
- Lee, Y. & Nelder, J.A. (2000) Two ways of modelling overdispersion in non-normal data. *Applied Statistics*, **49**, 591-598.

- Leonard, M.L. (1990) Polygyny in Marsh Wrens: Asynchronous settlement as an alternative to the polygyny-threshold model. *The American Naturalist*, **136**, 446-458.
- Lifjeld, J.T. & Slagsvold, T. (1991) Sexual conflict among polygynous pied flycatchers feeding young. *Behavioral Ecology*, **2**, 106-115.
- Ligon, J.D. (1999) *The evolution of avian breeding systems*. Oxford University Press, Oxford.
- Liker, A. & Székely, T. (1997) Aggression among female lapwings, *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour*, **54**, 797-802.
- Liker, A. & Székely, T. (1999a) Mating pattern and mate choice in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ornis Hungarica*, **8-9**, 13-25.
- Liker, A. & Székely, T. (1999b) Parental behaviour in the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis*, **141**, 608-614.
- Lindström, Å., Visser, G.H. & Daan, S. (1993) The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiological Zoology*, **66**, 490-510.
- Linville, S.U., Breitwisch, R. & Schilling, A.J. (1998) Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Animal Behaviour*, **55**, 119-127.
- Lislevand, T. (2001) Male incubation in Northern Lapwings: effect on egg temperature and potential benefits to female. *Ornis Fennica*, **78**, 23-29.
- Lislevand, T. & Byrkjedal, I. (2004) Incubation behaviour in male Northern Lapwings *Vanellus vanellus* in relation to mating opportunities and female body condition. *Ardea*, **92**, 19-29.
- Lislevand, T., Byrkjedal, I., Grønstøl, G.B., Hafsmo, J.E., Kallestad, G.R. & Larsen, V.A. (2004) Incubation Behaviour in Northern Lapwings: Nocturnal Nest Attentiveness and Possible Importance of Individual Breeding Quality. *Ethology*, **110**, 177-192.
- Løfaldli, L. (1985) Incubation rhythm in the Great Snipe *Gallinago media*. *Holarctic Ecology*, **8**, 107-112.
- Mabee, T.J., Wildman, A.M. & Johnson, C.B. (2006) Using egg flotation and eggshell evidence to determine age and fate of Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology*, **77**, 163-172.

- Mahr, K., Griggio, M., Granatiero, M. & Hoi, H. (2012) Female attractiveness affects paternal investment: experimental evidence for male differential allocation in blue tits. *Frontiers in Zoology*, **9**, 14.
- de Marchi, G., Chiozzio, G. & Fasola, M. (2008) Solar incubation cuts down parental care in a burrow nesting tropical shorebird, the crab plover *Dromas ardeola*. *Journal of Avian biology*, **39**, 484-486.
- Matessi, G., Carmagnani, C., Griggio, M. & Pilastro, A. (2009) Male rock sparrows differentially allocate nest defence but not food provisioning to offspring. *Behaviour* **146**, 209-223.
- Mayfield, H. (1961) Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*, **73**, 255-261.
- McGraw, K.J. & Hill, G.E. (2000) Different effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 1525-1531.
- McGraw, K.J., Mackillop, E.A., Dale, J. & Hauber, M.E. (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *The Journal of Experimental Biology*, **205**, 3747-3755.
- McGraw, K.J., Wakamatsu, K., Ito, S., Nolan, P.M., Jouventin, P., Dobson, F.S., Austic, R.E., Safran, R.J., Siefferman, L.M., Hill, G.E. & Parker, R.S. (2004) You can't judge a pigment by its color: carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins, and domestic chickens. *The Condor*, **106**, 390-395.
- Meissner, W., Wójcik C., Pinchuk, P. & Karlionova N. (2013) Ageing and sexing series 9: Ageing and sexing the Northern Lapwing *Vanellus vanellus*. *Wader Study Group Bulletin*, **120** 32–36.
- Merilä, J., Sheldon, B.C. & Lindström, K (1999) Plumage brightness in relation to haematozoan infections in the greenfinch *Carduelis chloris*: Bright males are a good bet. *Écoscience*, **6**, 12-18.
- Muck, C. & Goymann, W. (2011) Throat patch size and darkness covaries with testosterone in females of a sex-role reversed species. *Behavioral Ecology*, **22**, 1312-1319.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, **85**, 935-956.

- Nordeide, J.T., Kekäläinen, J., Jahnunen, M. & Kortet, R. (2013) Female ornaments revisited – are they correlated with offspring quality? *Journal of Animal Ecology*, **82**, 26-38.
- Norton, D.W. (1972) Incubation schedules of four species of calidrine sandpipers at Barrow, Alaska. *The Condor*, **74**, 164-176.
- Olson, V.A. & Owens, I.P.F. (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 510-514.
- Owens, I.P.F., Burke, T. & Thompson, D.B.A. (1994) Extraordinary sex roles in the Eurasian Dotterel: Female mating arenas, female-female competition, and female mate choice. *The American Naturalist*, **144**, 76-100.
- Owens, I.P.F. & Wilson, K. (1999) Immunocompetence: a neglected life history trait or conspicuous red herring? *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 170-172.
- van Paassen, A.G., Veldman, D.H. & Beintema, A.J. (1984) A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl*, **35**, 173–178.
- Parish, D.M.B. & Coulson, J.C. (1998) Parental investment, reproductive success and polygyny in the lapwing, *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour*, **56**, 1161–1167.
- Parmelee, D.F. & Payne, R.B. (1971) On multiple broods and the breeding strategy of arctic sanderlings. *Ibis*, **115**, 218-226.
- Pärt, T. & Qvarnström, A. (1997) Badge size in collared flycatchers predicts outcome of male competition over territories. *Animal Behaviour*, **54**, 893-899.
- Pebesma, E.J. & Bivand, R.S. (2005) Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2), <http://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- Pennycuik, C. J. (2008). *Modelling the flying bird*. Elsevier.
- Pérez, G.E. & Hobson, K.A. (2006) Isotopic evaluation of interrupted molt in northern breeding population of the loggerhead shrike. *The Condor*, **108**, 877-886.
- Piersma, T. & Jukema, J. (1993) Red Breasts as honest signals of migratory quality in a long-distance migrant, the bar-tailed godwit. *The Condor*, **95**, 163-177.
- Piersma, T., Mendes, L., Hennekens, J., Ratiarison, S., Groenewold, S. & Jukema, J. (2001) Breeding plumage honestly signals likelihood of tapeworm infestation in females of a long-distance migrating shorebird, the bar-tailed godwit. *Zoology*, **104**, 41-48.



- Pilastro, A., Griggio, M. & Matessi, G. (2003) Male rock sparrows adjust their breeding strategy according to female ornamentation: parental or mating investment? *Animal Behaviour*, **66**, 265-271.
- Pitelka, F.A., Holmes, R.T. & MacLean, S.F. (Jr.) (1974): Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. *American Zoologists*, **14**, 185-204.
- Prota, G. (1992) *Melanins and melanogenesis*. Academic Press, London.
- Pryke, S.R., Andersson, S. & Lawes, M.J. (2001) Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution*, **55**, 1452-1463.
- Quesada, J. & Senar, J.C. (2007) The role of melanin- and carotenoid-based plumage coloration in nest defence in the Great Tit. *Ethology*, **113**, 640-647.
- Qvarnström, A. (1999) Different reproductive tactics in male collared flycatchers signalled by size of secondary sexual character. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **266**, 2089-2093.
- Qvarnström, A., Pärt, T. & Sheldon, B.C. (2000) Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature*, **450**, 344-347.
- R Development Core Team. (2010) R: A language and environment for statistical computing, <http://www.r-project.org/>
- Rees, E.C. (1989) Consistency in the timing of migration for individual Bewick's swans. *Animal Behavior*, **38**, 384-393.
- Rohde, P.A., Johnsen, A. & Lifjeld, J.T. (1999) Parental care and sexual selection in the Bluethroat, *Luscinia s. svecica*: A field-experimental test of the differential allocation hypotheses. *Ethology*, **105**, 615-663.
- Roulin, A. (1999) Nonrandom pairing by male barn owls (*Tyto alba*) with respect to a female plumage trait. *Behavioral Ecology*, **10**, 688-695.
- Roulin, A., Jungi, T.W., Pfister, H. & Dijkstra, C. (2000) Female barn owls (*Tyto alba*) advertise good genes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 937-941.
- Roulin, A., Riols, C., Dijkstra, C. & Ducrest, A-L. (2001) Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology*, **12**, 103-110.

- Rowe, L., Ludwig, D. & Schluter, D. (1994) Time condition and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist*, **143**, 698-722.
- 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 of London B: Biological Sciences*, **265**, 1307-1311.
- Savalli, U.M. (1995) The evolution of bird coloration and plumage elaboration. *Current ornithology*, **12**, 141–190.
- Schamel, D., Tracy, D.M., Lank, D.B. & Westneat, D.F. (2004) Mate guarding, copulation strategies and paternity in the sex-role reversed, socially polyandrous red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 110-118.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology & Evolution*, **1**, 103-113.
- Schonert, B., Bykjedal, I. & 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.
- Schroeder J., Lourenço P.M., van der Velde M., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C. & Piersma T. (2008) Sexual dimorphism in plumage and size in Black-tailed Godwits *Limosa limosa limosa*. *Ardea*, **96**, 25–37
- Schroeder, J., Lourenço P.M., Hooijmeijer J.C.E.W., Both C. & Piersma T. (2009) A possible case of contemporary selection leading in sexual plumage dimorphism in a grassland-breeding shorebird. *Behavioral Ecology*, **20**, 797-807.
- Sekiz, S.S., Scott, M.L. & Nesheim, M.C. (1975) The effect of methionine deficiency on body weight and energy utilization in the chick. *Poultry Science*, **54**, 1184-1188.
- Senar, J.C., Camerino, M., Copete, J.L. & Metcalfe, N.B. (1993) Variation in black bib of the eurasian siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *The Auk*, **110**, 924-927.
- Seymour, R.S., Vleck, D. & Vleck, C.M. (1986) Gas exchange in the incubation mounds of megapode birds. *Journal of Comparative Physiology B.*, **156**, 773-782.
- Sheldon, B.C. (2000) Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 397-402.

- Sheldon, B.C. & Ellegren, H. (1999) Sexual selection resulting from extrapair paternity in collared flycatchers. *Animal Behaviour*, **57**, 285-298.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J.T. (1994) Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *The American Naturalist*, **143**, 59-94.
- Solberg, E.J. & Ringsby, T.H. (1997) Does male badge size signal status in small island populations of House Sparrows, *Passer domesticus*? *Ethology*, **103**, 177-186.
- Sonerud, G.A. (1992) Nest predation may make the „deception hypothesis“ unnecessary to explain polygyny in the Tengmalm’s owl. *Animal behaviour*, **43**, 871-874.
- Studd, M.V. & Robertson, R.J. (1985) Sexual selection and variation in reproductive strategy in male yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **17**, 101-109.
- Stutchbury, B.J. & Robertson, R.J. (1987) Signaling subordinate and female status: two hypotheses for the adaptive significance of subadult plumage in female tree swallows. *The Auk*, **104**, 717-723.
- Sundberg, J. & Dixon, A. (1996) Old, colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour*, **52**, 113-122.
- Székely, T. & Cuthill, I.C. (2000) Trade-off between mating opportunities and parental care: brood desertion by female Kentish plovers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**, 2087-2092.
- Székely, T., Thomas, G.H. & Cuthill, I.C. (2006) Sexual conflict, ecology, and breeding systems in shorebirds. *BioScience*, **56**, 801-808.
- Székely, T., Kosztolányi, A., Küpper, C. & Thomas, G.H. (2007) Sexual conflict over parental care: a case study of shorebirds. *Journal of Ornithology* **148**, 211-217.
- Šálek, M. (1995) Změny velikosti snůšek vajec u čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*), v průběhu sezony. *Sylvia*, **31**, 16-25.
- Šálek, M. (2005) Polygamní hnízdění čejek chocholatých (*Vanellus vanellus*) na Písecku v jižních Čechách. *Sylvia*, **41**, 72-82.
- Šálek, M. & Šmilauer, P. (2002) Predation on Northern Lapwing *Vanellus vanellus* nests: the effect of population density and spatial distribution of nests. *Ardea* **90**, 51-60.

- Šmilauer, P. & Lepš, J. (2014) *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge university press.
- Šťastný, K., Bejček, V. & Hudec, K. (2006) *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001–2003*. Academia, Praha
- Tella, J.L., Forero, M.G., Donazar, J.A. & Hiraldo, F. (1997) Is the expression of male traits in female lesser kestrels related to sexual selection? *Ethology*, **103**, 72-81.
- Thibault, M., McNeil, R. (1995) Day- and night-time parental investment by incubating Wilson's Plovers in a tropical environment. *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 879-886.
- Thompson, C.W., Hillgarth, N., Leu, M. & McClure, H.E (1997) High parasite load in House Finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *The American Naturalist*, **149**, 270-294.
- Tobias, J.A., Montgomerie, R. & Lyon, B.E. (2012) The evolution of female ornaments and weaponry: social selection, sexual selection and ecological competition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **376**, 2274-2293.
- Tøien, Ø., Aulie, A. & Steen, J.B. (1986) Thermoregulatory responses to egg cooling in incubation bantam hens. *Journal of Comparative Physiology B*, **156**, 303-307.
- Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection In: Campbell, B., *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. University of California Los Angeles Aldline Publishing Company, Chicago.
- Turner, J.S. (1991) The thermal energetics of incubated eggs. In: Deeming, D.C. & Ferguson, M. *Egg Incubation: its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Veiga, J.P. (1993) Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the house sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution*, **47**, 1161-1170.
- Veiga, J.P. (1995) Honest signaling and the survival cost of badges in the House Sparrow. *Evolution*, **49**, 570-572.
- Veiga, J.P. & Puerta, M. (1996) Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **263**, 229-234.

- Velando, A., Lessells, C.M. & Márquez, J.C. (2001) The function of female and male ornaments in the Inca Tern: evidence for links between ornament expression and both adult condition and reproductive performance. *Journal of Avian Biology*, **32**, 311-318.
- Verner, J. & Wilson, M.F. (1969) Mating systems, sexual dimorphism, and the role of male North American passerine birds in the nesting cycle. *Ornithological Monographs*, **9**, 1-76.
- Vinze, O., Székely, T., Küpper, C., AlRashidi, M., Amat, J.A., Ticó, A.A., Burgas, T., Cavitt, J., Figuerola, J., Shobrak, M., Montalvo, T. & Kosztolányi, A. (2013), Local environment but not genetic differentiation influences biarental care in ten plover populations. *PLoS ONE*, **8**, e60998.
- Warnock, N. & Oring, L.W. (1996) Nocturnal nest attendance of Killdeers: more than meets the eye. *The Auk*, **113**, 502-504.
- Weatherhead, P.J. & Robertson, R.J. (1979) Offspring quality and the polygyny threshold: „The sexy son hypothesis“. *The American Naturalist*, **113**, 201-208.
- Wickham, H. (2009) *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer New York.
- Wickham, H. (2011). The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software*, **40**, 1-29. <http://www.jstatsoft.org/v40/i01/>.
- Williams, J.B. (1996) Energetics of avian incubation. In: Carey, C. Avian energetics and nutritional ecology. Springer US.
- Yong, W. & Moore, F.R. (1997) Spring stopover of intercontinental migratory thrushes along the northern coast of the Gulf of Mexico. *The Auk*, **114**, 263-278.
- Yosef, R., Zduniak, P. & Tryjanowski, P. (2012) Unmasking Zorro: functional importance of the facial mask in the Masked Shrike (*Lanius nubicus*). *Behavioral ecology* **23**, 615-618.
- Zahavi, A. (1975) Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, **53**, 205-214.
- Zahavi, A. & Zahavi, A. (1997) *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press, Oxford.
- Židková, L., Marková, V. & Adamík, P. (2007) Lapwing, *Vanellus vanellus* chick ringing data indicate a region-wide population decline in the Czech Republic. *Folia Zoologica*, **56**, 301–306.