

Universita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí

Alena DVORSKÁ

**DISKRIMINACE PARAZITICKEHO MLÁDĚTE
KUKAČKY OBECNÉ (*Cuculus canorus*) HOSTITELEM
RAKOSNÍKEM OBECNÝM
(*Acrocephalus scirpaceus*)**

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Tomáš GRIM

Olomouc 2004

Poděkování

Své poděkování bych rada vyslovila vedoucímu své práce T. Grimovi za pomoc při vzniku této bakalářské práce, za přínosné konzultace, možnost využití jeho knihovny a technické vybavení použité pro sběr terénních měření. Rovněž mu také patří dík za jeho činnost pedagogickou. Cením si pomoci Ing. M. Honzy a Mgr. V. Šichy, kteří mi pomohli s vyhledáváním hnízd. Můj velký dík patří Dr. P. Procházkovi, jež mi jednak vypomohl s vyhledáváním, ale také poskytl důležitou literaturu. Opravdu zavázaná se však cítím být B. Matysiokové, jež mi podstatně pomohla při sběru dat v terénu. Děkuji také L. Malenovské za poskytnutí pomoci a podpory.

OBSAH:

1. Úvod	4
2. Metodika	9
3. Výsledky	12
4. Diskuse	13
5. Závěr	14
6. Literatura	15
Přílohy	18

1. Úvod

Tato bakalářská práce je věnována nejznámějšímu evropskému druhu hnízdního parazita, kukačce obecné (*Cuculus canorus*) a jejímu nejčastějšímu hostitelskému druhu, rákosníku obecnému (*Acrocephalus scirpaceus*). Přestože téměř všichni hostitelé kukačky dokáží odmítnout parazitická vejce (DAVIES & BROOKE 1989), je právě rákosník obecný jediný z evropských hostitelských druhů kukačky, u kterého bylo pozorováno odmítnutí mláděte (GRIM et al. 2003).

1.2. Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazitismus je velice známý fenomén u mnoha druhů ptáků po celém světě (ROTHSTEIN & ROBINSON 1998, DAVIES 2000, JOHNSTADT 1997). Hnízdní parazitismus je takové rozmnožovací chování, kdy samice se o svá mláďata nestará, svá vejce naklade do hnízda „adoptivních“ rodičů hostitelského druhu a ti o kukaččí mládě pečují, v případě, že je neodmítnou (viz dále) (ROTHSTEIN 1990).

Ze známých zástupců hnízdních mezidruhových parazitů jmenujme kukačky (*Cuculiformes*), medozvěstky (*Indicatoridae*), vdovky (*Viduinidae*) a vlhorce (*Icteridae*) (DAVIES 2000). Různá stadia jeho evoluce je možné pozorovat u různých druhů parazitů (ROTHSTEIN 1990). Některé kukačky staví hnízdo a pečují o svá mláďata (např. rod *Centropus*, DAVIES 2000). Další stadia můžeme pozorovat u chování kukaček z rodu *Crotophaga*, kdy do jednoho hnízda několik samic naklade vajíčka, avšak v péči o ně se pak nedělí rovnoměrně (MACEDO et al. 2004). Dalším stupněm je pak takové chování, kdy samice kromě vlastního hnízda naklade vajíčko nepozorovaně do hnízda jiné samice téhož druhu, případně k jinému příbuznému druhu a či k druhu naprosto nepříbuznému (např. rod *Coccyzus*, HUGHES 1997).

Kukačka obecná je hnízdním parazitem, jež vyhledává jako pěstounské rodiče ty druhy ptáků z řádu pěvců (*Passeriformes*) které splňují specifické podmínky nezbytné pro úspěšné vyvedení parazitického mláděte, tedy drobné druhy pěvců stavící otevřená hnízda (kukačka nemůže být vyvedena z dutin) a krmící mláďata hmyzem (DAVIES A BROOKE 1989).

Jedním z druhů, jež splňuje výše uvedené podmínky je právě rákosník obecný, který je jedním z nejčastěji využívaným hostitelským druhem kukačky obecné na území České republiky (HUDEC 1983, HONZA ET AL. 2001). V rámci koevoluce mezi kukačkou obecnou a rákosníkem obecným můžeme pozorovat několik adaptačních mechanismů u obou druhů. Jsou to mechanismy obranné ze strany hostitele a na ně odpovídající přizpůsobení ze strany hnízdního parazita. Dynamika evoluce adaptačních mechanismů je založena na jejich neustálém rozvoji jak na straně hostitele, tak na straně hnízdního parazita (ROTHSTEIN 1990). Jakékoliv zvýhodnění vzniklé na straně jedné automaticky vyvolává snahu o přizpůsobení se na straně druhé. Zevrubný pohled na systém adaptačních mechanismů, vzniklých na základě koevoluce mezi rákosníkem obecným a kukačkou obecnou, poukazuje na značné přizpůsobení ze strany obou druhů u některých populací hostitele (LINDHOLM A THOMAS 2000).

V některých oblastech dosahuje hnízdní parazitace kukačkou u rákosníka obecného až 15 % (soustava Lužických rybníků, MOKSNES et al. 1993). V extrémních případech může frekvence parazitace dosahovat až 60% (Maďarsko MOSKAT A HONZA 2002). Tyto údaje se u jednotlivých populací liší-li mezi sousedícími populacemi hostitelského druhu najdeme populace parazitované intenzivně, nebo naopak zcela bez parazitismu (LINDHOLM A THOMAS 2000).

Adaptace hostitele

Obranu hostitele proti kukačce můžeme sledovat v různých fázích hnízdního cyklu. Již v době kdy je stavba hnízda definitivně ukončena, ale samice ještě nezačala klást, je výskyt kukaččí samice v blízkosti hnízda podnětem pro agresivní reakci ze strany hnízdicího páru (MOKSNES et al. 2000). Jsou známy i případy, kdy hnízdní pár opustí hnízdo a záhy vystaví jinde nové. Jestliže pak pár na hnízdě zůstane, počne sameček hnízdo v době kladení prvních dvou vajíček zvýšeně kontrolovat. U samičky sice ke stejné změně chování nedochází, ale to je pravděpodobně dáno její zaneprázdněností při lovu potravy, jejíž příjem je v období před snůškou zvýšen (HONZA et al. 2003). Přestože kukaččí samice snáší mimetická vejce, jež velice věrně napodobují velikost, zbarvení a skvrnitost vajíček hostitelského páru, jsou rodiče schopni parazitické vejce rozpoznat a zamítnout jej. Děje se tak prostým opuštěním celého hnízda, přestavěním původní snůšky s parazitickým vejcem stavebním materiálem a naklazením nové snůšky, či vyhozením parazitického vejce z hnízda (DAVIES & BROOKE 1989, MOKSNES & RØSKAFT 1989). Vejce může být vyhozeno v celku (velkými druhy hostitelů), či až po jeho rozklování (u malých hostitelů ROHWER & SPAW 1988).

Pokud je kukaččí vejce dobře mimetické a/nebo hostitel má špatnou rozpoznávací schopnost, je nejvýhodnější zamítnutí při prvním kontaktu s kukačkou, tedy při jejích kontrolách hnízda před naklazením parazitické snůšky. O poznání více už ztrácí pár, který zamítne celou vlastní snůšku s parazitickým vejcem. Přes ztrátu třeba již kompletní snůšky je toto ještě stále poměrně výhodná reakce, pokud hostitel není schopen odlišit vlastní a cizí vejce. V opačném případě totiž rodiče stejně přijdou o vlastní potomstvo a to ve chvíli, kdy se kukačka vyklubá a projeví se u ní vyhazovací reflex, tj. schopnost vytlačit z hnízda hostitelova vejce nebo mláďata (VOŠLAJEROVÁ a HONZA 2003). Zůstane pak na hnízdě sama a rodiče krmí pouze ji.

Osudem kukaččího vejce v hostitelském hnízdě tedy může být přijetí pěstounským rodičovským párem, odmítnutí, případně predace jiným druhem (DAVIES A BROOKE 1989). Např. hnízda rákosníka obecného v relativně vysoce parazitované oblasti, kde jsem prováděla svůj výzkum, preduje vrána obecná (*Corvus corone*) a volavky popelavá (*Adrea cinerea*) (HONZA et al. 1998)

Adaptace hnízdního parazita

Samička kukačky obecné nalezne hnízdo hostitelského druhu a přilétá k němu ještě před naklazením aby jej pozorovala a nepromeškala dobu, kdy samička začne klást. Přičemž si jako pozorovací bod vybírá místo, jež není právě nejbližší dostupné pozorovací místo u hnízda (HONZA et al. 2003). Činí tak pravděpodobně proto, aby mohla sledovat dění na hnízdě a zároveň nezvýšila riziko, že bude spatřena hnízdicím párem. Jakmile již samička hostitelského druhu naklade první 1–2 vejce, přilétá kukačka naklást své vlastní jedno vejce. Samotné naklazení trvá přibližně 10 vteřin (WYLLIE 1981, BROOK & DAVIES 1988, HARWEY & PATRIDGE 1988). Konkrétní samice kukačky obecné klade po celý svůj život vejce totožně zbarvená, která velikostí a zbarvením odpovídají vejcům hostitelského druhu, který kukačka využívá (DAVIES & BROOKE 1988). Vejce může mít poměrně dokonalé mimikry, připomínat hostitelské vejce jak ve zbarvení, skvrnitosti, tak i ve velikosti. Přesto však je parazitické vejce často rozeznáno a v závislosti na daném druhu hostitele v různém procentu odmítnuto (DAVIES & BROOKE 1988). Samotné kladení trvá jen velmi krátký čas. V literatuře uváděné tvrzení, že kukačka se při kladení zdrží na hnízdě pouze 10 vteřin (např. WYLLIE 1981) je nesprávné, jak ukázalo dlouhodobé sledování hnízd rákosníka obecného videokamerami (MOKSNES et al. 2000)—samice může na hnízdě zůstat i několik minut. Samička jedno, nebo dvě vejce z původní snůšky sežere (DAVIES 2000). Zabráni tak zvýšené nápadnosti změn ve snůšce a zároveň tak získá velice výživnou potravu a energii potřebnou pro další snůšku. Samice kukačky naklade v průběhu hnízdní sezóny kolem 20 vajec (GIBBS,

MARCHETTI) a období kdy kukačka snáší vejce je závislé na hnízdění hostitelských rodičů. Většinou se jedná o období od května do července.

Líhne se většinou dříve, než se vylíhnou vejce z původní snůšky, případně zároveň, aby mohlo bez problému vyházovat. Vyhazovací chování u kukaček parazitujících rákosníka velkého bylo zjištěno, že k vytlačení prvního vejce z hnízda skuteční kukačka průměrně 30. 6 hodin po vylíhnutí. Samotné vyhození pak trvá v průměru 80. 7 sekund (VOŠLAJEROVÁ & HONZA 2003, CRAMP 1989).

Problematika diskriminace parazitických mlád'at

Ve srovnání s průměrnou snůškou rákosníka obecného–3. 3 mlád'at (GRIM et al. 2003) a dobou jejího vyvedení–11 dní, je péče o kukaččí mládě náročnější. Kukaččí mládě má vyšší nároky na množství potravy a navíc opouští hnízdo až ve věku 21–23 dní (HUDEC 1983), pak ji pěstouni ještě další tři týdny přikrmují mimo hnízdo. Tak hostitelský pár ztrácí čas i energii, kterou mohl věnovat na výchovu vlastního potomstva.

Je pozoruhodné, že u žádného z evropských hostitelů kukačky obecné, kteří jsou většinou schopni rozpoznat a odmítnout cizí vejce, není známa schopnost uplatnit diskriminační chování vůči vylíhlému kukaččímu mláděti. Jelikož kukačka po vylíhnutí vytlačí z hnízda původní snůšku hostitelů, přichází tak rodiče o možnost srovnat svá vlastní mlád'ata s mládětem kukačky (LOTEM 1993).

Z příkladu příbuzných druhů kukaček žijících v Austrálii je však patrné, že vlastní ptáčata pro srovnání s parazitickým nejsou nezbytná (LANGMORE et al. 2003). Australský modroplátník nádherný (*Malurus cyaneus*) je využíván jako hostitelský druh pro dva druhy kukaček a to pro kukačku bronzovou (*Chrysococcyx basalis*) a kukačku nádhernou (*Chrysococcyx lucidus*). Oba tyto druhy kukaček můžeme označit za tzv. vyhazovače–mládě po vylíhnutí vyhodí z hnízda celou původní snůšku. Rodiče jsou však schopni rozpoznat parazitické mládě a opustit jej. A to dokonce v případě parazitace kukačkou nádhernou vždy a v případě kukačky bronzové dojde k opuštění ze 40% (LANGMORE et al. 2003).

Jak uvádějí DAVIES & BROOKE (1989a, b) a ROTHSTEIN (1990), hostitelé nejsou schopni rozpoznat mládě kukačky od svých vlastních. Avšak na základě pozorování parazitovaných hnízd rákosníka obecného na jihomoravských rybnících bylo zjištěno, že v 15. 8 % případů bylo kukaččí mládě opuštěno (GRIM et al. 2003). Intenzita krmení mláděte stoupala s věkem. Po osmém dni dostávalo kukaččí mládě více potravy než celá snůška hostitele v době opuštění hnízda mlád'aty (11 den). U 15. 8 % mlád'at rodiče snížili frekvenci krmení když mládě dosáhlo staří cca 12 dnů. Následně přestali rodiče krmit úplně a to i přes silné žadonění kukačky, což můžeme interpretovat jako odmítnutí opuštěním (GRIM et al. 2003). Mlád'ata (průměrný věk 14. 8 dne) pak zemřela na vyhladovění. V případě jednoho z pozorovaných hnízd rodiče mládě přestali krmit, pečovat o něj a počali v blízkosti s výstavbou nového hnízda. Toto bylo částečně vystavěno z materiálu, který rodiče brali z tohoto předchozího hnízda, kde ještě stále žadonilo kukaččí mládě.

Takovéto chování rákosníka obecného nebylo zjištěno v případě vlastní snůšky a stejně tak není známo, že by mlád'ata byla krmena se snižující se frekvencí tak, že by to vedlo k jejich váhovému úbytku (GRIM et al. 2003). Za normální situace je mládě kukačky krmeno rákosníkem obecným tak, že v jedenáctém dni je kukačka krmena 1. 4x více než průměrná snůška v tomto dni (3. 3 ptáčat GRIM a HONZA 2001). Do jedenáctého dne je frekvence krmení zvyšována, v dalších dnech už intenzita krmení nestoupá. Zvýšení frekvence krmení už asi není v možnostech rodičů. Rákosník kukačku běžně krmí i ve chvíli, kdy její nároky na potravu převyšují potřebu vlastní snůšky před vyletěním z hnízda. V případě opuštěných mlád'at došlo k diskriminačnímu chování právě ve dnech, kdy mlád'ata překročila potravní potřebu průměrně velké snůšky rákosníka v době opuštění hnízda (GRIM et al. 2003). Neochota starat se déle než je standardní doba může vzniknout ve chvíli, kdy jsou rodiče energeticky vyčerpáni z péče o snůšku. V takovém případě, kdy jsou hostitele značně unaveni, může být

podnět nadprůměrné péče dostatečný k tomu, aby rodiče přestali být ochotní dále investovat do péče o osazenstvo hnízda.

Existuje ovšem i alternativní vysvětlení. Hostitelé mohou hnízdo s velkým kukaččím mládětem opustit jednoduše proto, že jsou péčí o něj tak vyčerpaní, že nemohou pro kukačku „pracovat“ dále. Každopádně však můžeme předpokládat, že přírodní výběr by v parazitovaných populacích upřednostňoval ty hostitele, kteří by nebyli ochotní zvyšovat frekvenci krmení víc než je třeba pro jejich vlastní mláďata (GRIM et al. 2003).

1. 7. Ekologie a hnízdní biologie zájmových druhů

1. 7. 1. Kukačka obecná (*Cuculus canorus*)

Kukačka obecná je řazena do řádu kukačky (*Cuculiformes*), čeledi kukačkovití (*Cuculidae*). Je jediným zástupcem žijícím na území České republiky. Vyskytuje se v Eurasii a Africe, v severních oblastech svého rozšíření je tažná. V Evropě se kromě kukačky obecné vyskytuje ještě jeden druh z čeledi kukačkovití, kukačka chocholátá (*Clamator glandarius*), která je rovněž hnízdní parazit (SOLER et al. 2000).

Kukačka obecná se vyskytuje ve velice rozmanitých biotopech, v zalesněných horských oblastech, stejně jako v otevřené krajině. Více než na prostředí je závislá na hmyzožravých pěvcích, jež využívá jako hostitelské rodiče (HUDEC 1983).

Samička kukačky obecné je promiskuitní (GIBBS 2000). Vejce kukačky obecné byla nalezena v hnízdech více než sta druhů ptáků (MOKSNES & RØSKAFT 1995), přičemž asi 10 z nich je parazitováno pravidelně (KREBS & DAVIES 1993). Na území České republiky bylo zjištěno 34 druhů našich ptáků jež kukačka parazituje (HUDEC et al. 1983).

K nejčastěji parazitovaným druhům patří červenka obecná (*Erithacus rubecula*) (42. 8%), rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*) (16. 4 %), konipas bílý (*Motacilla alba*) (10. 3%), ůuhýk obecný (*Lanius collurio*) (7. 6%), budníček lesní (*Phylloscopus sibilatrix*) (3. 9%), pěnice slavíková (*Sylvia borin*) (3. 7 %), rákosník obecný (2. 9 %) (HUDEC 1983)

1. 7. 2. rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*)

Rákosník obecný je příslušníkem řádu pěvci (*Passeriformes*) a čeledi pěnicovití (*Sylviidae*). Vyskytuje se v nížinných oblastech na území celé České republiky a je tažný (HUDEC et al. 1983). Rákosník hnízdí většinou v porostu rákosu, případně i v porostech jiných rostlin, jako je například orobinec, či ostřice, ovšem porosty rákosu jsou preferovány (HAVLÍN 1971, MAYER 1971). Hnízdo rákosníka obecného je vystavěno z travnatého a rákosového materiálu. Umístěno a upevněno je mezi několik stébel rákosu, jež vyrůstají z vody, či suchého břehu. Rákosníci vyvádějí mláďata 1–2 x za sezónu, která začíná v květnu a končí v červenci. Snůška obsahuje 4–5 vajec, jež jsou inkubována 11–12 dnů (HUDEC 1983). Mláďata jsou pak krmena oběma rodiči 11–14 dnů, potravou skládající se z hmyzu (DAVIS & GREEN 1976, DYRCZ 1979, GRIM & HONZA 1996). Díky vysoké hnízdní hustotě a snadné nalezitelnosti hnízd je hnízdní biologie rákosníka obecného dobře prostudována (HAVLÍN 1971, MAYER 1971, GREEN & DAVIES 1972, CATCHPOLE 1973, LUKEŠ 1973, DYRCZ 1974, BIBBY 1978, HUDEC et al. 1983, BIBBY & THOMAS 1985, CRAMP 1992, HONZA et al. 1993 a ILLE et al. 1996).

Rákosník obecný je sedmým nejčastějším hostitelem kukačky na území České republiky–2, 9 % nalezených vajec kukačky obecné bylo nalezeno v hnízdech rákosníka obecného (HUDEC et al. 1983). Rákosník je vhodným hostitelským druhem pro studium hnízdního parazitismu kukačky obecné, a to díky vysokému procentu parazitice kukačkou, hojnosti a poměrně snadné nalezitelnosti hnízd.

Z příbuzných druhů hnízdí v České republice rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*) (ŠŤASTNÝ et al. 1987) jež je rovněž hojně parazitován kukačkou obecnou,

rákosník proužkovaný (*Acrocephalus schoenobaenus*) a rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*). Všechny čtyři druhy se běžně vyskytují v oblasti, kde jsem výzkum prováděla.

2. Metodika

2. 1. Charakteristika oblasti

Pozorování a sběr dat probíhalo v období od začátku června do poloviny července 2004 na soustavě rybníků u obce Lužice na Hodonínsku (47°40' N 16° 48' E). Tyto rybníky jsou využívány ke kapro–kachnímu chovu a celá soustava čítá osm rybníků (Bojanovický, Dvorský, Komárovský, Lužický, Nad Sádkami, Novodvorský, Písečenský, Výtopa, Zahrádky). Rybníky jsou značně eutrofizované, břehový porost je převážně tvořen rákosem obecným (*Phragmites Austrálie*). Druhým nejčastěji rozšířeným rostlinným druhem v břehových porostech v této oblasti je orobinec úzkolistý (*Typha angustifolia*). Soustava je ze tří světových stran obklopena porostem listnatého lesa, ze strany jižní přiléhá obec Lužice.

2. 2. Vyhledávání a značení hnízd, označení snůšky

Pro sběr potřebných dat jsem na počátku hnízdní sezony vyhledala se spolupracovníky v břehovém porostu vystavěná hnízda rákosníka obecného, jež byla označena pruhem izolepy s pořadovým číslem. Pruh izolepy jsem umístila na stéblo rákosu, přibližně 0. 5 m od hnízda. Okolí hnízda pak bylo izolepou označeno jak z břehové, tak i z vodní plochy rybníku, aby vyhledávání hnízda při dalších kontrolách bylo co nejrychlejší a nejšetrnější s ohledem na narušení porostu rákosin. Každé nově nalezené hnízdo bylo pak zaneseno do mapy a pravidelně kontrolováno. Hnízdo rákosníka obecného je většinou vystavěno hlouběji porostu a není jej možné vyhledat pouhým pohledem. Pro nalezení hnízda je nutné prohledávat porost rákosu v celé jeho šíři.

Důležité je znát stáří snůšky vajec. V případě, že častostí kontrol nezastihneme hnízdo v den, kdy začalo kladení, je nutné provádět vodní test. Tento se provádí v nádobě čistou vodou, kdy je vejce na pár vteřin ponořeno a pozoruje se zda klesá, či se vznáší a do jaké míry. Čerstvě nakladené vejce klesne na dno, kde leží podélně se dnem. Vejce pár dní po vylíhnutí se napřimují, za delší čas začnou plovat. Před vylíhnutím již část vejce vyčnívá nad hladinu. Tento test slouží pouze k hrubé orientaci. Přesný den líhnutí lze určit pouze při kontrolách počtu vajec v období kladení. V případě vodního testu je získaná informace pouze přibližná a pro zachycení dne líhnutí snůšky daného hnízda je nutné navýšit častost kontrol. Pro mé potřeby bylo nutné přesně vědět kdy byla snůška kompletně vylíhla (termín snůška označuje v tomto textu osazenstvo hnízda před vylíhnutím i po něm). Líhnutí rákosničí snůšky může probíhat i více než 24 hodin. Den, kdy se vylíhlo poslední mládě byl označen za den 0.

Po vylíhnutí celé snůšky jsem označila jednotlivá mlád'ata, aby bylo možné v průběhu měření a pozorování odlišit každého jedince a jeho vývoj zvlášť. Značení mlád'at je možno provádět několika způsoby, já jsem si vybrala metodu značení prstů lihovým fixem. Jelikož jsem prováděla pozorování a měření pouze u snůšek s čtyřmi mlád'aty, byl u každého mláděte označen jiný prst než u sourozenců, zároveň však tentýž prst na obou nohách. Prst jsem vždy označila důkladně v celé jeho délce. Značení jsem vždy na druhy den provedla znovu, neboť značení se při pohybech mláděte v hnízdě postupně otírá a stává špatně viditelným.

2. 3. Sběr a zpracování dat pro statistické vyhodnocení

Pro pozorování jsem si vybrala hnízda, kde u původní snůšky rákosníka obecného snůška čítala čtyři mlád'ata. Na těchto hnízdech jsem pořídila videozáznam ve stanovené dny (viz Tabulka č. 1). Pomocí videozáznamu jsem zpětně mohla hodnotit chování rodičů na hnízdě, četnost krmení, vynášení trusu a zahřívání snůšky. Videozáznam byl pořizován na digitální kameru Sony a při každém natáčení jsem pořídila 1. 5 hodiny dlouhý záznam. Analýzu chování rodičů jsem pak prováděla pro 60 minut následujících poté, co se první

z rodičů objevil v zorném poli kamery. Příprava hnízda před samotným natáčením musí proběhnout co nejrychleji, aby nedošlo k zbytečnému rušení rodičů a celé snůšky.

Kameru jsem usadila na třínohý stativ a pevně napolohovala proti posunu. Kamera samotná byla opatřena krytem, tedy plátěným pouzdem v barvě khaki. Stativ byl pokryt matným zeleným nátěrem. Kamera na stativu byla umístěna přibližně do vzdálenosti 2 m od hnízda do průhledu, který jsem v rákosovém porostu zajistila svázáním stébel v blízkosti hnízda. Kameru jsem nastavila na 1. 5 hodiny dlouhý režim natáčení a na tuto dobu se vzdálila do přibližně 50 m vzdálenost, odkud bylo možné okolí hnízda sledovat a zajistit tak kameru proti případnému odcizení. Tato vzdálenost zároveň zajišťovala, že svou přítomností nebudu rušit rodiče. Po uplynutí doby pořizování záznamu jsem vždy uvedla okolí hnízda do původního stavu, aby nedošlo díky zvýšené viditelnosti hnízda k predaci.

U hnízd, kde bylo prováděno pozorování, jsem sledovala tři proměnné pro vyhodnocení vývoje mládřat, tj. hmotnost, délku běháku a délku křídla. Pro vážení mládřat jsem používala digitální váhy a vážila s přesností na 0. 01 g. K měření běháku s přesností na 0. 01 mm jsem využila digitální šupleru. Měření jsem prováděla ve dnech uvedených v Tabulce 1. Měření křídla (s přesností na 1 mm) pak bylo prováděno pouze v den 7 a použito bylo klasického pravítka opatřeného zarážkou proti posuvu křídla při měření. Vážení, měření a také pořizování videozáznamu se provádělo ve všech dnech ve stejný čas během dne. Měření bylo provedeno vždy až po ukončení videozáznamu.

2.4. Experiment

Nalezená hnízda jsem zařadila do čtyř skupin: 1) Kontrola (hnízda bez ovlivnění) 2) Kontrola s výměnou (ve věku dvou dnů jsem mezi sebou vyměnila dvě stejně staré snůšky), 3) Prodloužené snůšky (dvoudenní snůška přenesená do hnízda, kde byla původně sedmidenní mládřata), 4) Zkrácená snůška (sedmidenní snůška přenesená do hnízda, kde původně byla dvoudenní mládřata). Skupina „kontrola“ sloužila pro zjištění rodičovského chování a růstových parametrů mládřat za přirozených podmínek. Skupina „kontrola s výměnou“ měla ověřit, zda nemá samotná výměna vliv na chování rodičů a mládřat. Protože srovnání frekvence krmení a hmotnosti a délky běháku se skupinou kontrola neukázalo na žádné významné rozdíly (Kruskal–Wallis test, všechna $P > 0. 05$), sloučila jsem data ze dvou skupin do jedné kontrolní skupiny.

Pro hnízda ve všech skupinách jsem nahrávala videozáznam ve dvou dnech, ve stáří snůšek 2 a 8 dnů. Záznam ze dne 2 mi umožnil ověřit, že skupiny hnízd se od sebe neliší v žádném ze sledovaných parametrů ještě před experimentálními výměnami (Kruskal–Wallis test, všechna $P > 0. 05$).

Provedení výměny jsem uskutečňovala vždy, když hnízda s pětidenním rozdílem dosáhla dne 2 a 7. Po zvážení, změření a pořízení videozáznamů snůšek ještě ve vlastních hnízdech, jsem mládřata mezi hnízdy co nejrychleji přemístila. V následujících dnech jsem pak postupovala s měřením, vážením a videozáznamy dle rozpisu (Tabulka 1).

2.5. Statistické zpracování:

Z důvodu vysoké hnízdní predace v sezóně 2004 a následně malé velikosti vzorku jsem využila dat z hnízdní sezóny 2003 ze stejné lokality (HONZA, PROCHÁZKA, MATYSIOKOVÁ, GRIM 2003, nepublikováno). Pro statistické zpracování jsem si zvolila test Kruskal–Wallisova ANOVA. Tento neparametrický test je vhodný pro srovnání více skupin s malou velikostí vzorku.

Tento test jsem provedla pro tři sledované proměnné, tj. pro počet krmení za hodinu, délku běháku a hmotnost. V každém z prováděných testů jsem hodnotila, zda jsou rozdíly mezi dvěma experimentálními skupinami a kontrolní skupinou. Abych zabránila

pseudoreplikaci, spočítala jsem pro každou snůšku průměr z měření získaných pro všechna čtyři mláďata v daném věku (datovým bodem je tedy snůška, ne mládě).

3. Výsledky

Pro jednotlivé porovnávané skupiny bylo následující n u jednotlivých měřených proměnných: hmotnost a délka běháku: mladší n=7, starší n=8, kontrola n=9. Krmení: mladší n=6, starší n=5, kontrola n=5 (počty získaných videozáznamů se liší od předchozích měření z důvodu nemožnosti pořídít videozáznam v případě deštivého počasí).

3.1. Frekvence krmení

Srovnáním frekvence krmení mezi třemi srovnávanými skupinami (viz Metodika) jsem zjistila, že mezi nimi není významný rozdíl (Graf 1 Kruskal–Wallis test: $\chi^2=0.10$, $df=2$, $P=0.95$). Předpoklad (predikce 1), že mláďata u prodloužených snůšek budou ve věku osmi dnů krmena méně než mláďata stejného věku v kontrolních snůškách, statistický test nepotvrdil. Druhá predikce, o snížení intenzity krmení mláďat ve zkrácených snůškách, rovněž není podpořena.

3.2. Růst mláďat

Hmotnost mláďat ve věku osmi dnů se mezi srovnávanými skupinami nelišila (Graf. 2 Kruskal–Wallis test: $\chi^2=7.62$, $df=2$, $P=0.99$). Délka běháků mláďat v den osm se neliší mezi jednotlivými srovnávanými skupinami (Graf. 3 Kruskal–Wallis test: $\chi^2=2.62$, $df=2$, $P=0.26$).

3.3. Délka rodičovské péče

Délka rodičovské péče na hnízdech zařazených do tří srovnávaných skupin (Graf 4) se velmi významně lišila (Kruskal–Wallis test: $\chi^2=20.17$, $df=2$, $P<0.0001$). Následné srovnání mezi skupinami ukázalo, že o mladší snůšky se rodiče starali významně déle než o snůšky kontrolní (Tukey–Kamer: $P<0.01$). Péče na hnízdech se staršími snůškami pak byla významně kratší (Tukey–Kamer: $P<0.01$).

4. Diskuze

Výsledky statistických srovnání v této práci ukazují, že není rozdíl v intenzitě rodičovské péče mezi manipulovanými a kontrolními snůškami. Stejně tak se mládřata mezi skupinami neliší v růstových parametrech. Předpoklad (predikce 1), že mládřata u mladších snůšek budou méně krmena, se tedy nepotvrdil. Druhá predikce, o snížení intenzity krmení mládřat ve starších snůškách, byla rovněž vyvrácena. Tyto výsledky naznačují, že rodiče nemají pevný limit na krmení mládřat, tj. krmí snůšku podle jejích potřeb i po době potřebné za normálních podmínek pro úspěšné vyvedení z hnízda. Tak tomu může být u některých jiných druhů (např. sýkora babka, *Parus palustris* a lejsk černohlavý *Ficedula hypoleuca*; NILSSON & SVENSSON 1993), ale např. papuchalci *Fratercula arctica* (JOHNSEN et al. 1994) při prodloužení doby pobytu mládřat v hnízdě (v mé práci “mladší snůška”) tato opustí v pevně danou dobu, která uplyne od vylíhnutí mládřat a začátku péče o ně. Právě takovéto chování by bylo vhodným obranným prostředkem rákosníků (či jiných hostitelů) proti parazitickým mládřatům.

Srovnání mých výsledků s prací, která zjistila opouštění starších kukaččích mládřat na stejné lokalitě (GRIM et al. 2003), můžeme vysvětlit více způsoby. Velikost vzorku v mé práci je zatím pravděpodobně příliš malá na to, abych zjistila opouštění mladších snůšek, protože frekvence opouštění kukaččích mládřat je pouze 15%. Je také možné, že jako podnět pro odmítnutí parazitického mláděte slouží nejen samotná délka pobytu mláděte v hnízdě, ale i nějaký další znak (např. mládě kukačky má jinak zbarvenou dutinu zobáku, kterou stimuluje rodiče ke krmení, liší se i v struktuře žadonícího hlasu, tělesné velikosti a zbarvení peří).

Jak uvádí REDONDO (1993), hnízdní parazité ve většině případů nemají mimetická ptáčata a hostitelé je přesto nerozpoznají. Přitom tyto druhy jsou schopní rozpoznat a diskriminovat parazitická vejce, která naopak mimikry mají. Hypotéza evolučního zpoždění předpokládá, že zatím nebyl dostatek času, nebo genetických změn pro vznik a rozšíření odmítacího chování vůči mládřatům (REDONDO 1993). Stejně tak je možné, s odmítnutím cizího mláděte jsou spojené vedlejší výdaje (odmítnutí vlastního mláděte omylem na neparazitovaném hnízdě), které při nízké frekvenci parazitismu převýší nad možnými zisky ze správné diskriminace (tj. odmítnutí parazitického mláděte). Tak je tomu podle matematického modelu u hostitelů kukačky obecné (LOTEM 1993).

Nabízí se jisté vysvětlení, že by tak mohlo být i vlivem toho, že hostitelští rodiče vychovávají parazitické mládě bez možnosti srovnání s mládětem vlastním. Jak udává LOTEM (1993) s odmítnutí mládřat se častěji setkáme v případě, kdy mládřata hostitele a parazita vyrůstají v hnízdě společně. Což poukazuje na to, že absence srovnávacího materiálu pro hostitele, jemuž kukačka vytlačila z hnízda potomstvo vlastní, může mít vliv na jejich schopnost parazitické mládě rozpoznat.

Naproti tomu však můžeme pozorovat chování hostitele kukačky bronzové (*Chrysococcyx lucidus*), kteří odmítnou parazitické mládě ve 100% případů, a to přesto že mládě po vylíhnutí vytlačí v hnízda původní snůšku a je vychováváno samo (LANGMORE et al. 2003). Také rákosníci obecní (viz výše) mohou odmítat parazitické kukaččí mládřata, přestože je nemohou srovnávat s vlastními (GRIM et al. 2003).

5. Závěr

Nezjistila jsem rozdíly v chování rákosníka obecného vůči mládřatům vlastního druhu, jejichž pobyt na hnízdě byl experimentálně prodloužen (mládřata překročila dobu pro opuštění hnízda), nebo zkrácen. Ve třech pozorovaných parametrech (frekvence krmení, hmotnost, délka běháku) jsem neprokázala statisticky významné rozdíly. Naopak délka péče věnovaná mladším snůškám byla významně delší než snůškám kontrolním a starším. Na základě pozorování a všech provedených statistických testů je tedy možno říci, že rákosník obecný je ochotný krmit mládřata v závislosti na intenzitě jejich žadonění a jeho chování není ovlivněno ani experimentálním prodloužením pobytu mládřat na hnízdě, ani jeho zkrácením. Tento výsledek nepodporuje hypotézu, že rákosník obecný může využít délku péče o mládřata v hnízdě jako podnět pro odmítnutí parazitického mláděte. V budoucnu však bude třeba získat větší vzorek pro solidnější otestování hypotézy.

6. Literatura

- BIBBY, C. J. & THOMAS, D. K. 1985: Breeding and diets of the reed warbler at a rich and a poor site. *Bird Study* 32: 19–31.
- BIBBY, C. J. 1978: Some breeding statistics of reed and sedge warblers. *Bird study* 25: 207–222.
- BROOKE, M. de L. & DAVIES, N. B. 1988: Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335: 630–632.
- CATCHPOLE, C. K. 1973: Conditions of co-existence in sympatric breeding population of *Acrocephalus* warblers. *J. Anim. Ecol.* 42: 623–635.
- CRAMP, J. S. (ed.) 1989: The birds of the Western Palearctic. Vol. IV. Terns to woodpeckers. Oxford University Press, Oxford & New York.
- CRAMP, J. S. (ed.) 1992: The bird of the Western Palearctic. Vol. VI. Warblers . Oxford University Press, Oxford & New York.
- DAVIES, N.B. 2000. *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. London: Academic Press.
- DAVIES, N. B. & BROOKE, M. de L. 1988: Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counter-adaptations. *Anim. Behav.* 36: 262–284.
- DAVIES, N. B. & BROOKE, M. de L. 1989a: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *J. Anim. Ecol.* 58: 207–224.
- DAVIES, N. B. & BROOKE, M. de L. 1989b: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *J. Anim. Ecol.* 58: 225–236.
- DAVIES, N. B. & GREEN, R. E. 1976: The development and ecological significance of feeding techniques in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). *Anim. Behav.* 24: 213–229.
- DYRCZ, A. 1974: Factors affecting the growth rate of nestling great reed warblers and reed warblers at Milicz, Poland. *Ibis* 116: 330–339.
- GIBBS, H. L., SORENSON, M. D., MARCHETTI, K., BROOKE, M. de L., DAVIES, N. B. & NAKAMURA, H. 2000: Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407: 183–186.
- GREEN, R. E. & DAVIES, N. B. 1972: Feeding ecology of reed warblers. Wicken Fen Group Rep. 4: 8–14.
- GRIM, T. & HONZA, M. 1996 Effect of habitat on diet of reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) nestlings. *Folia Zool.* 45(1): 31–34.
- GRIM, T. & HONZA, M. 2001: Does supernormal stimulus influence parental behaviour of the cuckoo's host? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49(4): 322–229.
- GRIM, T., KLEVEN, O. & MIKULICA, O. 2003: Nestling discrimination without recognition: a possible defence mechanism for hosts towards cuckoo parasitism? *Proc. Royal Soc. London.* 270: 72–74.
- HARVEY, P. H. & PARTRIDGE, L. 1988: Of cuckoo clocks and cowbirds. *Nature* 335: 586–587.
- HAVLÍN, J. 1971: Nesting biology of the great reed warbler and reed warbler on the Náměšťské rybníky ponds (Czechoslovakia). *Zool. Listy* 20: 51–68.
- HONZA, M., PICMAN, J., GRIM, T., NOVAK, V., ČAPEK, M. & MRLÍK, V. 2001: How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the Common Cuckoo. *J. Avian Biol.* 32(3): 249–255.
- HONZA, M., MOKSNES, A., RØSKAFT, E. & OIEN, I. J. 1993: Spatial distribution of nests of the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in the Lednice ponds . *Zprávy MOS* 51: 25–33.
- HONZA, M., ØIEN I. J., MOKSNES, A. & RØSKAFT, E. 1998. Survival of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* clutches in relation to nest position. *Bird Study* 45: 104–108.

- HONZA, M., TABORSKY, B., TABORSKY, M., TEUSCHL, Y., VOGL, W., MOKSNES & A. RØSKAFT, E. 2003: Behaviour of female common cuckoos, *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. *Anim. Behav.* 64: 861–868.
- HUDEC, K., (ed.) 1983: Fauna ČR. Ptáci 3/I. Academia, Praha.
- HUGHES J. M. 1997: Taxonomic significance of host–egg mimicry by facultative brood parasites of the avian genus *Coccyzus* (*Cuculidae*). *Can. J. Zool.* 75: 1380–1386.
- ILLE, R., HOI, H. & KLEINDORFER, S. 1996: Brood predation, habitat characteristics and nesting decisions in *Acrocephalus scirpaceus* and *A. palustris*. *Biologia* 51(2): 219–225.
- JOHNSEN I., ERIKSTAD, K. E. & SAETHER, B–E. 1994: Regulation of parental investment in a long–lived seabird, the puffin *Fratercula arctica*: an experiment. *Oikos* 71: 273–278.
- JOHNSGARD, P. A. 1997: The avian brood parasites. Oxford University Press & New York.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (eds.). 1993: An introduction to behavioural ecology. Third edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- LANGMORE, N. E. HUNT, S. KILNER, R. M. 2003: Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature*. 6928: 157–160.
- LINDHOLM, A. K. & THOMAS, R. J. 2000: Differences between populations of reed warblers in defences against brood parasitism. *Behaviour* 137: 25–42.
- LOTEM, A. 1993: Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature*. 362: 743–745.
- LUKEŠ, Š. 1973: Příspěvek k nidibiologii a ekologii rákosníka obecného–*Acrocephalus scirpaceus scirpaceus* Hermann 1804. *Přírod. čas. jihočes., České Budějovice* 13(3): 161–172.
- MACEDO, R. H. F., CARIELLO, M. O., GRAVES J. & SCHWABL H. 2004: Reproductive partitioning in communally breeding guira cuckoos, *Guira guira*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55: 213–222.
- MAYER, J. 1971: Ekologické vztahy rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus* L.) a rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus* Herm.), k biocenóze v období hnízdění. Diplomová práce. Př. F., UJEP. Brno.
- MOKSNES, A. & RØSKAFT, E. 1995: Egg–morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *J. Zool.* 236: 625–648.
- MOKSNES, A. RØSKAFT, E. BIČÍK, V. HONZA, M. & OIEN, I. J. 1993: Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism on *Acrocephalus* warblers in southern Moravia in The Czech Republic. *J. Ornithol.* 134: 425–434
- MOKSNES, A., RØSKAFT, E., HAGEN, L. G., HONZA, M., MORK, C. & OLSEN, P. H. 2000: Common cuckoo *Cuculus canorus* and host behaviour at reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* nests. *Ibis* 142: 247–258.
- MOKSNES, A. & RØSKAFT, E. 1989: Adaptations of meadow pipits to parasitism by the common cuckoo. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24(1): 25–30.
- MOSKÁT, C. & HONZA, M. 2002: European Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. *Ibis* 144: 614–622.
- NILSSON, J. & SVENSSON, M. 1993: Fledging in altricial birds: parental manipulation or sibling competition? *Anim. Behav.* 46: 379–386.
- ROHWER, S. & SPAW, C. D. 1988. Evolutionary lag versus bill–size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evol. Ecol.* 2: 27–36.
- ROTHSTEIN, S. I. 1990: A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481–508.
- ROTHSTEIN, S.I., ROBINSON S.K. (eds). 1998. *Parasitic birds and their hosts*. Oxford: Oxford University Press.

- SOLER, J. J., SOLER, M. & MØLLER, A. P. 2000: Host recognition of parasite eggs and the physical appearance of host eggs: the magpie and its brood parasite the great spotted cuckoo. *Etología*. 8: 9–16.
- ŠŤASTNÝ, K., RANDÍK, A. & HUDEC, K. 1987: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČSSR 1973/77. Academia, Praha .
- VOŠLAJEROVÁ, K. & HONZA, M. 2003: Vyhazovací chování kukačky obecné. *Živa*. 2: 79–81.
- WYLLIE, I. 1981: *The cuckoo*. Batsford, London.
-

Přílohy

Tab. 1: Rozpis prováděného měření a videozáznamu u jednotlivých druhů.

druh/den	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
k.o. měření	X	x		x		x		x		X	x		x		x	x	x	x	x	x	x
k.o. video		x				x				X	x		x		x	x	x	x	x		x
r.o měření	X		x	x				x	x	X											
r.o. video	X		x	x				x	x												

k.o.měření = měření u kukačky obecné (délka běháku, délka křídla, hmotnost mláděte)

k.o. video = 1.5 hodinu dlouhý videozáznam kukaččího mláděte na hnízdě

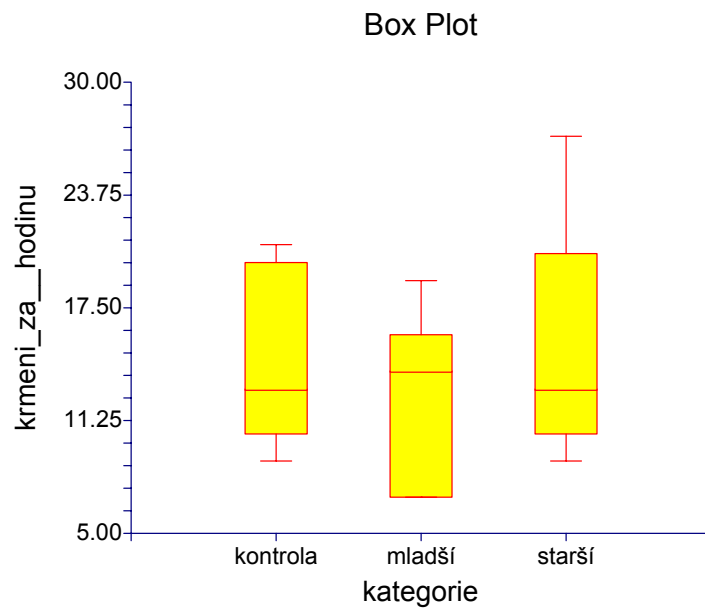
r.o. měření = měření mlád'at rákosníka obecného na hnízdě (délka běháku, délka křídla, hmotnost mláděte)

r.o. měření = 1.5 hodinu dlouhý videozáznam mlád'at rákosníka obecného na hnízdě

x = provádění daného úkonu

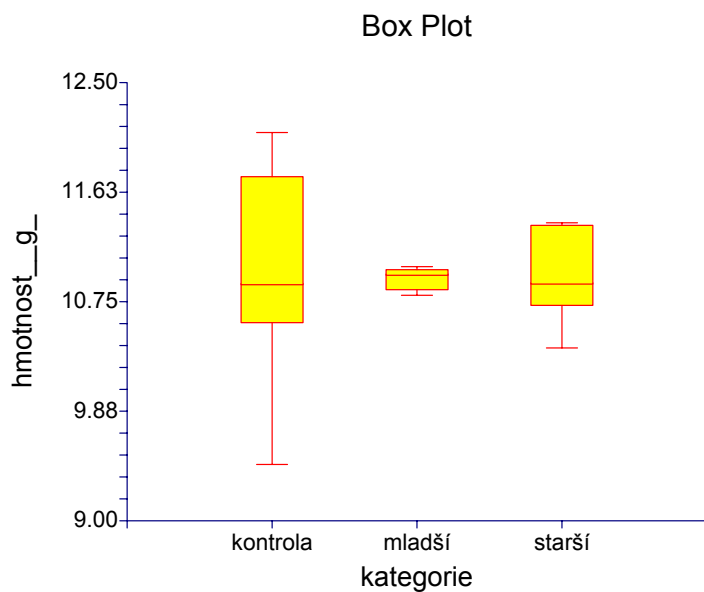
den 0 = den vylíhnutí posledního (=čtvrtého) mláděte

Graf 1: Frekvence krmení za hodinu ve dni 8



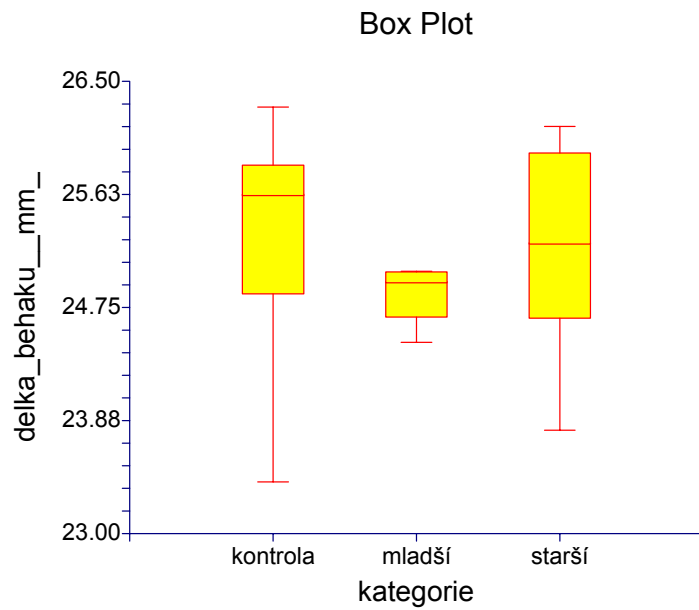
(Kračičkový diagram znázorňuje medián, 25. a 75. kvartil a extrémní hodnoty. Pro vysvětlení označení kategorií na ose x viz Metodika.)

Graf 2: Rozdíl hmotnosti mláďat u jednotlivých skupin v osmém dni



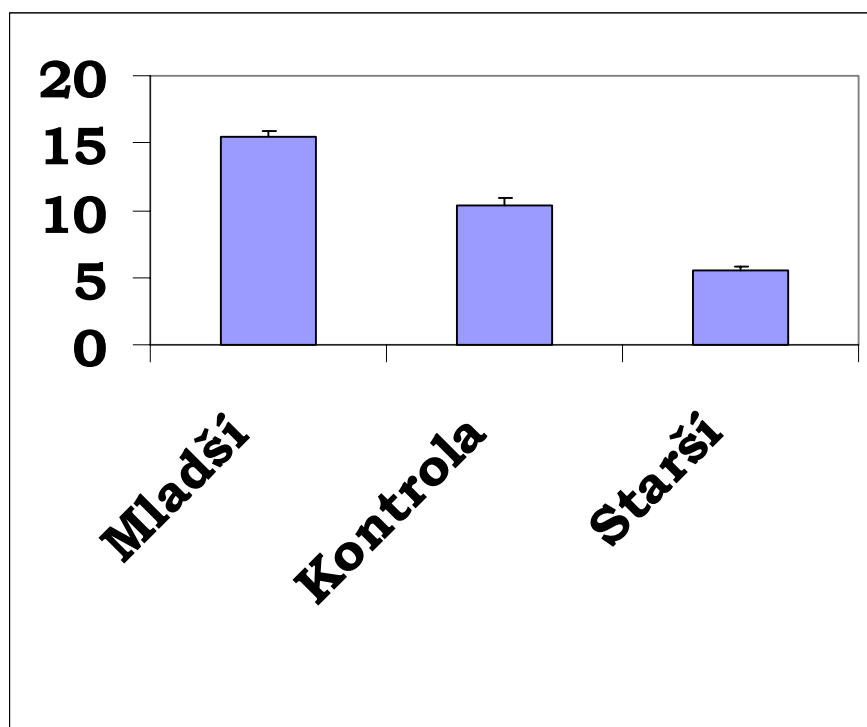
(Kračičkový diagram znázorňuje medián, 25. a 75. kvartil a extrémní hodnoty. Pro vysvětlení označení kategorií na ose x viz Metodika.)

Graf 3: Rozdíl délky běháku u jednotlivých skupin hnízd v osmém dni



(Krabičkový diagram znázorňuje medián, 25. a 75. kvartil a extrémní hodnoty. Pro vysvětlení označení kategorií na ose x viz Metodika.)

Graf 4: Délka rodičovské péče



(Rozdíly v délce rodičovské péče na třech skupinách sledovaných hnízd. Na ose y je délka péče ve dnech)