

Kopulační aktivita racka chechtavého (*Larus ridibundus*)

Mating activity of the Black-headed Gull (Larus ridibundus)

Denisa Frantová

Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice;

Frantová D. 2007: Kopulační aktivita racka chechtavého (*Larus ridibundus*). *Sylvia* 43: 51–60.

Kopulační aktivita racka chechtavého (*Larus ridibundus*) byla sledována v hnízdní kolonii, která se nachází na 19 ostrůvcích rybníka Domin u Českých Budějovic. Racek chechtavý je monogamní, koloniálně žijící pták. Jedná se o druh, kde oba partneři silně investují do rodičovské péče a kde rozchod není výhodný ani pro jednoho člena páru, protože snižuje jejich vyhlídky na rozmnožování v příštím hnízdním období. Celkem bylo pozorováno 4713 kopulačních pokusů, převážnou většinu z nich (98 %) tvořily nevy nucené kopulační pokusy. Vynucené kopulační pokusy (2 %) nejsou u tohoto druhu běžné a zřejmě nepředstavují strategii samců vedoucí ke zvýšení počtu potomků. Dlouhodobá párová vazba racka chechtavého je spojena s vyšším reprodukčním úspěchem – je-li pár obnovován po více sezón jeho reprodukční úspěch se zvyšuje. Věrnost partnerů a posilování párové vazby je zřejmě v reprodukčním systému racka chechtavého výhodnější než vyhledávání mimopárových kopulací.

Copulation activity of the Black-headed Gull (Larus ridibundus) was observed in a breeding colony located on 19 islands in the fishpond Domin, České Budějovice, Czech Republic. In total, 4713 copulation attempts were observed. The majority of attempts (98%) were unforced ("pair") copulation attempts (PCA). Forced copulation attempts (FCA) are not frequent (2%) in this monogamous species and forced copulations (FC) do not seem to be the main male strategy for increasing the number of their offspring. In the Black-headed Gull the long-term pair-bonds are associated with increased reproductive success and the longer pairs remain together, the greater is their reproductive success. In such a mating system, mutual mate fidelity and strengthening the pair-bond seem to be more advantageous than seeking extra-pair copulations.

Keywords: Black-headed Gull, forced copulation, *Larus ridibundus*, mating activity

ÚVOD

Racek chechtavý (*Larus ridibundus*) je monogamní, koloniálně hnízdící druh. Pohlavní dimorfismus je velmi slabě vyvinut a na základě vnějších morfologických znaků lze pohlaví odlišit prakticky jen podle velikosti, hmotnosti a poměřováním délky zobáku (Cramp

1983). Krevní rozborů přinesly zjištění, že množství androgenů v krevní plazmě samců vztahované k množství androgenů v krevní plazmě samic mírně převyšuje poměr 2:0; a to pouze v období kladení vajec (Wingfield et al. 1982). U druhů se silně vyvinutým pohlavním dimorfismem kolísá poměr androgenů mezi pohlavími od 4 do 20. S tímto jevem

zřejmě souvisí to, že role obou partnerů jsou si do jisté míry podobné. Oba brání hnízdní teritorium a samice je schopna obhájit teritorium i sama. Oba rodiče společně pečují o mláďata. Páry se uzavírají minimálně na jedno hnízdní období, mohou však být obnovovány každoročně i po více let. Obnovení svazku přináší partnerům zřetelné výhody: vzájemná znalost z předchozího hnízdního období umožňuje zredukovat seznamovací rituál a dříve zahnízdit. Ptáci, kteří si udrží své partnery do příštího hnízdního období, mají prokazatelně vyšší produkci potomstva a větší pravděpodobnost vyvedení snůšky než ti, co partnera vystřídali (Mills 1973).

Důležitým faktorem pro udržení svazku je zřejmě dostatečné krmení samice samcem během dvoření. Tento akt není pouze rituálem, ale poskytuje samici zvláštní přísun potravy v období tvorby vajec, kdy má zvýšené energetické nároky (Wiggins & Morris 1986). Míra krmení samice samcem významně koreluje s hnízdním úspěchem (rybák obecný *Sterna hirundo*: Wiggins & Morris 1986). U těchto rybáků si nedostatečně krmené samice v příštím hnízdním období hledají nového partnera (Wiggins & Morris 1986).

Během fertilní periody samci racka chechtavého nehlídají své partnerky, jak to bylo pozorováno u jiných koloniálních druhů (např. alkoun úzkozobý *Uria aalge*: Birkhead et al. 1985). Není známo, jsou-li samice racků schopny skladovat sperma (sperm storage). Předpokládá se však, že ano, protože u všech ptačích druhů, u nichž byl tento jev zkoumán, se orgány pro skladování spermatu podařilo nalézt (Mills 1994). Rovněž není známa délka fertilní periody, tj. po jakou dobu může být sperma skladováno. U kachen McKinney et al. (1983) uvádí 17 dní. U koloniálních mořských ptáků je to 14 dní před snesením prvního vejce

a 1–2 dny nato (buňňák severní *Puffinus puffinus*: Perrins & Brooke 1976; buňňák lední *Fulmarus glacialis*: Hatch 1983).

Má práce se zaměřuje na podchycení výskytu mimopárových kopulací a určení jejich role v reprodukčním systému racka chechtavého. Pro monogamní druhy, kde oba partneři silně investují do rodičovské péče, Trivers (1972) předpověděl, že přírodní výběr by měl upřednostňovat samce, kteří používají tzv. „smíšenou strategii“. Kromě toho, že pomáhají vlastní samici vychovávat mláďata, snaží se prostřednictvím mimopárových kopulací s cizími samicemi zplodit co nejvíce potomků, při jejichž péči již nemusí asistovat. Ze studia hnízdní biologie monogamních ptáků vyplývá, že zejména u pěvců jsou mimopárové kopulace rozšířenou strategií užívanou samci i samicemi (Birkhead & Møller 1992). V souladu s hypotézou o maximalizaci vlastní fitness jsou samci prostřednictvím mimopárových kopulací schopni produkovat více potomků, o které nemusí pečovat. Stejně tak samice přijímající (případně si přímo vynucující) mimopárové kopulace od atraktivních samců si takto zlepšují kvalitu svého potomstva, o které přejímá rodičovskou péči neatraktivní partner-pěstoun. Existence těchto strategií u samců i samic pěvců je doložena mnoha příklady (Ford 1983; Westneat 1987a,b; Birkhead & Møller 1992). Rovněž u vodních ptáků se mimopárové kopulace ukázaly být běžným jevem (volavka rusohlavá *Bubulcus ibis*: Fujioka & Yamagishi 1981; čeled' Anatidae: přehled viz McKinney et al. 1983; polák vlnkovaný *Aythya affinis*: Afton 1985; alkoun úzkozobý *Uria aalge*: Birkhead et al. 1985; kachna divoká *Anas platyrhynchos*: Evarts & Williams 1987; racek australský *Larus novaehollandiae scopulinus*: Mills 1994). U čeledi Laridae existují kromě výše uvedené práce Millse (1994) ještě studie poskytující nepřímý důkaz o mimopárových kopulacích, to-

tiž nálezy oplozených vajec v hnízdech dvojic tvořených dvěma samicemi (racek západní *Larus occidentalis*: Hunt & Hunt 1977; racek mormonský *Larus californicus*: Conover et al. 1979; racek delawarský *Larus delawarensis*: Ryder & Somppi 1979).

METODIKA

Studovaná kolonie racků chechtavých se nacházela na rybníce Domin (49°00'16"N 14°26'20"E) v přírodní rezervaci Vrbenské rybníky u Českých Budějovic. Ptáci hnízdili na 19 ostrůvcích o rozloze 10–168 m² a v rozsáhlém porostu orobince (*Typha* sp.). V letech výzkumu kolonie čítala kolem 1500 párů. Bylinný porost ostrůvků tvořili zástupci čeledi Poaceae (*Glyceria*, *Calamagrostis*, *Poa*), ostřice (*Carex*), stromy a keře byly zastoupeny rody *Rubus*, *Sambucus*, *Salix*, *Alnus*, *Populus* a *Betula*. Na louce přiléhající k pravému břehu rybníka se po obě sezóny tvořilo hejno racků, tzv. klub (Cramp 1983). Klub vznikl po celou sezónu od jejího úplného počátku, převažující činností racků zde bylo dvoření a komfortní chování. Počet ptáků kolísal od 30 do 300.

Pozorování probíhala od konce března do konce května v letech 1996 a 1997. Po oba roky byly sledovány dva ostrovy (P1: 100 ex.; P2: 240 ex.), a to vždy po dobu jedné hodiny od východu slunce (tj. od 6:00 do 7:00). Tato pozorování poskytla materiál k podchycení sezónního trendu ve frekvenci kopulací. Dále jsem na základě pěti celodenních (6:00–20:00) sledování v průběhu sezóny 1997 vyhodnotila kopulační aktivitu během dne. Klub jsem sledovala příležitostně po celou sezónu, nicméně nepodařilo se mi nasbírat dostatek dat. Údaje uvedené ve výsledcích jsou tedy spíše orientační.

Pozorování jsem prováděla ze břehu. Vzdálenost od břehu k ostrovu P1 činí zhruba 15 m, nicméně ptáci jsou zde

zvyklí na bezmála stálou přítomnost lidí a předpokládám tedy, že je má přítomnost nijak neovlivnila. Vzhledem k relativní blízkosti sledovaných ostrovů od břehu a vzhledem k tomu, že kopulující páry jsou nápadné i na velkou vzdálenost, jsem se po většinu času obešla bez optiky. Pro větší přehlednost byly na ostrůvcích P1 a P2 umístěny barevně odlišné kolíky (délka 1 m) ve vzdálenosti cca 2 m od sebe. Byl to rovněž jediný, i když ne příliš spolehlivý, způsob, jak od sebe odlišit páry; protože se kolonie nachází v rezervaci a neměla jsem možnost ptáky odchytávat a značit.

Pro každý pozorovaný kopulační pokus jsem zaznamenala minutu, v níž nastal, a jeho polohu. Rozlišovala jsem vynucené pokusy o kopulaci (forced copulation attempts, FCA) a nevynucené pokusy o kopulaci, zahrnující jak párové kopulace, tak nevynucené kopulace mimopárové, které jsem nebyla schopna odlišit od párových kopulací, protože jedinci nebyli značeni. Pro tyto pokusy o nevynucené kopulace je dále v práci souhrnně používána zkratka PCA (pair copulation attempts). Nevynuceným kopulacím předcházelo krmení samice samcem nebo jiný způsob dvoření a probíhaly se zjevným souhlasem samice (samice stojí v klidu, je příkrčená a nadzvednutím ocasu umožňuje samici úspěšnou kopulaci). Naproti tomu při FCA samice odmítá spolupracovat a aktivně se brání. Dále jsem hodnotila úspěšnost každého pokusu. Za úspěšný jsem považovala ten, který vyústil v kontakt kloak samce a samice, zevně patrný jako přiložení ocasů k sobě. Úspěšná kopulace trvala 1–6 min (počet kloakálních kontaktů 1–6 za kopulaci). Pokusy ukončené záhy, při nichž nedošlo ke styku kloak, jsem označila jako neúspěšné. Sezónní a denní průběh kopulací jsem vyhodnocovala pro ostrov P2 za rok 1997.

Použitá anglická terminologie pro chování racků je převzata od Moynihana (1955). FC (forced copulation) označuje vynucenou kopulaci, PC (pair copulation) nevynucenou kopulaci.

VÝSLEDKY

Kopulační aktivita

V sezónách 1996 a 1997 jsem za 129 h pozorovala celkem 4713 kopulačních pokusů. Z toho 98,2 % byly nevynucené kopulační pokusy, pouze 1,8% vynucené. V případě PCA uspělo 77,6% pokusů, z FCA jen 3,5% (tab. 1).

lo pouze 17,6 %) a pravděpodobnost jejich výskytu byla stejná dopoledne i odpoledne.

Sezónní průběh kopulací

V roce 1997 jsem první pokus o nevynucenou kopulaci zaznamenala 4. 3. Od tohoto data frekvence nevynucených kopulací zhruba po 45 dnů stoupala. Po dosažení dne 0, tj. 19. 4. (takto jsem definovala den, kdy byla naposledy zaznamenána vysoká frekvence PCA) nastal prudký pokles (obr. 2b). Do dne 0 se odehrálo 73 %, po jeho překročení 27% z celkového počtu PCA, nicméně

Tab. 1. Celkový přehled kopulačních pokusů (CA) pozorovaných v letech 1996 a 1997.

* % z celkového počtu PCA; ** % z celkového počtu FCA.

Table 1. Overview of copulation attempts (CA) observed in 1996 and 1997.

* % of overall PCA; ** % of overall FCA.

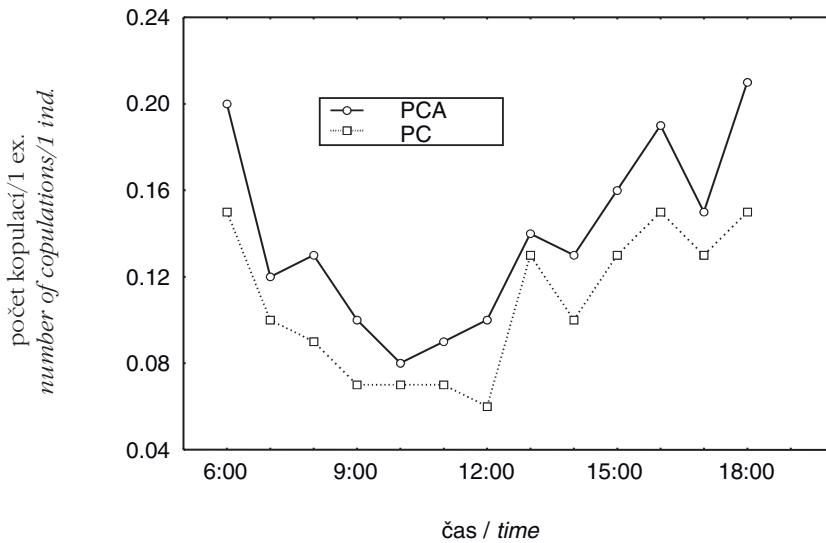
	PCA celkem <i>PCA in total</i>	úspěšných PCA <i>successful PCA</i>	FCA celkem <i>FCA in total</i>	úspěšných FCA <i>successful FCA</i>	CA celkem <i>CA in total</i>	délka pozorování <i>observation time (h)</i>
1996	2070	1681	49	2	2119	53
1997	2558	1910	36	1	2594	76
Σ	4628	3591	85	3	4713	129
%	98,2	77,6*	1,8	3,5**	100	

Ptáci kopulovali jednak v hnízdních teritoriích v oblasti ostrůvků rybníka Domin a také v přidruženém klubu. V rámci Dominu jsem kopulace pozorovala i v mělké vodě kolem ostrůvků (do vzdálenosti 2 m) a jeden neúspěšný pokus přímo na vodě.

Denní průběh kopulací

PCA (včetně úspěšných) vrcholily během jedné hodiny od východu slunce (6:00–7:00) a hodinu před západem slunce (19:00–20:00) (obr. 1). FCA v průběhu dne nevykazovaly žádný trend, nesoustředily se do doby maximální frekvence PCA (touto dobou se odehrá-

ještě 16 dní po dni 0 probíhaly v kolonii poměrně intenzivně. Průběh úspěšných PC do jisté míry kopíroval křivku celkových PCA, počátkem sezóny však úspěšnost byla nízká (obr. 2c). Všechny FCA jsem zaznamenala v době, kdy PCA probíhaly frekventovaně (obr. 2a). Do dne 0 tvořily 50 %, po dni 0 rovněž 50% z celkového počtu. Jediný zjevně úspěšný pokus o FC se odehrál v době, kdy většina samic pravděpodobně ještě byla fertilní (10. 4.). Naposledy jsem je zaznamenala 30. 4.; poté (když frekvence úspěšných PCA klesla pod 0,08 PC/1 ex. za h) už na hnízdních teritoriích pozorovány nebyly. V klubu kopulace



Obr. 1. Denní průběh nevynucených pokusů o kopulaci (PCA) a úspěšných nevynucených kopulací (PC).

Fig. 1. Frequency of pair copulation attempts (PCA) and successful pair copulations (PC) per day.

probíhaly intenzivně ještě v polovině května, kdy kopulační aktivita na ostrovech již téměř odezněla.

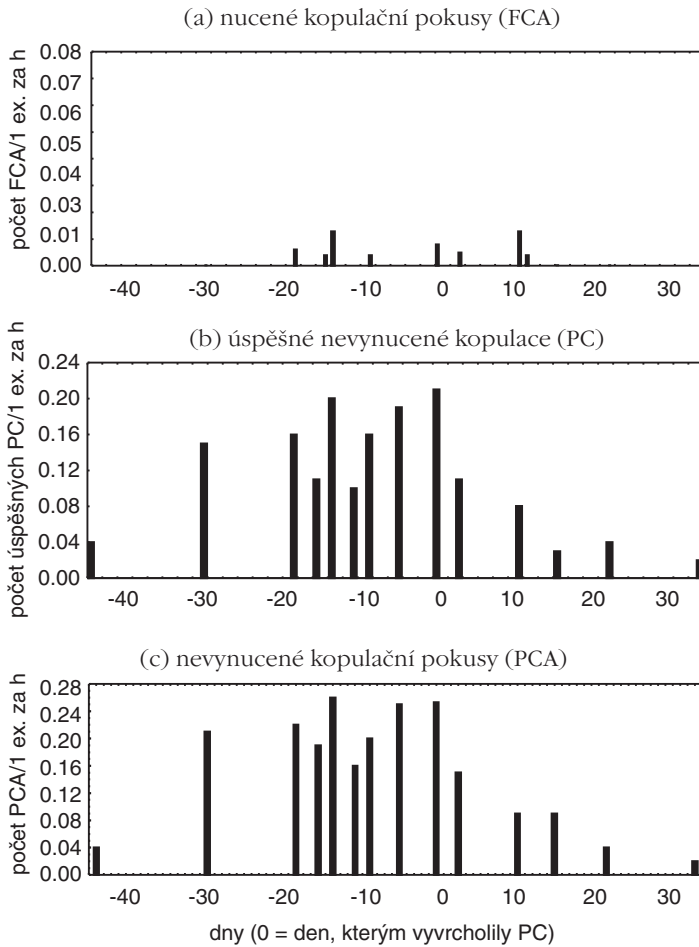
FCA byly třikrát častější v klubu než v hnízdních teritoriích (tab. 2). Atakující samci používali tři strategie: násilí, vytrvalost a obtěžování kopulujících párů (tab. 3). Násilí (tj. tahání samice za ocas, za křídla, snaha silou ji fixovat k podkladu) jsem pozorovala výlučně v hnízdních teritoriích, kde tvořilo 55 % případů (11 % úspěšnost), přičemž třikrát šlo o pokus ve vodě. Vytrvalost, tj. samec se po 1 min a více třepetá nad samicí a pokouší se jí usednout na záda (samice se brání zobákem), se vyskytovala v hnízdních teritoriích ve 12 % případů. Někdy samec přelétával od jedné samice k druhé, případně rušil kopulující páry. Obtěžování kopulujících párů s cílem vystřídat partnera samice jsem v hnízdních teritoriích pozorovala pouze jednou. K rušení kopulujících párů docházelo i z jiných příčin,

např. překročili-li pár hranice teritoria, byl atakován sousedem, ale i tyto případy byly velmi řídké (čtyři zaznamenané případy). V klubu jsem nepozorovala žádný násilný atak, převažovaly pokusy vytrvalostní a pokusy o vystřídání kopulujícího samce. Ve všech případech byla úspěšnost nulová.

Tab. 2. Porovnání kopulační aktivity v hnízdních teritoriích a v klubu v letech 1996–1997 (celkový počet = 4713). CA - kopulační pokusy

Table 2. Comparison of copulation activity between breeding territories and roost place in 1996–1997 (total n = 4713). CA - copulation attempts

	hnízdni teritoria breeding territories		klub roost	
	PC	FC	PC	FC
% celk. počtu CA	98,5	1,5	78	22
% of total no. CA				



Obr. 2. Sezónní průběh (a) nucených, (b) úspěšných nevynucených a (c) nevynucených kopulačních pokusů (data pro rok 1997).

Fig.2. Frequency of forced copulation attempts (a), successful pair copulations (b) and pair copulation attempts (c) per season (number of copulations per individual and hour data for 1997).

Tab. 3. Strategie používané samci při pokusech o FC v hnízdních teritoriích a v klubu.

* obtěžování kopulujícího páru

Table 3. Strategies of FCA used by males in breeding territories and roost.

* disturbance of copulating pair

strategie strategie	hnízdni teritoria breeding territories			klub roost		
	násilí force	vytrvalost persistency	obtěžování* disturbance*	násilí force	vytrvalost persistency	obtěžování* disturbance*
% z celkového počtu případů % of overall no. attempts	84	13	0,2	0	71	3
úspěšnost (%) success (%)	15	0	0	0	0	0

FCA v hnízdních teritoriích v 86 % případů nevyvolaly u sousedů žádnou odezvu, v 10 % sousedé atakovali agresivního samce a ve 4 % napadenou samici. Samice se zhruba ve dvou třetinách případů buď sama ubránila, nebo ulétla (tab. 3).

DISKUSE

Kopulační aktivita

Po zhodnocení výsledků mohu konstatovat, že pokusy o vynucenou kopulaci se u racka chechtavého vyskytují, ovšem v porovnání s PCA jsou jejich výskyt i úspěšnost velmi nízké. Je třeba poznamenat, že FCA nemusí být nutně mimopárové, ale i od vlastních partnerů (Moynihan 1955). Stejně tak některé mimopárové kopulace mohou být přehlédnuty jednoduše proto, že se jim samice nebrání, a tudíž na sebe nepoutají pozornost násilím. Mills (1994) však pozoroval jen dva takové případy: v jednom se samice mimopárové kopulaci nebránila kvůli nízkému zájmu vlastního partnera, ve druhém proto, aby se vyhnula zničení snůšky.

Párové kopulace

PC během dne vrcholily ráno a večer, přičemž večer (oproti ránu) přibýlo v kolonii zhruba 20 % ptáků. Jestliže je samice odpárena do 1 h po ovulaci, je ve většině případů oplozena. Po uplynutí 1 h jsou už šance na oplození mizivé (McKinney 1983). Ovulace probíhá většinou 1–2 h po snesení vejce (Birkhead et al. 1985). Jestliže tedy rackové snášejí vejce brzy ráno, pak se ranní maximum PC kryje s dobou, kdy je pravděpodobnost oplození vajec největší. Večerní vrchol lze vysvětlit pomocí tzv. last sperm precedence (výhoda posledního samce): Birkhead & Møller (1992) uvádějí, že samec, který kopuluje se samicí jako poslední a dodá nejvíce spermatu, se s největší pravděpo-

dobností stane otcem většiny potomků. Jestliže má samice racka chechtavého schopnost skladovat sperma, potom při ranní ovulaci může být využito sperma z večerních kopulací.

Individuální frekvence PC (2–4/den) se zdají být vysoké, uvážíme-li, že sperma z ejakulátu z jedné kopulace stačí k oplození celé snůšky (Birkhead & Møller 1992). Birkhead & Møller (1992) navrhl, že frekventované vnitropárové kopulace mohou být alternativním způsobem ochrany paternity před FC u těch druhů, kde samec nestráží svou samicí. U racka chechtavého se partneri navzájem zastupují v hlídání hnízdního teritoria a navíc samec musí pro samicí zabezpečovat zvláštní přísun potravy, takže na hlídání mu nezbyvá čas. Vysoké frekvence PC mají tedy v tomto případě zřejmě adaptivní charakter.

Velký počet kopulací u partnerů čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) během inkubace vajec může mít i komunikační funkci posilující partnerský vztah a stimuluje spolupráci při hnízdění, což se může pozitivně odrazit na hnízdním úspěchu (Zöllner 2001).

Vynucené pokusy o kopulaci

Trivers (1972) předpověděl, že mimopárové kopulace s více samicemi by měly být pro samce prostředkem k dosažení většího reprodukčního úspěchu. Jestliže tedy přírodní výběr zvýhodňuje samce plodící prostřednictvím mimopárových kopulací více potomstva, lze předpokládat, že pro největší efektivitu FC by měly platit následující předpoklady:

(1) samci zaměřují své útoky na fertilní samice; (2) samci by se měli o FC pokoušet v době, kdy je pravděpodobnost oplození největší, tj. ráno nebo večer; (3) samci by si měli vybírat dobře krmené samice s většími snůškami.

ad 1) Pokud by útoky samců byly směřované na fertilní samice, museli by

samci dokázat fertilní periodu rozpoznat. Nezdá se, že by toho byli schopni na první pohled u cizí samice; Birkhead et al. (1985) a Mills (1994) uvádějí poměrně časté homosexuální (zřejmě zmýlené) útoky a útoky na nefertilní samice. U spárovaných samců by připadalo v úvahu načasování FC podle fertilní periody vlastní samice. U zástupců čeledi Anatidae bylo objeveno, že původci většiny FC jsou právě spárování samci (McKinney 1983; Afton 1985). Birkhead et al. (1985) a Mills (1994) zjistili, že skutečně většina pokusů o FC byla synchronizována s fertilní periodou partnerky útočnicka. I kdyby se však samci řídili podle svých samic, metoda by nebyla zcela spolehlivá. Nabízí se tedy ještě možnost, že samci se specializují na své sousedky, o jejichž stavu mají přehled, protože je sledují. To pozoroval např. Møller (1985) u straky obecné (*Pica pica*). Tato metoda by zřejmě byla tou nejspolehlivější, nepřipadá však v úvahu v racím klubu. Zdá se tedy, že výběr samic, minimálně v klubu, je náhodný, protože samci nejsou u cizích samic schopni spolehlivě určit jejich fertilitu. Nemají-li tedy tuto schopnost a FC jsou strategií pro zvýšení reprodukčního úspěchu, lze předpokládat, že sezónní průběh FCA by měl synchronizovat se sezónním trendem PCA. Zaznamenala jsem, že všechny pokusy o FC se odehrály v době, kdy PCA probíhaly frekventovaně, nicméně oba typy kopulačních pokusů vykazují odlišné rozložení v čase. Celkově se tedy přikláním k závěru, že FC jsou u racka chechtavého více méně náhodným jevem motivovaným zvýšenou sexuální aktivitou, již způsobuje zrání gonád a zvýšená produkce hormonů.

Na tomto místě bych se rovněž chtěla blíže zmínit o dominském klubu. Funkci klubu jako párovacího teritoria navrhl Tinbergen (1956) na základě svých pozoro-

rování u racka stříbřitého (*Larus argentatus*). Pozoroval zde párové kopulace, nezmiňuje se však o rušení kopulujících párů ani o útocích na osamělé samice, které v dominském klubu probíhaly poměrně často. Je zajímavé, že Birkhead et al. (1985) u alkounů i Mills (1994) u racka australského uvádějí, že kopulace ne probíhaly nikde jinde než v hnízdních teritoriích. Ani jinde v literatuře jsem se s podobným jevem nesetkala.

ad 2) Samci nesměřují pokusy o FC do žádné konkrétní denní doby, takže ani tento předpoklad se nepotvrdil.

ad 3) Zda jsou útoky samců racka chechtavého zaměřeny spíše na dobře krmené samice, mi není známo. U racka australského (Mills 1994) tomu tak bylo, ale zřejmě proto, že tyto samice trávily více času nechráněné v hnízdních teritoriích. Třetí předpoklad tedy nemohu bez důkazů spolehlivě vyvrátit.

Z těchto úvah i z toho, jak málo se FC u racka chechtavého vyskytovaly, vyvozují, že vynucené kopulace nejsou u tohoto druhu významnou strategií samců ke zvýšení počtu vlastního potomstva. S ohledem na to, že páry, které spolu zůstávají po více sezón, mají vyšší reprodukční úspěch než ty, co se po jedné sezóně rozpadnou (Mills 1973), je možno říci, že v tomto systému se partnerům vyplatí spíše věrnost a snaha udržet svazek co možná nejdéle. Podobný stav, tj. významná role dlouhotrvajících svazků oproti zanedbatelné roli FC, byl zaznamenán i u racka australského (Mills 1994), u buňňáků a u racka tříprstého (*Rissa tridactyla*: Birkhead & Møller 1992). Existuje však ještě jedna možnost, jak by si samci mohli zlepšit své vyhlídky na mnohonásobné otcovství: Charitonov & Zubakin (1984) zjistili, že samci přilétají na hnízdní území dříve než samice a v době nepřítomnosti vlastní partnerky se začnou dvořit jiným. Jakmile je pár zformován, začnou ptáci kopulovat.

Jeden samec takto může vystřídat až sedm partnerek. V populacích, kde samice převažují, je tedy pravděpodobné, že pokud si taková opuštěná samice nenajde během sezóny partnera, její vejce oplodní sperma původního samce přechovávané po tu dobu v příslušných orgánech.

SUMMARY

Forced copulation (FC) and pair copulation (PC) in the Black-headed Gull (Larus ridibundus) were observed in a breeding colony scattered over 19 islands in the fishpond Domin (49°00'16"N 14°26'20"E), České Budějovice, Czech Republic.

Black-headed Gulls form monogamous pair-bonds for at least one season but these bonds can be renewed annually for one or more years (Cramp 1983). Both members of the pair invest considerable time and energy in parental care during incubation and chick rearing. The pairs which stay together for more breeding seasons have higher reproductive success (Mills 1973).

For monogamous species which heavily invest in parental care, Trivers (1972) predicted that natural selection should favour males which pursue a mixed reproductive strategy: in addition to helping raise their own brood, males could increase their reproductive fitness by FC with other females whose offspring they would not assist in raising. If the FC evolved as a male fertilization strategy, logical predictions are that:

(1) Males focus their FCA at receptive females. If males directed their FCA at fertilizable females, they should be able to recognize the fertile period of females. This seems improbable (Birkhead et al. 1985, Mills 1994). If FC were the fertilization strategy, we can assume that the seasonal trend of FCA should

synchronize with the seasonal course of PCA. I found that all FCA appeared in the period of high PCA frequency but both kinds of copulation attempts showed different time distribution. Moreover, FCA amount to just about 2% of all copulation attempts and only about 5% were successful (78% of PCA were successful). Hence, I suppose FCA in Black-headed Gulls are a seldom phenomenon associated with increased sexual drive due to the maturation of the gonads.

(2) Males should attempt FC at the time of day when chances of successful fertilization are the highest. PCA and FCA occurred throughout the day, but the frequency of PCA went up markedly during 1 h after sunrise and before sunset, respectively. At those times the chances for fertilization are probably the highest and the increase in the frequency of PCA may function to enhance the probability of paternity for the true male partner. In contrast, FCA did not seem to concentrate at any hour and their frequency was low all day long.

(3) Males should select well-fed females if such females have larger clutches. I was not able to solve this matter but Mills (1994) reported such pattern for Larus novaehollandiae scopulinus: well-fed females were really more involved in FCA than poorly provisioned ones but probably because they were able to spend more time at their nest sites.

On the basis of these surveys I concluded that FC are not an important male fertilization strategy in the Black-headed Gull. If long-term pair bonds are associated with higher reproductive success (Mills 1973), mutual mate fidelity and strengthening the pair-bond should be more advantageous than cuckoldry.

LITERATURA

- Afton A. D. 1985: Forced copulation as a reproductive strategy of male Lesser Scaup: a field test of some predictions. *Behaviour* 92: 146–167.
- Andersson M. 1994: Sexual Selection. *Princeton Univ. Press, Princeton*.
- Birkhead T. R., Johnson S. D. & Nettleship D. N. 1985: Extra-pair matings and mate guarding in the Common Murre *Uria aalge*. *Anim. Behav.* 33: 608–619.
- Birkhead T. R. & Møller A. P. 1992: Sperm Competition in Birds. *Academic Press, London*.
- Conover M. R., Miller D. E. & Hunt G. L. Jr. 1979: Female–female pairs and other unusual reproductive associations in Ring-billed and California Gulls. *Auk* 96: 6–9.
- Conover M. R., Thompson B. C., Fitzner R. E. & Miller D. E. 1979: Increasing populations of Ring-billed and California Gulls in Washington State. *Western Birds* 10: 31–36.
- Cramp S. (ed.) 1983: The Birds of the Western Palearctic. Vol. 3. *Oxford Univ. Press, Oxford*.
- Evarts S. & Williams C. J. 1987: Multiple paternity in a wild population of Mallards. *Auk* 104: 597–602.
- Ford N. L. 1983: Variation in mate fidelity in monogamous birds. In: Johnston R. F. (ed.): Current Ornithology I. *Plenum Press, New York*.
- Fujioka M. & Yamagishi S. 1981: Extramarital and pair copulations in the Cattle Egret. *Auk* 98: 134–144.
- Hatch S. A. 1983: Mechanism and ecological significance of sperm storage in the Northern Fulmar with reference to its occurrence in other birds. *Auk* 100: 593–600.
- Hunt G. L. Jr. & Hunt M. W. 1977: Female–female pairing in Western Gulls (*Larus occidentalis*) in southern California. *Science* 196: 1466–1467.
- Charitonov S. P. & Zubakin V. A. 1984: Pair-bonding in the Black-headed Gull. *Zool. Žurnal* 6: 95–104.
- McKinney F., Derrickson S. R. & Mineau P. 1983: Forced copulations in waterfowl. *Behaviour* 8: 250–294.
- Mills J. A. 1973: The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. *J. Anim. Ecol.* 42: 147–162.
- Mills J. A. 1994: Extra-pair copulations in the Red-billed Gull: females with high-quality, attentive males resist. *Behaviour* 128: 41–64.
- Moynihan M. 1955: Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) and related species. *Behaviour Suppl.* 4: 1–201.
- Møller A. P. 1985: Communal roosting in the Magpie (*Pica pica*). *J. Ornithol.* 126: 405–419.
- Perrins C. M. & Brooke M. de L. 1976: Manx Shearwaters in the Bay of Biscay. *Bird Study* 23: 295–299.
- Ryder J. P. & Somppi P. L. 1979: Female–female pairing in Ring-billed Gulls. *Auk* 96: 1–5.
- Tinbergen N. 1956: On the function of territory in gulls. *Ibis* 98: 401–411.
- Trivers R. L. 1972: Parental investment and sexual selection. In: Campbell B. (ed.): Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971. *Aldine, Chicago*: 136–179.
- Westneat D. F. 1987a: Extra-pair copulations in a predominantly monogamous bird: genetic evidence. *Anim. Behav.* 35: 865–876.
- Westneat D. F. 1987b: Extra-pair fertilization in a predominantly monogamous bird: observations of behaviour. *Anim. Behav.* 35: 877–886.
- Wiggins D. A. & Morris R.D. 1986: Criteria for female choice of mates: courtship feeding and parental care in the Common Tern. *Am. Nat.* 128: 126–129.
- Wingfield J. C., Newman A. L., Hunt G. L., Jr. & Farner D. S. 1982: Endocrine aspects of female–female pairing in the Western Gull (*Larus occidentalis uymani*). *Anim. Behav.* 30: 9–22.
- Zöllner T. 2001: Das Kopulationsverhalten von Kiebitzen (*Vanellus vanellus*) im Verlauf der Brutzeit. *J. Ornithol.* 142: 144–155.

Došlo 19. ledna 2007, přijato 10. září 2007.
 Received January 19, 2007; accepted September 10, 2007.