

**Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie**



Strategie výběru hostitele kukačkou obecnou

Veronika Nešporová

**Bakalářská práce
předložená
na Katedře zoologie
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Bc. v oboru
Systematická biologie a ekologie**

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Tomáš Grim, PhD.

Olomouc 2009

Nešporová, V.: Strategie výběru hostitele kukačkou obecnou. Bakalářská práce, Katedra zoologie PřF UP v Olomouci, 32 s., 0 příloh, česky.

Abstrakt

Tato práce popisuje strategii výběru hostitele kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*) a je zpracována jako literární rešerše. Zabývám se zde jednotlivými faktory, kterými je tento výběr ovlivněn, jako je prostředí umístění hostitelského hnízda, synchronizace hnízdění, pozornost věnovaná hnízdu či obrana hnízda pěstounem a rozpoznání dospělé kukačky. Dále diskutuji faktory, které hrají roli v případě, že se kukačce podaří hnízdo hostitele parazitovat: mimikry kukaččích vajec, tvar a velikost hnízda, péče o parazitická mláďata, potrava, kterou jsou krmena a jejich konkurence schopnost s mláďaty hostitele. Cílem mé práce bylo shrnutí dosavadních poznatků týkajících se výběru hostitelského druhu při parazitaci kukačkou.

Klíčová slova: hnízdní parazitismus, hostitel, koevoluce, kukačka obecná, *Cuculus canorus*, rozpoznávání

Nešporová,V.: Host selection strategies of the common cuckoo. Bachelor Thesis, Department of Zoology, Palacky University of Olomouc, 32 pp., 0 Appendices, in Czech.

Abstract

This work reviews host selection strategies of common cuckoo (*Cuculus canorus*). I discuss particular factors affecting host selection by the cuckoo such as host nest site selection, breeding synchrony, nest attentiveness or nest defence and adult enemy recognition by the host. Further, I discuss factors that can play a role in cases when cuckoo succeeded in laying its egg into the host nest: egg mimicry, nest design, host care of parasite young, food delivered by hosts to the parasite and competition with host chicks. The aim of my work was to summarize present knowledge of host selection by the common cuckoo.

Keywords: brood parasitism, hosts, coevolution, common cuckoo, *Cuculus canorus*, recognition

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci Strategie výběru hostitele kukačkou obecnou vypracovala samostatně za použití citované literatury. Veškeré literární zdroje a další informace, které jsem pro tuto práci využila, jsou uvedeny v seznamu použité literatury.

V Olomouci 5. května 2009

.....
podpis

Poděkování

Chtěla bych tímto velmi poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce doc. Tomáši Grimovi, za pomoc při zpracování, konzultace a cenné rady, připomínky, poskytnutí odborné literatury a dat a za trpělivost a důvěru. Také patří můj dík Z. Strachoňové a P. Samašovi, kteří mě zasvětili do práce v terénu. A rovněž bych chtěla vyjádřit poděkování i K. Zemanové a mým rodičům za podporu a počáteční impuls.

V Olomouci, 5. května 2009

OBSAH

1	Úvod	8
1.1	Hnízdní parazitismus	8
1.2	Závody ve zbrojení	9
2	Modelový druh parazita a jeho hostitelé	12
2.1	Kukaččí parazitická strategie	13
2.2	Co na to hostitel	14
2.3	Kukaččí vejce	15
2.4	Kukaččí mládě	15
3	Výběr hostitele	16
3.1	Umístění hnízda	16
3.2	Blízkost stromů (<i>spatial habitat structure hypothesis</i>)	18
3.3	Synchronizace hnízdění	18
3.4	Obrana hnízda pěstounem a rozpoznání kukačky	18
3.5	Hostitelský pár hnízdí sám či žije v kolonii	19
3.6	Pozornost věnovaná hnízdu	19
3.7	Čas kladení	20
3.8	Podobnost vajec a mimikry	20
3.8.1	Velikost vejce	21
3.8.2	Vnitrosnůšková a mezisnůšková variabilita	21
3.9	Inkubační doba	22
3.10	Tvar hnízda a jeho velikost	22
3.11	Věk hostitele	23
3.12	Potrava a způsob krmení hostitelem	23
3.13	Konkurence s mláďaty hostitele	23
4	Závěr	26
5	Literatura	28

1 Úvod

1.1 Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazitismus je typ rozmnožovací strategie některých ptáků, ale i ryb a hmyzu, kdy se samice o svá mláďata nestará. Její strategie spočívá v tom, že naklade svá vejce do hnízd jiných jedinců, tzv. pěstounů či hostitelů, a těm přenechá celou péči o potomstvo. S hnízdním parazitismem se můžeme setkat po celém světě, nejčastěji v Africe a Americe (Davies 2000).

Existuje hnízdní parazitismus fakultativní (příležitostný) a obligátní (pravý), který má na hostitele více negativní dopad (Davies 2000). Fakultativní hnízdní parazitismus spočívá v příležitostném nakladení vajec do hnízd vlastního či příbuzného druhu a byl pozorován například u špačka obecného, vlaštovky obecné či sýkořice vousaté. Naopak u obligátního hnízdního parazitismu klade samice svá vejce vždy do hnízd jiného druhu. Tento případ se vyskytuje právě u mnoha druhů kukaček (Payne 2005). Fakultativní paraziti zpravidla nemají žádné specifické adaptace pro využívání hostitele. Naopak u obligátních parazitů je jejich využívání hostitele zdokonaleno schopností parazitického mláděte zbavit se všech hostitelských vajec a mláďat (tzv. vytlačovací chování; Jenner 1788). Dalším "vylepšením" jsou k nerozeznání podobná parazitická mláďata mláďatům hostitele, např. mláďata vdovky rodu *Vidua* jsou extrémně podobná mláďatům hostitelských astrildů (Davies 2000). Ta jsou pak často ještě zvýhodněna dřívějším líhnutím a tím i rychlejším růstem a šancí ukořistit si více potravy.

Dále pak lze hnízdní parazitismus rozdělit na vnitrodruhový (intraspecifický), který je častý v případě příležitostného hnízdního parazitismu a setkáváme se s ním v ptačí říši u několika set druhů. Je znám například u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) či vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). Spočívá v kladení vajec do hnízda vlastního či příbuzného druhu. Druhým je pak hnízdní parazitismus mezidruhový (interspecifický) typický pro pravý hnízdní parazitismus a ten využívá právě naše kukačka obecná (*Cuculus canorus*), která klade svá vejce hostitelům z řádu pěvců (Passeriformes). Mezi další hnízdní parazity řadíme vdovky (Viduinae), medozvěstky (*Indicatoridae*) a vlhovce (Icteridae). Mezidruhový hnízdní parazitismus je méně častý a nalezneme ho asi u 100 druhů ptáků (Davies 2000).

1.2 Závody ve zbrojení

U těch druhů ptáků, které se stávaly častou obětí hnízdního parazitismu, se vyvinuly během koevoluce různě adaptační strategie jak se bránit a naopak u parazita je automaticky vyvolána snaha přizpůsobit se protiadaptací (Teuschl et al. 1998). Je to neustálý souboj mezi oběma evolučními liniemi. V tomto společném evolučním vývoji parazita a hostitele byla zdokumentována řada takových adaptací a protiadaptací, které slouží koevolučnímu závodu ve zbrojení (tzv. *arms-race*)(Davies & Brooke 1989a).

Příklady různých adaptací hostitelů a protiadaptací parazita jsou dobře pozorovatelné právě na vztazích naší kukačky obecné a jejích „obětí“. Většina hostitelů kukačky například úspěšně vyvinula diskriminační chování proti parazitickým vejcům a vůči dospělým jedincům, ale schopnost rozpoznat a odmítnout parazitické mládě je méně častá a byla zaznamenána jen v několika případech. Nejspíše je to proto, že kukaččí hostitelé se téměř jako všichni ostatní pěvci učí rozeznat svá mláďata po vylíhnutí v hnízdě (Davies & Brooke 1989a). Adaptací na kukaččí parazitaci je také nižší vnitrosnůšková a vyšší mezisnůšková variabilita zbarvení hostitelských vajec (Øien et al. 1995). Druhy, které jsou takto vybavené, lépe rozeznají cizí vejce a mohou ho pak tedy i odstranit. Tito kukaččí hostitelé se učí rozpoznat svá vlastní vejce již během doby kladení v jejich první hnízdní sezóně (Lotem et al. 1992).

Existuje několik hypotéz, vysvětlujících různé frekvence v odmítání vajec parazitů hostiteli (Øien et al. 1995; Davies & Brooke 1989b). Mezi ně patří například hypotéza evolučního zpoždění (*the evolutionary lag hypothesis*), podle níž alely pro odmítnutí parazitických vajec nejsou ještě rozšířeny v populaci. Jednotlivé rozdíly u různých druhů či populací ve frekvenci odmítání vajec jsou zapříčiněny rozdílnou fází koevoluce, která se odehrává v průběhu závodu ve zbrojení mezi parazitickou kukačkou a jejím hostitelem (Davies & Brooke 1989b; Soler & Møller 1996). Předpokládá se zde, že v počátcích evoluce chování parazita bude parazit klást svá vejce do často se vyskytujících, nápadných a lehce přístupných hnízd. To pak může vést v dalších fázích ke koevoluci mezi parazitem a jeho hostitelem a vzniku jejich adaptací a protiadaptací.

Druhá hypotéza je hypotéza evoluční rovnováhy (*the evolutionary equilibrium hypothesis*) (Lotem et al. 1992). Zde se předpokládá, že za určitých podmínek přijetí vejce parazita bývá upřednostněno před jeho vyhozením. Vzniklé náklady spojené s odmítnutím cizího vejce mohou totiž poněkud paradoxně převážet nad zisky. Může dojít k vyhození vlastního vejce a nebo opuštění hnízda se snůškou, i když tam

k parazitaci nedošlo (*recognition error* – tj. rozpoznávací chyba). Tato chyba bude častější např. u druhu, který nemá dostatečně vyvinutou schopnost rozlišit vejce parazita nebo pokud hostitel zpozoroval kukačku u svého hnízda a mylně se „domnívá“, že jej parazitovala.

Jinou možností je hypotéza přerušované arms race (*the intermittent arms race hypothesis*), kde druhy ptáků, které byly v historii kukačkou parazitované se mohou znovu stát jejími hostiteli (*cyclic changes in parasitism*) (Soler et al. 1998). Pokud hostitelská populace příliš odmítá vejce parazita, může dojít k přerušení koevolučního vztahu kvůli zániku parazita. Takový hostitel se stává pro parazita dále nevýhodným. Po nějakou dobu tak může tlak, kterým parazit na hostitele působil, zaniknout a tím se zároveň může snížit selekce na schopnost hostitele rozeznat a vyhodit cizí vejce z hnízda. Ztrátu adaptací proti parazitaci kukačkou předpokládají Davies & Brooke (1989b) například u pěnkavy obecné, lejska šedého či u drozda zpěvného. Tak se dříve parazitovaná hostitelská populace, která ztratila schopnost obrany proti parazitaci, může stát znovu využívaná parazitickým druhem.

Další hypotézou je hypotéza prostorové struktury habitatu (*the spatial habitat structure hypothesis*), kdy úspěšná parazitace hostitele je ovlivněna určitými typy prostředí. Hraje zde roli například výběr vhodného pozorovacího místa a umístění hnízd (Alvarez 1993; Øien et al. 1996). Davies (2000) také zmínil, že pozorování kukaček v okolí hnízda hostitele má za následek odmítnutí kukaččího vejce hostitelem.

Náklady, které musí parazitovaný hostitel vynaložit při přijetí cizího mláděte jsou vysoké (Soler & Møller 1996). Parazitismus může dokonce představovat silnější selekční tlak než je například predace. Díky zdárné parazitaci, při které mladý parazit vytlačí z hnízda většinou celou hostitelskou snůšku a následné dlouhé péči o nevlastního potomka, přijde hostitel nejen o daný hnízdní pokus, ale o celou hnízdní sezónu. Jeho vlastní reprodukční úspěšnost tak klesá až na nulu (Øien et al. 1995, 1996). Při predaci je hnízdo „pouze“ zničeno dravcem, ale ptačí pár má stále dost času na to, aby zahnízdil znovu a vyvedl mladé. Naopak úspěšná parazitace znamená, že hostitel stráví prakticky celou hnízdní sezónu péčí o parazita. I přes tyto náklady dochází často k přijetí parazitických vajec a mláďat. Faktor, který může být zodpovědný za nízký výskyt hostitelského odmítání parazitických mláďat, je nejspíše slabý selekční tlak na hostitelské adaptace, tzv. evoluční rovnováha (viz výše).

Na druhé straně je například u budníčka menšího pozorována téměř stoprocentní frekvence odmítnutí cizích vajec (Moksnes & Røskaft 1992). Naopak jiné druhy jako je

pěvuška modrá přijímají téměř všechna vejce, jak mimetická tak i nemimetická. V České a Slovenské republice je však pěvuška jen výjimečným hostitelem (Vaculík 2005). Podle studie Davies & Brooke (1988) by to mohlo být zapříčiněno například tím, že nemá dostatečnou genetickou výbavu na rozlišení kukaččích vajec, nebyl dostatek času vyvinout toto rozlišovací chování, tedy i přesto, že je pěvuška známá jako hostitel nejméně 600 let. Mohlo by tedy jít o případ evolučního zpoždění.

Zvláštní případ je u australských modropláštníků nádherných parazitovaných dvěma druhy kukaček - kukačkou bronzovou (*Chrysococcyx basalis*) a nádhernou (*Ch. lucidus*). U nich se ukázalo, že i když jsou přijímána všechna nakladená vejce parazita, opouštějí ve 40% hnízda parazitovaná kukačkou bronzovou a ve všech případech hnízda parazitována kukačkou nádhernou (Langmore et al. 2003). Předpokládá se, že je to způsobeno díky rozdílnému hlasovému žadonění parazitických mlád'at. U kukačky bronzové, která bývá častěji akceptovaná, je žadonění mlád'at více podobné mlád'atům hostitele. Naopak u kukačky nádherné se žadonění mláděte během jeho růstu čím dál víc odlišuje od hostitelských mlád'at.

Kukačky pak vůči hostitelským adaptacím vyvíjejí nejrozumnější protiadaptace, jako je například rychlé kladení svých vajec do hnízda hostitele v odpoledních hodinách, jejich mimikry a pevnější skořápka či vytlačovací reflex kukaččího mláděte.

Zvláštní případ adaptace je u afrického a jihoevropského druhu kukačky chocholaté (*Clamator glandarius*), která mimo jiné hostitele parazituje hnízda straky obecné (*Pica pica*). Bylo vypořádáno, že potom, co tyto kukačky nakladly svá vejce do jejich hnízd a straky tuto parazitovanou snůšku opustily a postavily si snůšku náhradní, která byla znovu parazitována, již tuto straky přijaly, i když byly schopné parazitické vejce rozeznat (Soler et al. 2000). Když by straka kukaččí vejce vyhodila, pomstila by se jí samice kukačky zničením celé její snůšky. Tento příbuzný druh naší kukačky obecné však nevyhazuje hostitelova vejce ani mlád'ata, podobně jako je to u vdovek parazitujících africké strnady. Nevlastní sourozenci však nejsou schopni konkurovat kukačce, která je připraví o většinu potravy a tak se později nakonec stejně hostitelské snůšky zbaví. Straky, které však mládě kukačky přijmou mají šanci vychovat alespoň část vlastních mlád'at a navíc čerpají jistou výhodu obrany hnízda proti predátorům, kterou poskytuje samice kukačky hlídající svou snůšku (Grim 2001).

V rámci závodů ve zbrojení (Honza et al. 2001) se také nejspíše vyvinuly u kukačky obecné různé ekologické poddruhy lišící se zbarvením skořápky. V Evropě jich bylo nalezeno asi 15, z toho pak 12 v České republice, žijících v různých biotopech a

napadající různé hostitele. Tento vyšší výskyt na našem území může být zapříčiněn rozmanitostí krajiny a proměnlivostí biotopů, které nabízejí vhodné podmínky k hnízdění.

Udržování mimetických vajec je umožněno tím, že se samička kukačky specializuje na jednoho či několik hostitelských druhů a napodobuje vzhled svých vajec, jednak zbarvením, velikostí, tvarem a skvrnitostí (Øien et al 1995). Díky tomu, že geny pro zbarvení vajec jsou umístěny na samičím heterogametickém chromozomu (Gibbs et al. 2000) mohou se udržovat mimikry kukaččích vajec i přesto, že samci kukaček se páří se samicemi, které parazitují různé hostitelské druhy (Skjelseth et al. 2004).

Existuje několik hypotéz specializace na určitý druh hostitele a vznik poddruhů (Teuschl et al. 1998, Vogl et al. 2002)

- Hypotéza preference hostitele (Host preference hypothesis), kdy kukačka preferuje ten konkrétní druh hostitele, u kterého se sama vylíhla.
- Hypotéza místa vylíhnutí (Natal philopatry) předpokládá, že se samice kukačky vrací z afrických zimovišť a klade vejce do nalezených hnízd náhodně, v místě, kde se sama vylíhla a byla vychována svými pěstounskými rodiči.
- Hypotéza umístění hnízda (Nest site choice), která je kompromisem mezi dvěma předchozími hypotézami. Kukačka se vrací ze zimovišť a klade vejce druhům s podobně zbarvenými vejci a hnízdním stanovištěm v určitém biotopu.

2 Modelový druh parazita a jeho hostitelé

Kukačka obecná (*Cuculus canorus*), která se řadí do třídy ptáků (Aves), řád kukačky (Cuculiformes), čeleď kukačkovití (Cuculidae), patří mezi naše nejznámější ptáky nejen díky svému charakteristickému hlasovému projevu, ale i díky svému specifickému způsobu hnízdění, při kterém naklade své vejce do hnízda jiného ptačího druhu a dále se o něj nestará.

V České republice je kukačka obecná jediným druhem kukačky (Hudec 1983). Je to středně velký pták s dlouhým stupňovitým ocasem a při letu se jeho silueta podobá krahujci. Má malou štíhlou hlavu a úzká zašpičatělá křídla. Samci jsou šedomodré

barvy a mají bíle skvrnitý ocas a příčně pruhované břicho. Samice jsou spíše hnědé až hnědočerné. Mladí ptáci jsou příčně pruhovaní i na hlavě a záda pak mají šedá nebo hnědá. Barva zobáku je černá se žlutým kořenem spodní části. A rovněž nohy a drápy jsou žluté.

Délka těla je 32 – 35 cm, hmotnost pak 105 – 135 g a rozpětí křídel je 55 – 62 cm. Známým kukáním se ozývá pouze sameček. Hlas samičky je odlišný, bublavý a při vzrušení vydává sameček zvláštní prskavé zvuky.

Vyskytuje se nejčastěji v lesnaté krajině, ale je velmi přizpůsobivá. Můžeme ji najít od polopouští až k severní hranici lesa a obývá téměř všechny typy biotopů - lesy, otevřenou krajinu, rákosiny, nížiny i hory. Je rozšířená po celé Evropě a Asii, kromě Arabského a Indického poloostrova a jihovýchodní Asie (Vaculík 2005).

Samečci přilétají z afrických zimovišť před samičkami, koncem dubna a později lákají samičky známým voláním. Při něm sedí sameček na vyvýšeném místě se svěšenými křídly a mírně zdviženým ocasem. Samička klade vejce do hnízd různých hmyzožravých pěvců s otevřenými hnízdy a tím její rodičovská role končí. Celkem bylo zjištěno přes 125 druhů kukaččích pěstounů (Øien et al. 1995; Moksnes & Røskaft, 1995) z toho v Evropě asi jen 11 opakovaně parazitovaných. Mezi naše nejčastější parazitované druhy patří červenka obecná (*Erithacus rubecula*), rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*), konipas bílý (*Motacilla alba*), ůuhýk obecný (*Lanius collurio*), budníček lesní (*Phylloscopus sibilatrix*), pěnice slavíková (*Sylvia borin*), rákosník obecný (Hudec 1983).

2.1 Kukaččí parazitická strategie

Potom, co se kukačka vrátí ze svého zimoviště v Africe, vyhledá a obsadí teritorium a po dobu kladení je brání proti jiným samicím. Ve svém teritoriu vyhledává hnízda svých potenciálních hostitelů. Když objeví vhodné hnízdo, tak jej nejprve nenápadně pozoruje z vyvýšeného a dobře ukrytého místa „posedu“ (Øien et al. 1996). Tím snižuje riziko, že bude hostitelským párem spatřena. Kukačka stráví tímto pozorováním z posedu průměrně 20 minut předtím než hnízdo navštíví (Honza et al. 2003). Je důležité, aby vystihla správnou dobu kladení jejího hostitele. Kdyby vejce nakladla příliš brzo, hostitelský druh by vejce rozpoznal a vyhodil z hnízda. Při pozdějším kladení by se její mládě vylíhlo pozdě a nemuselo by obstát v konkurenci s hostitelskými mláděty.

Jakmile samička hostitelského druhu naklade první vejce, tak kukačka ve správném nestřeženém okamžiku naklade do pozorovaného hnízda jedno své vejce. Toto zvládne samička kukačky za velmi krátkou dobu, obvykle za méně než 10 vteřin (Øien et al 1995; Brooke & Davies 1988). Moksnes et al. (2000) však zjistili, že kladení trvá často mnohem déle – i několik minut. Tímto se snaží předejít tomu, aby byla zpozorována hostiteli a její snaha by mohla být zmařena. Kukačky kladou vejce téměř vždy odpoledne, kdežto pěvci většinou ráno. Tento fakt zatím nebyl dosud objasněn, ale mohlo by se jednat o jedno z protiadaptačních opatření. Z hnízda hostitele kukačka zároveň při kladení odstraní 1-2 vejce pěstounů, které většinou pozře (Øien et. al. 1995; Davies 2000). Tímto si opatří výživu a sníží riziko rozpoznání změny počtu vajec v hnízdě. Každá samice kukačky obecně klade vejce, která jsou shodně zbarvená, přibližně stejné velikosti a tvarem odpovídají hostitelským vejcům (Davies & Brooke 1988). Za sezónu je kukačka schopná naklást 10 - 25 vajec, které snáší obden, obvykle ještě předtím než je hostitelova snůška kompletní. Období kladení trvá od počátku května do července, tedy po dobu, kdy hnízdí i potenciální hostitelé.

2.2 Co na to hostitel

Hostitel může po návratu na parazitované hnízdo reagovat různě. Často dochází k vyhození vejce, k jeho pozření nebo může hostitel vejce rozklovat (Davies & Brooke 1989a). Kukaččí vejce je proti tomuto vybaveno silnou skořápkou, která odolává hostitelskému zobáku nejen díky hustotě skořápky, ale i díky obsahu vápníku (Honza et al. 2001). Nevýhodou pro mladou kukačku je vyšší energie, kterou musí vynaložit při líhnutí. Dále může hostitel reagovat opuštěním hnízda s kukaččí snůškou, což je typické pro lindušku luční (Davies & Brooke 1989a), může jej „hodit přes palubu“ jako rákosník obecný či zastavit hnízdo novým stavebním materiálem i s kukaččím vejcem a na něj pak naklást vejce svá. Častým projevem je také přijetí tohoto vejce za své a jeho vysezení. Byl zaznamenán také případ (Grim et al. 2003), kdy pěstounští rodiče rákosníka obecného na jihomoravských rybnících přestali kukaččí mládě krmit poté, co dosáhlo věku cca 12 dnů. I přes jeho silné žadonění se k němu již nevrátili. Tento případ můžeme považovat jako odmítnutí parazitického mláděte (Grim 2007).

U hostitelských druhů s malými zobáky bylo častěji pozorováno opuštění hnízda (*nest desertion*) či proděravění parazitického vejce (*puncture ejection*) kvůli nesnadné

manipulaci s velkým kukaččím vejcem. Naopak u druhů s většími zobáky, které mohou vejce snadněji uchopit a vynést, aniž by poškodily vejce svá, se projevilo vyhození parazitického vejce uchopením (*grasp ejection*) (Moksnes et al. 1991).

2.3 Kukaččí vejce

Velikost, tvar, zbarvení i skvrnitost kukaččích vajec je podobná vejcům hostitele, to znamená, že kukaččí vejce jsou mimetická. Vejce, které nejsou mimetická jsou rozpoznána hostitelem a odmítnuta. Kukaččí vejce jsou relativně malá vzhledem k velikosti těla samice kukačky (Alvarez 2000). Vejce jsou kladena do hostitelských hnízd obden, to kukačce umožní víc času, který věnuje k nalezení vhodného hnízda. Vejce samo je pravděpodobně inkubováno již v těle samice, což umožní dřívější inkubaci a tím získává náskok vůči hostitelským vejcům (Johnsgard 1997).

2.4 Kukaččí mládě

Mládě kukačky se líhne dříve než mláděta hostitele a to asi po 11 či 12 dnech slepé a holé. Ve stáří 1 - 3 dnů se u mladé kukačky projeví vyhazovací reflex (Kleven et al. 1999; Honza et al. 2007) a mládě se zbaví ostatních vajec či již vylíhlých mláďat hostitele vyhozením z kotlinky hnízda. Hostitel toto bizarní chování jen nečinně sleduje. Samotné vytlačení vajec hostitele kukačkou trvá v hnízdech rákosníků v průměru asi půl minuty.

Mládě kukačky obecně roste zpočátku velmi rychle a jeho spotřeba je rovna spotřebě celé snůšky hostitele a může ji i převýšit. Grim a Honza (2001) zjistili pozorováním u rákosníka obecného, že kukaččí mládě v jedenáctém dni věku spořádá v průměru asi 1.4x více potravy než by za stejnou dobu spotřebovala průměrná snůška čítající 3.3 mláďat. Potravu se dožaduje silným nápadným hlasem a také má výrazně červeně zbarvený vnitřek zobáku. Potravou jsou drobní živočichové, především hmyz (Grim & Honza 1997, 2001).

Mladá kukačka stráví v hnízdě pěstounů přibližně 2x delší dobu než jeho vlastní potomstvo. Hnízdo opustí mladá kukačka kolem 18 dne života (Grim 2006), ale pěstouni o ni ještě pečují asi po další tři týdny (Davies 2000). Starší zdroje (Hudec 1983) udávají, že hnízdo opouští až ve věku okolo 21 – 23 dni.

Pokud mládě zdolá veškeré překážky, odlétá od konce července do září na jih Afriky, aby se druhým rokem mohla vrátit zpět a celý děj se pak může znovu opakovat (Hudec et al. 2005).

3 Výběr hostitele

Faktory, na kterých může záviset strategie výběru hostitele a příklady prací autorů, které se jimi zabývají:

Faktor výběru hostitele	Příklad práce
umístění hnízda	Alvarez 1993
blízkost stromů	Øien et al. 1996
synchronizace hnízdění	Davies & Brooke 1989
pozornost věnovaná hnízdu	Honza, et al. 2003
hostitelský pár hnízdí sám či žije v kolonii	Øien et al. 1996
obrana hnízda a rozpoznání kukačky	Grim & Honza 2001
dobu kladení	Davies 2000
podobnost vajec a mimikry	Davies & Brooke 1989a
inkubační doba	Grim et al. 2003
tvar hnízda a jeho velikost	Øien et al. 1995
věk hostitele	Lotem et al. 1992
potravy a způsob krmení hostitelem	Kleven et al. 1999
konkurence s mláďaty hostitele	Grim et al. 2009

3.1 Umístění hnízda

Z hlediska hostitele mohou být různé oblasti rozděleny na alopattrické a sympattrické. Alopattrická oblast je ta, ve které se kukačka nevyskytuje, tedy např. města a sídliště (Samaš 2007). V sympattrické oblasti naopak můžeme kukačku běžně nalézt.

V alopattrických oblastech, může docházet u hostitelských druhů k vymizení některých adaptací. Například při výzkumu s umělými kukaččími modely vajec a

konspecifickými vejci bylo prokázáno, že alopatrické populace, ve kterých se běžně kukačka nevyskytuje dochází k častějšímu přijetí těchto vajec než v populaci sympatrické (Samaš 2007).

U kukaček se vyskytuje preference určitého typu prostředí během hledání vhodného hostitele a napomáhá k úspěšné parazitaci. Tímto se zabývá hypotéza prostorové struktury habitatu (*the spatial habitat structure hypothesis*) (Røskaft et al. 2002). Důležité je například dobré pozorovací místo, tedy „posed“, z kterého kukačka může skrytě sledovat své oběti a lokalizovat jejich hnízda, aniž by byla spatřena (Alvarez 1993; Øien et al. 1996). Většinou usedají na dobře ukrytých větvích stromů, které tvoří ochranu před agresivními hostiteli či predátory (Honza et al. 2003).

Honza et al. (2003) ve své studii zjistili, že samice kukačky nevyužívala nejbližší vhodné místo pro pozorování hostitelského hnízda. Naopak si vybírala místo, které bylo až čtyřikrát dále od tohoto nejbližšího místa v blízkosti hnízda. Ale toto místo kukačka využívala při pozorování ve stavebním období. Když však začalo období kladení, parazit využíval vzdálenější místo, aby zabránil odhalení hostitelem.

Jak kukačka volí prostředí a umístění hostitelského hnízda je otázkou diskuzí. Existuje několik různých hypotéz pro specializaci na hostitelský druh. Je to hypotéza preference hostitele, hypotéza místa vylíhnutí či hypotéza umístění hnízda (viz kapitola Závody ve zbrojení). Dosud byla potvrzena při laboratorních experimentech pouze hypotéza preference místa líhnutí. Teuschl et al. (1998) došli během svého výzkumu k závěru, že se mladé kukačky učí charakteristiku svého habitatu, stejně jako jiní ptáci, hlavně po vylétnutí z hnízda, okolo 17 - 24 dne. Po vylétnutí mladá kukačka zůstává závislá na svých pěstunech okolo dalších 2 týdnů, ale začíná již prozkoumávat okolí, čímž může narůstat její znalost o jejím rodném prostředí, které může začít v dospělosti preferovat při parazitaci. Dosud je však velmi málo informací o významu prostředí a místa kladení u samic kukaček v přirozených podmínkách (Vogl et al. 2002).

Ve studii Vogl et al. (2004) byl proveden výzkum preference habitatu kukačky obecné. Porovnávalo se využití tří možných vhodných lokalit pro kladení v blízkosti rybníků. Tyto tři lokality byly okraje rybníků s porosty rákosí a bylin, lesy v blízkosti rybníků složené převážně z dubů, akátů a olší a přechodná zóna při okraji lesa s různorodými bylinami, keři a stromy až do výšky 5m. Využití okrajů rybníků při kladení bylo ve srovnání s lesem a přechodnou lokalitou významně větší. Roli zde mohla hrát podstatně větší hostitelská hustota při okrajích rybníků než v lese či přechodné zóně. Naopak potravu si u okrajů rybníku kukačky vyhledávaly zřídka.

3.2 Blízkost stromů (*spatial habitat structure hypothesis*)

Prevence proti hnízdánímu parazitismu je především hnízdění na bezpečném místě (Alvarez 1993; Moskát & Honza 2000). Kukačka často pozoruje potenciální hostitele po několik dní před kladením (Alvarez 1993). Toto chování je pro kukačku důležité zvláště proto, aby synchronizovala svou dobu kladení s dobou hostitele. Proto kukačka zůstává ukrytá na posedu, většinou ve větvích blízkých stromů, zatímco pozoruje hostitelské hnízdo.

Ve studii Øien et al. (1996) pozorovali rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) hnízdícího v okolí rybníků v blízkosti Lednice. Při tomto pozorování zjistili, že hnízdění hustota byla vyšší dále od stromů, tedy dále od možného úkrytu kukačky. Také kladení vajec probíhalo dříve v hnízdech umístěných dále od stromů a rovněž velikost vajec zde byla větší. Naopak některé hnízda, která se nacházela pouze 5 m od nejbližšího stromu, byla dokonce parazitována dvěma samicemi kukačky.

3.3 Synchronizace hnízdění

Důležitým faktorem pro úspěšnou parazitaci je synchronizace hnízdění (*breeding synchrony*), což je shodná či alespoň částečně se překrývající doba hnízdění během roku. Kdyby se tato období nepřekrývala, nemohlo by nikdy k parazitaci dojít. Kukačky přilétají na hnízdění stanoviště 2-3 týdny před hostiteli (Moskát et al. 2006). Přilétají dříve pravděpodobně právě proto, aby mohly své potenciální hostitele sledovat již v období stavění hnízda a tak lépe vystihly dobu kladení vajec.

Je také důležité v jaké fázi kladení je parazitické vejce do hnízda přidáno. Když kukačka naklade své vejce v průběhu kladení hostitele, hostitel může vejce považovat za vlastní a přijmout je. Jestli vejce naklade však již po dokončení hostitelské snůšky, hostitel vejce nejspíše odmítne (Davies & Brooke 1989a). Hraje zde roli rozpoznání parazitických vajec nebo odmítnutí na základě porovnání s vlastními vejci, kdy si hostitelský druh během snášení snaží zapamatovat vzhled svých vajec a také může záležet na zkušenosti.

3.4 Obrana hnízda pěstounem a rozpoznání kukačky

Intenzivní obrana hostitelského hnízda (*nest defence*) proti dospělé kukačce je považována za jednu z adaptací hostitelů a zároveň příčinu, proč se kukačky raději

určitým hostitelským druhům vyhýbají. Hostitelovo chování ke kukačce spatřené u hnízda může být různé a mít různou intenzitu. Od poklidného sledování hnízda ze vzdáleného místa, varovného křiku až po prudký útok. Což ale může přilákat predátory, kteří by mohli kukačku sami napadnout (Grim 2008).

Reakci na vycpanou atrapu kukačky u hnízda hostitele sledovala celá řada prací (např. Moksnes et al. 1990; Grim a Honza 2001). U drozda zpěvného (*Turdus philomelos*), kosa černého (*Turdus merula*) a rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) se vyskytuje agresivita vůči dospělému parazitovi. Ale druhy kos černý a drozd zpěvný nejsou kukačkou parazitovány, přestože jsou potenciálně vhodnými hostiteli kukačky obecné. Mají dostupné a otevřené hnízda a vhodnou potravu pro mládě kukačky. Ve této studii drozd zpěvný ukázal oproti kosu černému nižší stupeň agrese vůči atrapě kukačky. Kos k atrapě choval velmi agresivně a pohotově. Toto jejich chování může vysvětlovat, proč se kukačka těmto druhům vyhýbá. Agresivní chování a napadání může vyústit až k smrti kukačky jako bylo zaznamenáno například u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) (Honza et al. 2002). Velmi agresivně se projevuje vůči kukačce i pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) a také sedmihlásek švitořivý (*Hippolais polyglotta*), kteří nejsou v současnosti využívanými hostiteli.

3.5 Hostitelský pár hnízdí sám či žije v kolonii

Množství hnízd čili hnízdní hustota, které se nachází v teritoriu kukačky, rovněž ovlivní úspěšnost parazitace. Například Øien et al. (1996) vypožoroval u rákosníka obecného, že méně parazitováni byli ti jedinci, kteří měli v blízkosti svého hnízda dalšího aktivního souseda. K podobným výsledkům dospěli ve své studii i Moskat a Honza (2000) v Maďarsku, kde vzdálenost k nejbližšímu konspecifickému sousedu byla větší u parazitovaných hnízd než u neparazitovaných a zároveň zde hrála roli i vzdálenost nejbližšího stromu.

3.6 Pozornost věnovaná hnízdu

Pozornost (*nest attentiveness*), kterou věnuje hostitel svému hnízdu a tedy přehled o tom, co se děje v jeho okolí, může snížit riziko možné parazitace kukačkou. Podle výzkumu Teuschl et al. (1998) mohou být pro kukačku více atraktivní ta hnízda, ve kterých hostitel projevuje menší aktivitu, což může signalizovat i menší pozornost věnovanou hnízdu a tím větší pravděpodobnost přijetí jejich vajec (Davies & Brooke 1988). Samice

kukačky zároveň prioritně sleduje hnízda, která jsou ve stavebním období, což jí umožní synchronizovat dobu kladení vajec s hostitelským druhem.

3.7 Čas kladení

Kukačka obecná typicky klade svá vejce odpoledne, hlavně mezi 14 a 20 hodinou (Davies 2000), na rozdíl od jejích hostitelů, kteří inklinují ke kladení brzy ráno. Snaží se tak asi vyhnout zpozorování hostitelským párem. Nicméně Honza et al. (2003) zaznamenali kladení u rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*) samicí kukačky mezi 10 a 14 hodinou. Takové chování je u kukačky pozorováno zřídka a předpokládá se, že většina těchto samic bývá při kladení odhalena.

3.8 Podobnost vajec a mimikry

V koevoluci mezi kukačkou a jejím hostitelským druhem se u obou stran vyvíjela přizpůsobení, která mají zabezpečit přežití jejich vlastních potomků. V tomto závodě ve zbrojení patří vzhled vajec mezi jedno z hlavních adaptivních opatření.

Evoluce mimikry kukaččích vajec bylo ovlivněno schopností hostitelů odmítat či přijímat parazitická vejce. Jako odpověď na hnízdní parazitismus se u některých ptačích druhů vyvinula také nižší vnitrosnůšková a vyšší mezisnůšková variabilita ve zbarvení vajec. Tyto druhy ptáků lépe rozeznávají a více odstraňují parazitická vejce (Soler & Møller 1996). Viz dále podkapitola vnitrosnůšková a mezisnůšková variabilita.

Pro jednoduchost rozlišujeme dva typy vajec a to mimetická vejce, která se podobají hostitelským a jsou hostiteli přijímána častěji a nemimetická vejce, která jsou nepodobná hostitelským a tudíž snadno rozpoznatelná a častěji odmítnutá. Ve skutečnosti je však mimetická podobnost kontinuální (Grim 2005).

Mezi běžné hostitelské druhy, které kukačka parazituje mimetickými vejci a které dokáží tyto vejce rozlišit a odmítnout patří například rákosník obecný, linduška luční, konipas bílý (Davies & Brooke 1989a). Ale alopatrická populace konipase bílého a lindušky luční, žijící na Islandě a je tedy izolována od kukačky obecné, vykazovala významně menší schopnost cizí vejce rozlišit narozdíl od britské populace žijící v sympatrii s kukačkou. U některých jiných ptačích druhů, jako je například pěvuška modrá, je naprosto odlišné parazitické vejce téměř vždy přijato. Další vhodné hostitelské druhy, ale zřídka kukačkou parazitované jako je jsou pěnka obecná, kos černý, drozd zpěvný, projevíly rovněž schopnost odmítnout parazitické vejce.

Při hnízdním parazitismu je možné, že bude jedno hnízdo po parazitaci navštíveno další kukačkou, která může vejce první kukačky odstranit z hnízda a naklást do něj vejce své. Její vejce by se tedy mělo podobat vejci první kukačky, aby bylo hostitelem přijato, ale naopak u první kukačky by se mělo objevit teoreticky vejce, které je co možná nejvíce podobné hostitelským vejcím, aby snížila možnost, že cizí kukačka její vejce rozpozná a vyhodí z hnízda (Grim 2005).

3.8.1 Velikost vejce

Úspěšnější přijetí větších vajec je pozorováno u pěvce ryšavého (*Cercotrichas galactotes*) upřednostňuje více nemimetická vejce, která jsou větší nebo mnohem větší než jsou jeho vlastní vejce (Alvarez 2000). Větší velikost vajec je zde pravděpodobně jedním z důležitých faktorů, které ovlivňují přijetí a vysezení parazitického vejce. Mechanismus přijetí vejce kukačky u pěvce ryšavého není omezen pouze na velikost vejce, ale i na odstín a kontrastní zbarvení.

Různá velikost vajec kukačky byla zaznamenána v parazitovaných hnízdech rákosníka velkého a rákosníka obecného (Kleven et al. 1999). Rákosník velký měl v hnízdech významně větší kukaččí vejce než jeho příbuzný rákosník obecný. Zde Kleven et. al (1999) předpokládali, že pravděpodobným vysvětlením je adaptace kukačky, která v evolučním čase přizpůsobuje velikost svých vajec rákosníkovi velkému, a ty jsou pak častěji přijímána. Tento návrh je podporovaný výsledky srovnávací studie, kterou provedli Moksnes & Røskaft (1995). Ti prokázali významnou pozitivní korelaci mezi velikostí kukaččích a hostitelských vajec.

3.8.2 Vnitrosnůšková a mezisnůšková variabilita

Kladení vajec, která jsou si v rámci jedné snůšky co nejvíce podobná, je jeden z obranných mechanismů proti parazitaci. Také je výhodné klást zároveň vejce co nejvíce odlišná mezi různými snůškami a tím znesnadnit parazitovi vejce napodobit a nemimetické vejce pak může hostitel snadno odhalit (Davies & Brooke 1989b). To bylo zjištěno například u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*), u kterého jedinci s nižší variabilitou ve snůškách odmítali vejce parazita více než jedinci s vyšší snůškovou variabilitou (Stokke et al. 1999). Další druhy jako je pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) nebo pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), mají nízkou vnitrosnůškovou a vysokou mezisnůškovou variabilitu vajec (Øien et al. 1995) a ve

značném poměru odmítají parazitická vejce (Davies & Brooke 1989a). Toto vede k potvrzení hypotézy, že vnitrosnůšková a mezisnůšková variabilita ovlivňují schopnost rozpoznat a odmítnout cizí parazitické vejce.

3.9 Inkubační doba

Inkubační doba je u kukačky typicky kratší než u parazitovaného hostitele (Johnsgard 1997). To umožní kukaččímu mláděti zbavit se co nejdříve svých nevlastních sourozenců a získat tak veškerou rodičovskou péči pro sebe. Obvykle se mladá kukačka líhne za 11 až 12 dnů po snesení vejce.

3.10 Tvar hnízda a jeho velikost

Hnízdní velikost, tvar a také hloubka hnízda či jiné vlastnosti kukačky signalizují, kterému hostiteli dát přednost, na kterém bude parazitace více úspěšná. Za vhodné potenciální hostitele považujeme ptačí druhy, které žijí v otevřených a pro kukačku dostupných hnízdech (Øien et al 1995), ve kterých se může hostitelských vajec či mláďat parazitické mládě snadno zbavit (Davies & Brooke 1989a).

Naopak nevhodní hostitelé jsou dutinovití ptáci, kteří mají pro kukačku nepřístupná hnízda, kde je úspěšný vývoj kukačky vyloučen, díky neschopnosti vykrmené kukačky vyletět malým vletovým otvorem dutiny ven (např. sýkora koňadra *Parus major*, sýkora modřinka *Cyanistes caeruleus*, brhlík lesní *Sitta europaea*).

Dále jsou nevhodnými hostiteli ptáci s velkými a hlubokými hnízdy, ze kterých mládě kukačky není schopno hostitelské vejce či potomky odstranit (např. kos černý *Turdus merula*, drozd zpěvný *Turdus philomelos*, drozd kvíčala *Turdus pilaris*) (Øien et al 1995).

Například Grim (nepublikovaná data) zjistil, že jednodenní kukaččí mládě není schopno vyhodit vejce z kosího hnízda, starší jsou již úspěšní. U drozdích hnízd, pro které jsou typické hladké stěny, není mládě schopné vyhodit vejce téměř vůbec. Mládě je pak nuceno obývat hnízdo spolu s potomky hostitele a dělit se o rodičovskou péči.

V přirozených podmínkách je tedy struktura hnízda pravděpodobně zodpovědná za neschopnost parazitického mláděte vyhodit hostitelské potomstvo. Tvar hnízda může být úspěšný obranný mechanismus pro hostitele při mezidruhovém příživnictví mláďat (Grim 2006).

3.11 Věk hostitele

Kukačka nejčastěji využívá k parazitaci ptáky mladé a méně zkušené, kteří ještě nejsou dostatečně schopni rozeznat své vejce od cizích. Ve své studii Lotem et al. (1992) zjistili, že mladí rákosníci velcí (*Acrocephalus arundinaceus*) při svém prvním hnízdění přijali parazitická vejce, ale naopak starší a více zkušené ptáci vejce častěji odmítali. Toto zdůvodnili tak, že naivní mladí pěstouni se učí rozpoznat vzhled vlastního vejce během prvního hnízdění, a proto je parazitické vejce častěji přijmuto.

Ve studii na slavicích modráčcích (*Luscinia svecica*), kterou provedl Amundsen et al. (2002), bylo ale naopak zjištěno, že mladí i staří ptáci odmítali nemimetické vejce kukačky se stejnou četností a efektivitou. Tyto výsledky, narozdíl od předešlé práce Lotema et al. (1992), naznačují, že učení není nezbytné pro vznik odmítacího chování.

3.12 Potrava a způsob krmení hostitelem

Kvalita i kvantita potravy hraje v kukaččím parazitismu jednu z hlavních rolí.

Potrava mláděte kukačky se skládá převážně z hmyzu (Davies & Brooke 1989a), zejména dvoukřídlého (Grim a Honza 1997). Proto nemůže přežívat u ptačích druhů krmících své potomstvo semeny či ovocem. Složení potravy tedy dostatečně vysvětluje absenci hnízdního parazitismu u některých druhů ptáků (například u zvonek zelený *Carduelis chloris*, konopka obecná *C. cannabina*, hýl obecný *Pyrrhula pyrrhula*) (Davies & Brooke 1989a).

Vlaštovka má přístupné hnízdo a přijatelnou potravu pro kukačku, ale krmí své mladé regurgitací soust potravy z jícnového vaku a tato metoda je pro mládě parazita nevhodná. Mladá kukačka dává přednost přinášení potravy v zobáku (Davies & Brooke 1989a).

3.13 Konkurence s mlád'aty hostitele

Mládě kukačky obecné je typickým hnízdním parazitem, který se hned po vylíhnutí pokouší vyhodit všechna hostitelská vejce a mlád'ata. Grim et al. (2009) ve své studii porovnávali vývoj dvou skupin kukaček odchovaných u dutinově hnízdícího rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*). První byla skupina kukaček, která vyrůstala v hnízdě bez mlád'at hostitele a druhá skupina kukaček byla umístěna ve smíšených hnízdech, kde autoři experimentálně odstranili hostitelská vejce ihned po vylíhnutí

kukaččího vejce. Později pak ale vrátili do tohoto hnízda 5 vylíhnutých rehčích mlád'at a to pátý den od vylíhnutí kukačky, kdy už ztratila schopnost vypuzovacího chování. U kukaččích mlád'at, která byla nucena soutěžit s nevlastními sourozenci, se projevil pomalý růst a nízká úspěšnost při vyvedení než u mlád'at, které vyrůstaly v hnízdě samotné. Kukaččí mlád'ata ve smíšených hnízdech byla také krmena hostitely častěji než kukaččí mlád'ata ponechaná v hnízdě samotná. V této studii byla také zjištěna vyšší úmrtnost u kukaček před opuštěním hnízda. Kukačky ve smíšených hnízdech, které přežily až do doby opuštění hnízda, vylétávaly později a měly nižší hmotnost než kukačky, které byly ponechány v hnízdě samotné.

Samotné vyhazovací chování je pro kukačku velmi nákladné. Například předtím než se mladá kukačka zbavila hostitelského potomstva, rostla pomaleji v hlubších hnízdech rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*), než v mělčích hnízdech rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*). Ale jakmile kukačka mlád'ata hostitele vyhodila z hnízda, parazitické mládě rostlo rychleji v hnízdě většího hostitele rákosníka velkého (Kleven et al. 1999). Počáteční pomalý růst kukaček u rákosníka velkého mohl být způsoben vyššími energetickými náklady při vyhazování hostitelových mlád'at v hlubších hnízdech. Některé kukačky se mohou dokonce zaměřit na vyhazování hostitelského potomstva natolik, že začnou ignorovat hostitelské rodiče, nežadoní o potravu a následkem toho zemřou hladem (Soler 2002).

Rychlost růstu rovněž ovlivní přežití kukaččího mláděte. Kleven et al. (1999) předpokládali, že u větších hostitelských druhů, které přinášejí větší množství potravy, bude kukaččí mládě prosperovat lépe než u menších hostitelů. Tuto studii prováděli opět u dvou druhů rákosníků a to u rákosníka velkého a menšího rákosníka obecného. Zjistili, že mládě kukačky vychovávané u většího druhu rákosníka velkého rostlo významně rychleji a v době opuštění hnízda bylo větší než mládě odchované rákosníkem obecným. Jejich výsledky indikovali, že je význačně častěji parazitován rákosník velký a poskytuje pro kukaččí parazitismus vyšší reprodukční úspěch.

Dále například mlád'ata kosů a drozdů, kteří rostou poměrně rychle a snižují tak pravděpodobnost úspěšného přežití nevlastního kukaččího sourozence. Překvapující rozdíl v úspěšnosti růstu parazitických mlád'at byl zaznamenán právě u těchto dvou příbuzných druhů kosa černého (*Turdus merula*) a drozda zpěvného (*Turdus philomelos*) (Grim 2006). U drozda zpěvného rostla mladá kukačka rychleji a dosahovala větší hmotnosti při opuštění hnízda než u jejich běžného hostitele rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*). Ale u kosích pěstounů rostlo kukaččí mládě velmi

pomalu a nakonec nepřežilo. Tento rozdíl mohlo způsobit několik faktorů a to například větší hmotnost kosích mláďat po vylíhnutí, které váží okolo 7g, drozdí přibližně 5.5g a díky tomuto, může být snaha zbavit se nevlastních sourozenců v kosím hnízdě pro mladou kukačku náročnější. Nicméně Grim (2006) zjistil, že mládě kukačky rostlo velmi špatně, i když bylo ponecháno v hnízdě samo. Další hypotézou by mohlo být složení potravy, kde drozd zpěvný krmí mladé převážně měkkými, kdežto kos žížalami. Ani jedna z těchto složek ovšem nebyla pozorována jako potrava podávána mláďatům u častého hostitele rákosníka velkého (Grim 1999), který přináší mláďatům vhodnou hmyzí potravu. Tedy lze předpokládat, že mláďata nebudou prospívat ani u jednoho z příbuzných druhů *Turdus*. Videozáznam u drozda zpěvného ovšem odhalil, že byl dokonce častěji krmen žížalami a přesto prospíval lépe než na pouze hmyzí dietě u rákosníka obecného (Grim 2006). Tedy problém s rozdílným složením potravy by neměl hrát roli.

Mláďata kukačky starší 15 dnů po vylíhnutí stimulují své pěstouny k přinášení potravy nejen vizuálně, díky červené ploše zobákové dutiny, stimulací hlasovou, ale i chováním. Takovým chováním je např. asymetrické mávání křídel, kdy jedno z křídel zvedá mládě nad úroveň svého těla a dále s ním v této pozici vibruje (Grim 2006). Kukaččí mládě má navzdory velké velikosti těla relativně malý zobák, z tohoto důvodu při žadonění o potravu se jeho vizuální stimul, otevírání zobáků, nemůže rovnat hostitelovým mláďatům. Ale tento handicap kompenzuje velmi silným hlasem a tak žadonění malé kukačky připomíná celou snůšku hostitele (Kilner et al. 1999). Tato schopnost se zvětšuje stejně rychle, jak rychle kukačka roste.

4 Závěr

V této literární rešerši jsem na základě shrnutých poznatků z dostupné literatury zjistila, že kukačku ovlivňuje při výběru hostitele celá řada faktorů. Prvním je vhodný biotop, ve kterém kukačka hledá své potenciální hostitele (Alvarez 1993) a blízkost stromů, které kukačce poskytují úkryt a vhodné pozorovací místo (Øien et al. 1996). Dalším důležitým faktorem výběru je také synchronizace hnízdění s hostitelským druhem (Davies & Brooke 1989a), kdy správné načasování hnízdění může kukačce umožňovat úspěšnou hnízdni parazitaci. Také pozornost věnovaná hnízdu (Honza et al. 2003) a později s tím spojená obrana a rozpoznání kukačky hostitelem (Grim 2005) ovlivňují reprodukční úspěšnost kukačky. U koloniálně žijících druhů hostitelů (Øien et al. 1996) je výhodou větší hnízdni hustota, při které mají sousedící hnízdící páry větší šanci parazita vyzpozorovat a poté hnízdo ubránit. Velkou roli sehrává při výběru hostitele podobnost vajec a jejich mimikry (Davies & Brooke 1989a). Během koevoluce mezi kukačkou a jejím hostitelem vznikla kukaččí mimetická vejce jako adaptace proti odmítacímu chování hostitelského druhu. Udržují se specializací jednotlivých kukaččích poddruhů na několik hostitelů tak, že jednotlivé poddruhy kukaček napodobují vzhled svých vajec podle hostitelových a tím zvyšují šanci přijetí svých vajec. Dále je významný tvar a velikost hnízda, do kterého kukačka naklade svá vejce, a z něhož se bude později mladá vylíhlá kukačka snažit vyhodit své nevlastní sourozence (Øien et al. 1995). U druhů s většími a hlubokými hnízdy jsou energetické náklady při vyhazování pro mladou kukačku vyšší a může se stát, že se jí zbavit cizích potomků nepodaří. Bude s nimi poté nucena sdílet hnízdo a rodičovskou péči a nemusí v konkurenci s hostitelskými mláďaty obstát (Grim et al. 2009). V neposlední řadě je pro kukačku důležitý způsob a druh krmení, které bude její potomek od hostitelů dostávat a také jeho celkové množství (Kleven et al. 1999). Potrava složená například ze semen je pro převážně hmyzožravou kukačku nestavitelná.

Celkově lze shrnout, že výběr hostitele kukačkou je ovlivněn jak "externími" faktory (např. struktura prostředí), tak "interními" faktory (např. schopnost hostitele odmítnout parazitická vejce či jeho potravní chování). Které faktory budou rozhodující? To bude záviset především na fázi koevoluce mezi kukačkou a daným hostitelem.

V počátečních fázích bude hrát dominantní roli struktura prostředí (např. hnízda druhů hnízdících daleko od kukaččích posedů uniknou parazitaci a naopak), později začnou

hrát významnou roli interní faktory (např. hostitel si vyvine schopnost odmítat cizí vejce).

5 Literatura

- Alvarez, F. 1993: Proximity of tree facilitates parasitism by cuckoos *Cuculus canorus* on rufous warblers *Cercotrichas galactotes*. Ibis 135: 331.
- Alvarez, F., 2000: Response to common cuckoo *Cuculus canorus* model egg size by a parasitized population of rufous bush chat *Cercotrichas galactotes*. Ibis 142: 683–686.
- Amundsen, T., Brobakken, P. T., Moksnes, A. and Røskoft, E. 2002: Rejection of common cuckoo *Cuculus canorus* eggs in relation to female age in the bluethroat *Luscinia svecica*. J. Avian Biol. 33: 366–370.
- Brooke, M. de L. & Davies, N. B. 1988: Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. Nature 335: 630–632.
- Cassey, P., Honza, M., Grim, T., and Hauber, M.E., 2008: The modelling of avian visual perception predicts behavioural rejection responses to foreign egg colours. Biol. Lett. 4: 515–51.
- 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., Madden, J. R., Butchart, S. H. M., and Rutila, J. 2006: A host-race of the cuckoo *Cuculus canorus* with nestlings attuned to the parental alarm calls of the host species. *Proc. Biol. Sci.* March 22: 273(1587).
- 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: 183-185.
- Grim T. 1999: Potrava mlád'at rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*). *Sylvia* 35: 93 99.
- Grim T. 2003: Dobrá zpráva pro ornitology – špatná pro kukačky. Čím se prozrazují mlád'ata hnízdních parazitů? *Vesmír* 82(8): 437–441.
- Grim, T. 2005: Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 69–78.
- Grim, T. 2006: Cuckoo growth performance in parasitized and unused hosts: not only host size matters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 716–723.
- Grim, T. 2007: Experimental evidence for chick discrimination without recognition in a brood parasite host. *Proc. R. Soc. Lond. B* 274: 373–381.
- Grim T. 2008: Are blackcaps (*Sylvia atricapilla*) defending their nests also calling for help from their neighbour? *Journal of Ornithology* 149(2): 169–180.
- Grim, T. & Honza, M. 1997: Differences in parental care of reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) to its own nestlings and parasitic cuckoo (*Cuculus canorus*) chicks. *Folia Zool.* 46: 135–142.
- Grim T. & Honza M. 2001: Differences in behaviour of closely related thrushes (*Turdus philomelos* nad *T. merula*) to experimental parasitism by the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Biologia* 56: 549–556.

- Grim T., Kleven O. & Mikulica O. 2003: Nestling discrimination without recognition: a possible defence mechanism for hosts towards cuckoo parasitism? *Proceedings of the Royal Society of London B* 270(1): S73–S75.
- Grim T., Rutila J., Cassey P. & Hauber M. E. 2009: Experimentally constrained virulence is costly for common cuckoo chicks. *Ethology* 115: 14–22.
- Honza, M. 2000: Kukačka a závody ve zbrojení. Souboj mezi hnízdícím parazitem a hostitelem. *Vesmír* 79: 283–284.
- Honza, M., Táborický, B., Táborický, 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.
- Hudec, K., Šťastný, K., a kol. 2005: Fauna ČR. Ptáci 2/II. Academia, Praha.
- Jenner, E. 1788: Observations on the Natural History of the Cuckoo. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 78: 219–237.
- Kleven, O., Moksnes, A., Røskaft, E. & Honza, M. 1999: Host species affects the growth rate of cuckoo *Cuculus canorus* chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 41–46.
- 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.
- Larison, B., Laymon, S. A., Williams, P. L. & Smith, T. B. 1998: Song sparrows vs. cowbird brood parasites: impacts of forest structure and nest-site selection. *Condor* 100: 93–101.

- Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A. 1992: Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behav. Ecol.* 3: 128–132.
- Matysioková B. & Grim T. 2005: Kdo určuje délku hnízdní péče u otevřeně hnízdících pěvců: rodiče nebo potomci? *Sylvia* 41: 35–49.
- Mock, D., V. 1999: Driving parents cuckoo. *Nature* 397: 25.
- Moksnes, A., Røskft, E., Braa, A. T., Korsnes, L., Lampe, H. M. & Pedersen, H. C. 1990: Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116: 64–89.
- Moksnes, A., Røskft, E., Braa, A. T. 1991: Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. *Auk* 108: 348–354.
- Moksnes, A. & Røskft, 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., Røskft, 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.
- Moskát, C. & Honza, M. 2000: Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography* 23: 335–341.
- Moskát, C., Barta, Z., Hauber, M. E., Honza, M. 2006: High synchrony of egg laying in common cuckoos (*Cuculus canorus*) and their great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) hosts. *Ethol Ecol Evol.* 18: 159–167.
- Øien, I. J., Moksnes, A. & Røskft, E. 1995: Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo, *Cuculus canorus*. *Behav. Ecol.* 6: 166–174.

- Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A. & Røskft, E. 1996: The risk of parasitism in relation to the distance from reed warbler nests to cuckoo perches. *Journal of Animal Ecology* 65: 147–153.
- Payne, R. B. 2005: *The Cuckoos*. Oxford University Press, Oxford. (p. 126).
- Johnsgard, P. A. 1997: *The Avian Brood Parasites: Deception at the Nest*. Oxford University Press, New York, 180-191.
- Røskft, E., Moksnes A., Stokke B.G., Bičík V. & Moskát C. 2002: Aggression to dummy cuckoos by potential European cuckoo hosts. *Behaviour* 139: 613–628.
- Samaš, P. 2007: Strategie chování kosa černého a drozda zpevného proti hnízdnímu parazitismu. Diplomová práce, Univerzita Palackého Olomouc.
- Skjelseth, S., Moksnes, A., Røskft, E., Gibbs, H. L., Taborsky, M., Taborsky, B., Honza, M. and Kleven, O. 2004: Parentage and host preference in the common cuckoo *Cuculus canorus*. *J. Avian Biol.* 35: 21–24.
- Soler, J. J. 1999: Do life-history variables of European cuckoo host explain their egg-rejection behavior? *Behav.Ecol.* 10: 1-6.
- Soler, J. J. & Møller, A. P. 1996: A comparative analysis of the evolution of variation in appearance of eggs of European passerines in relation to brood parasitism. *Behav. Ecol.* 7: 89–94.
- Soler, M., Soler, J. J., Martinez, J. G., Pérez-Contreras, T. & Møller, A. P. 1998: Microevolutionary change and population dynamics of a brood parasite and its primary host: the intermittent arms race hypothesis. *Oecologia* 117: 381–390.
- Soler, J.J. & Soler, M. 2000: Brood-parasite interactions between great spotted cuckoo and magpies: a model system for studying coevolutionary relationships. *Oecologia* 125: 309-320.

- Soler, M. 2002: Breeding strategy and begging intensity: influences on food delivery by parents and host selection by parasitic cuckoos. In: The Evolution of Begging (Wright, J. & Leonard, M. L., Eds). Kluwer, Dordrecht, 413—427.
- Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskoft, E., Rudolfson, G. & Honza, M. 1999: Rejection of artificial cuckoo *Cuculus canorus* eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. Proc. R. Soc. Lond. B 266: 1483–1488.
- Teuschl, Y., Taborsky, B. & Taborsky, M. 1998: How do cuckoos find their nests? The role of habitat imprinting. Animal Behaviour 56: 1425–1433.
- Vaculik M. & Orszaghova Z. 2005: Record of dunnoek (*Prunella modularis*) as a host of the cuckoo (*Cuculus canorus*) in Slovakia. Naturae Tutela 9: 191–196.
- Vogl, W., Taborsky, M., Taborsky, B., Teusch, Y. & Honza, M. 2002: Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests. Animal Behaviour 64: 843–850.
- Vogl, W., Taborsky, B., Taborsky, M., Teuschl, Y. & Honza, M. 2004: Habitat and space use of European cuckoo females during the egg laying period. Behaviour 141: 881–898.
- Vošlajerová, K. & Honza, M. 2003: Vyhazovací chování kukačky obecné. Živa 2: 79–81.