

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

**STRATEGIE CHOVÁNÍ KOSA ČERNÉHO A DROZDA
ZPĚVNÉHO PROTI HNÍZDNÍMU PARAZITISMU**

Diplomová práce

Autor:	Peter Samaš
Studijní obor:	Tělesná výchova – biologie
Forma studia:	Prezenční
Vedoucí práce:	Doc. RNDr. Tomáš Grim, PhD.
Termín odevzdání práce:	10.4.2007

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně. Veškeré literární prameny a informace, které jsem v práci využil, jsou v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne

.....

Vlastnoruční podpis

PODĚKOVÁNÍ

Za zapůjčení potřebného vybavení a literatury, poskytnutí dat z let 2001 a 2003, nezbytnou pomoc k teoretickému porozumění problematiky i ohledně terénní práce a rady při statistickém zpracování dat děkuji především vedoucímu mé diplomové práce, Tomáši Grimovi. Také velmi děkuji Zuzaně Strachoňové za pomoc při práci v terénu a za poskytnutí některých důležitých dat.

OBSAH

1. ÚVOD.....	5
1.1. Obecný úvod.....	5
1.2. Kukačka – hostitel: teoretický úvod.....	7
1.3. Zaměření mého výzkumu; hypotézy vysvětlující antiparazitické chování	11
1.3.1. Hypotéza mezidruhového parazitismu.....	12
1.3.2. Hypotéza vnitrodruhového parazitismu	17
1.4. Cíl výzkumu.....	18
2. METODIKA	19
2.1. Charakteristika lokalit	19
2.2. Sběr dat.....	19
2.2.1. Experimenty s vejci	20
2.2.2. Experimenty s vycpanými atrapami	21
3. VÝSLEDKY	23
3.1. Výsledky pokusů s vejci	23
3.2. Výsledky pokusů s vycpanými atrapami	28
4. DISKUSE.....	32
4.1. Opouštění hnízd	32
4.2. Odmítání vajec	33
4.3. Hypotéza mezidruhového parazitismu	34
4.4. Hypotéza vnitrodruhového parazitismu	39
5. ZÁVĚR	44
6. LITERATURA.....	45
7. SOUHRN	56
8. SUMMARY	57

1. ÚVOD

1.1. Obecný úvod

Hnízdním parazitismem rozumíme chování, které spočívá v kladení vajec do jiných hnízd a přenechání péče hostitelům. Rozlišujeme příležitostný hnízdní parazitismus (v textu dále jako fakultativní) a pravý hnízdní parazitismus (dále obligátní), který spočívá v systematickém kladení vajec do hnízd jiného druhu nebo druhů (parazitický druh sám o vejce nikdy nepečuje). Dále se hnízdní parazitismus dělí na vnitrodruhový (intraspecifický), který je pouze fakultativní a mezidruhový (interspecifický), který může být fakultativní i obligátní.

V přírodě se s ním setkáváme u ryb, hmyzu a ptáků. S vnitrodruhovým parazitismem se můžeme často setkat u hmyzu, například u mravenců, brouků nebo včel. Jsou však známy druhy, které kladou vejce do hnízd hostitelů jiných druhů (Hölldobler & Wilson 1994). U ryb se vyskytuje především fakultativní parazitismus a je u nich znám pouze jeden případ obligátního parazitismu, a to u pěřovce kukaččího (*Synodontis multipunctatus*) z čeledi *Mochokidae* v jezeře Tanganyika a možná také u jeho blízce příbuzných druhů (Sato 1986).

U ptáků se častěji setkáváme s vnitrodruhovým parazitismem. Odhaduje se, že se vyskytuje přibližně u více jak 230 (tj. více než 2%) ptačích druhů (Yom-Tov 1980; Eadie et al. 1988; Rohwer & Freeman 1989; Yom-Tov 2001).

Naopak obligátní mezidruhový parazitismus je u ptáků vzácnější. Odhaduje se, že se vyvinul přibližně u stovky druhů, což představuje asi 1% všech ptačích druhů (Davies 2000). Patří sem zástupci čtyř řádů: vrubozobí (*Anseriformes*), kukačky (*Cuculiformes*), šplhavci (*Piciformes*) a pěvcí (*Passeriformes*).

Jak ukazují kvantitativní genetické modely, mezidruhový hnízdní parazitismus se pravděpodobně vyvinul z vnitrodruhového. Tudíž vnitrodruhový parazitismus by měl být fylogeneticky původnější a zároveň předstupněm ke vzniku parazitismu mezidruhového (Yamauchi 1995; Davies 2000; Robert & Sorci 2001).

Vlhovci rodu *Molothrus* (čeleď *Icteridae*), kam patří pět obligátně parazitujících druhů, patří mezi nejprozkoumanější hnízdní parazity u ptáků. Vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*) a vlhovec modrolesklý (*Molothrus bonariensis*) jsou generalisté, kteří mohou parazitovat všechny druhy pěvců, žijící v jejich areálu (Friedmann & Kiff 1985; Ortega 1998). Vlhovec hnědohlavý může parazitovat okolo 220 druhů ptáků a způsobit v některých oblastech dokonce výraznější poklesy v početnostech u populací pěvců (Robinson 1992).

Naopak například kukačka chocholátá (*Clamator glandarius*) se specializuje na jednoho nebo několik málo hostitelů a klade pouze jeden typ vajec (Baker 1923; Friedman 1948; Alvarez, Arias de Reyna & Segura 1976; Soler 1990; Cramp 1985).

Výrazně méně studií než na vlhovecích bylo provedeno na kukačce obecné (*Cuculus canorus*; v textu dále jen 'kukačka'), která je nejrozšířenějším obligátním hnízdním parazitem v palearktické zoogeografické oblasti (Wyllie 1981; Cramp & Simmons 1985). V současné době řadíme kukačku obecnou do řádu kukačky, patřící mezi tzv. starosvětské kukačky (*Old World cuckoos*) (Davies 2000). Je zjištěno, že existuje několik ekologických poddruhů (tzv. *host races, gentes*), které se soustřeďují na jednoho nebo několik málo hostitelů (Baker 1942; Lack 1968; Wyllie 1981; Brooke & Davies 1988; Moksnes & Røskaft 1995; Gibbs et al. 2000). Liší se mezi sebou podle mimikry svých vajec (Chance 1940; Brooke & Davies 1988). Ty se v genotypu udržují pravděpodobně na W pohlavním chromozómu samiček (Gibbs et al. 1996).

Vejsce specializovaných samiček kukaček nejsou kladená náhodně. Výběr vhodného hostitele je totiž velmi důležitý pro reprodukční úspěch u každého hnízdního parazita. Například vysoká pravděpodobnost odmítnutí parazitického vejce (Sealy & Bazin 1995a), nevhodná potrava pro parazitické mládě (Middleton 1977) nebo příliš vysoká kompetice mezi mláděty (Ortega 1998), mohou způsobit nízký reprodukční úspěch parazita u hostitele. Jak je ukázáno dále, existuje daleko více faktorů, o nichž víme, že hrají různě důležitou roli při výběru hostitele.

O kukačce je známo, že v Evropě parazituje více než 125 hnízd různých druhů pěvců, pouze 11 z nich je parazitováno pravidelně (Moksnes & Røskaft 1995; Wyllie 1981). Během let 1939–1982 britští ornitologové shromáždili data z 1,145 parazitovaných hnízd. Přitom 90% hnízd bylo rozděleno mezi 5 hlavních hostitelů – rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*), linduška luční (*Anthus pratensis*), pěvuška modrá (*Prunella modularis*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*) a konipas bílý (*Motacilla alba*). Jiné běžné druhy hnízdících v otevřených hnízdech (např. rody *Turdus*, *Emberiza*, *Carduelis*) jsou parazitovány zřídka nebo vůbec (Moksnes & Røskaft 1995). V Československu z 1,870 parazitovaných hnízd tvořilo 70% zastoupení hostitelů červenka obecná, rehek zahradní, konipas bílý. Hostitelé se liší ve velikosti v rozmezí 11 cm délky, 8 g váhy (budníček menší *Phylloscopus collybita*) až po 18 cm a 32 g (rákosník velký *Acrocephalus arundinaceus*), jsou tedy vždy menší než samotná kukačka (33 cm, 110 g).

1.2. Kukačka – hostitel: teoretický úvod

Je známo, že hnízdní vnitrodruhový i mezidruhový parazitismus snižuje reprodukční úspěch hostitele (Petrie & Møller 1991). To je hybnou silou pro evoluci mechanismů obranného chování hostitelů. Pro lepší pochopení těchto mechanismů je interakce kukačka–hostitel velmi dobrým modelem, a proto se jím budu dále podrobněji zabývat.

Velký počet adaptací u hnízdních parazitů, stejně jako protiadaptací jejich hostitelů je výsledkem koevolučního závodu ve zbrojení (tzv. *arms-race*) (Dawkins & Krebs 1979; Davies & Brooke 1989 a, b; Rothstein & Robinson 1998; Davies 2000). Obligátní mezidruhový parazitismus má větší negativní dopad na zdatnost hostitele než vnitrodruhový parazitismus (Rothstein 1990; Davies 2000). To vyvolává větší tlak na rychlejší evoluční odpověď ze strany hostitele a následné protiadaptace ze strany parazita (Rothstein 1975a). U kukačky jsou takovými adaptacemi například schopnost vyhledat hnízdo hostitele ve správném stadiu, aniž by si hostitelé uvědomovali, že jejich hnízdu hrozí parazitace (Honza et al. 2002). Dalšími jsou nenápadné a rychlejší kladení (Chance 1922; Davies & Brooke 1988; Sealy et al. 1995b), mimikry vajec (např. Brooke & Davies 1988), odstranění jednoho popř. dvou vajec hostitele (např. Davies 2000) a pevnější struktura skořápky (Lack 1968; Spaw & Rohwer 1987). Mezi obranné strategie hostitele řadíme odmítnutí kukaččího vejce (Davies & Brooke 1989 a, b), agresivní chování vůči kukačce a evoluce nižší variability vajec uvnitř hnízda a naopak větší variability mezi hnízdy (Swynnerton 1918; Victoria 1972; Rothstein 1974; Davies & Brooke 1989b; Øien et al. 1995; Soler & Møller 1996; Lahti & Lahti 2002; Stokke et al. 2002a). To je prokazováno jak experimentálně (Stokke et al. 1999), tak pomocí srovnávacích studií (Stokke et al. 2002a).

V současnosti existuje již mnoho experimentálních studií zabývajících se hnízdním parazitismem u ptáků. Ukazují četné koevoluční adaptace parazitických ptáků a jejich hostitelů, které se vyvíjejí působením selekčního tlaku na obě zúčastněné strany. Vidíme na nich, že hnízdní parazitismus je užitečným modelem pro studování koevoluce (Rothstein 1990; Rothstein & Robinson 1998). Hostitelé reagují na vnitrodruhový i mezidruhový parazitismus podobnými adaptacemi. Zlepšuje se u nich především schopnost rozpoznat a vyhodit cizí vejce a narůstá agresivita při obraně hnízda proti kukačce.

I přesto, že náklady na přijetí parazitického vejce jsou velmi vysoké, neboť vylíhnuté mládě kukačky vyhodí z hnízda zbývající vejce a mláďata hostitelů (Jenner 1788), objevují se v populaci jedinci, kteří tato vejce přijímají. Pouze u několika hostitelů je pozorovaná téměř 100%ní frekvence odmítání (např. budníček menší) (Moksnes & Røskaft 1992). Obvykle se

vyskytuje střední frekvence odmítání (tzv. *intermediate rejection rate*), tj. 40–80% (Davies & Brooke 1988, 1989a; Moksnes et al. 1990, 1991). Některé druhy však přijímají velkou většinu nebo téměř všechna vejce, jak mimetická, tak nemimetická (např. pěvuška modrá) (Davies & Brooke 1989a).

Nejlepším způsobem, jak se vyhnout parazitaci, je hnízdění na bezpečném místě (Alvarez 1993; Øien et al. 1996; Honza et al. 1998; Moskát & Honza 2000; Clarke et al. 2001) nebo intenzivní obrana hnízda (Moksnes et al. 1990; Sealy et al. 1998; Grim & Honza 2001; Røskaft et al. 2002b; Grim 2005a). Po naklazení parazitického vejce do hnízda, bylo zdokumentováno několik způsobů, kterými hostitelé odmítají parazitické vejce. Vyhození vejce, zastavení hnízda, opuštění hnízda. U hostitelů, kteří mají příliš malé zobáky je častěji pozorováno opuštění hnízda popř. proděravění a vynesení (tzv. *puncture ejection*), zatímco u hostitelů se zobáky delšími vyhození pomocí uchopení parazitického vejce (Spaw & Rohwer 1987; Moksnes et al. 1991).

Hypotézy vysvětlující různé frekvence odmítání parazitických vajec u hostitelů hnízdního parazita

Bylo navrženo několik hypotéz, pokoušejících se vysvětlit, proč některé druhy, populace nebo jedinci vejce odmítají a jiní nikoliv.

A) Hypotéza evolučního zpoždění (tzv. *the evolutionary lag hypothesis*) (Dawkins & Krebs 1979; Rothstein 1982, 1990) říká, že 'alely pro odmítnutí cizích vajec' (tzv. *rejecter allele*) se ještě nerozšířily v populaci. Rozdíly ve frekvenci odmítání vajec u různých druhů nebo populací jsou způsobeny rozdílnou fází koevoluce, v průběhu závodu ve zbrojení mezi kukačkou a jejími hostiteli (Davies & Brooke 1989b; Moksnes et al. 1990; Soler & Møller 1990). Očekáváme, že v úvodních fázích evoluce parazitického chování, budou parazité klást svá vejce nejprve do hnízd přístupných, nápadných a často se vyskytujících. Nastávají tak první fáze koevoluce mezi parazitem a hostitelem, které vedou ke vzniku výše uvedených adaptací a protiadaptací. Tato teorie tak spíše vysvětluje chybějící obranné mechanismy proti kukačce v počáteční fázi závodu ve zbrojení (Rothstein & Robinson 1998; Winfree 1999).

B) Hypotéza evoluční rovnováhy, tzv. *the evolutionary equilibrium hypothesis* (Zahavi 1979; Rohwer & Spaw 1988; Lotem et al. 1992, 1995; Lotem & Nakamura, 1998) ukazuje, že za určitých podmínek může být přijetí parazitického vejce upřednostněno před jeho vyhozením. Tedy náklady spojené s přijetím parazitického vejce by mohly převážit zisky

(Takasu et al. 1993). Ztrátou je například vyhození vlastního vejce nebo opuštění celé snůšky, i když hnízdo nebylo parazitováno (tzv. *recognition error*; v textu dále také jako 'rozpoznávací chyba') (Rothstein 1982; Davies & Brooke 1988; Marchetti 1992; Lotem et al. 1995). Pravděpodobnost chybného rozhodnutí se může zvýšit např. u jedince nemajícího dostatečnou rozlišovací schopnost k rozpoznání parazitického vejce nebo u jedince, který poblíž svého hnízda pozoroval kukačku. Davies & Brooke (1988) a Davies et al. (1996) pozorovali dva případy, kdy rákosník obecný vyhodil své vlastní vejce poté, co byla vystavena k jeho hnízdu atrapa kukačky (termín 'atrapa' je dále v textu používán výhradně pro vycpané atrapy ptáků). Avšak v jiné práci Røskaft et al. (2002a) nenalezli žádnou podporu pro hypotézu, že vystavení atrapy kukačky k hnízdu hostitele u něj zvyšuje pravděpodobnost rozpoznávacích chyb. K rovnováze mezi populací hostitele a kukačkou může dojít také díky variabilitě chování uvnitř populace hostitele. Kukačka využívá mladé, nezkušené ptáky, kteří ještě dobře neznají vzhled svých vajec (Davies & Brooke 1988; Lotem et al. 1992, 1995), zatímco starší se již dokáží úspěšně parazitaci bránit (Lotem et al. 1992).

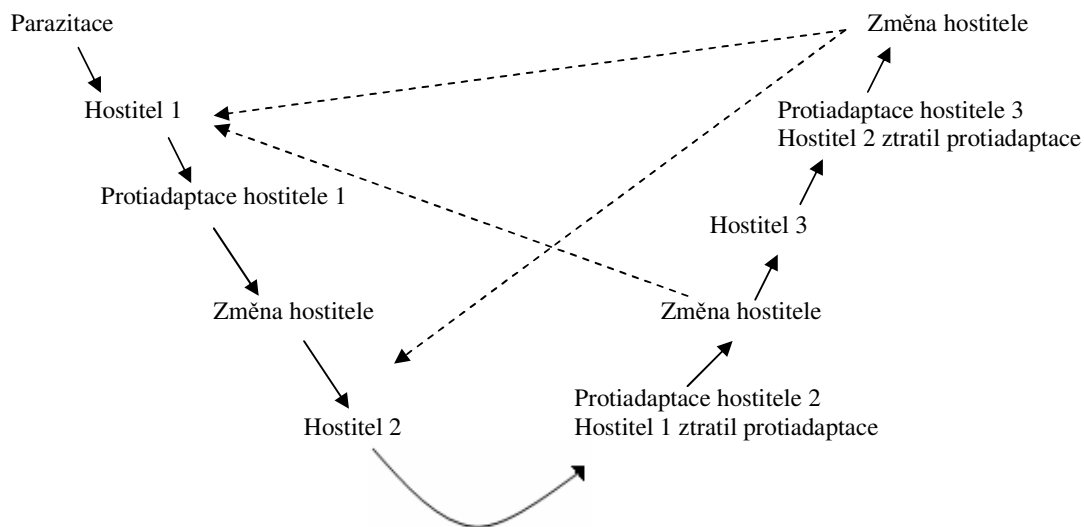
C) Hypotéza přerušovaného arms race (tzv. *the intermittent arms race hypothesis*)

Hostitelské druhy parazitované v dřívějších dobách se podle této hypotézy mohou stát opět oběťmi parazitismu, i když již byly kukačkou kdysi opuštěny (tzv. *cyclic changes in parasitism*) (Soler et al. 1998) (obr. 1). Parazit může přestat parazitovat populaci hostitelů, kteří odmítali příliš mnoho parazitických vajec a bylo tudíž pro něj nevýhodné dále je využívat (Soler et al. 1998). Jestliže však tlak na hostitele ze strany parazita poklesne, schopnost vyhazovat cizí vejce může u hostitele poklesnout kvůli vysokým nákladům, které jsou spojeny s udržením takového chování (Davies & Brooke 1988; Rohwer et al. 1989; Røskaft et al. 1990; Brooke et al. 1998; Lindholm 2000). Rychlost poklesu protiparazitických adaptací ovlivňuje, jak výrazně jsou geneticky podmíněny (Moskát 2005). Vymizení adaptací proti parazitaci kukačkou bylo pozorováno například u vlhovce nachového (*Quiscalus quisculus*) (Peer 1998) a pravděpodobně i jiných druhů (Briskie & Sealy 1989; Cruz & Wiley 1989; Davies & Brooke 1989a; Brown et al. 1990).

Dříve parazitovaná populace, která ztratila adaptace proti parazitismu tak může být opět náchylná k opětovnému využívání parazitem. Příklad opakované parazitace byl pozorován u kukačky chocholaté a jejího hosta, straky obecné (*Pica pica*) (Soler et al. 1998). Některé druhy si však dokáží udržet vysokou schopnost vyhazování parazitických vajec, i když je parazit přestal využívat (Cruz et al. 1985; Post et al. 1990; Bolen et al. 2000;

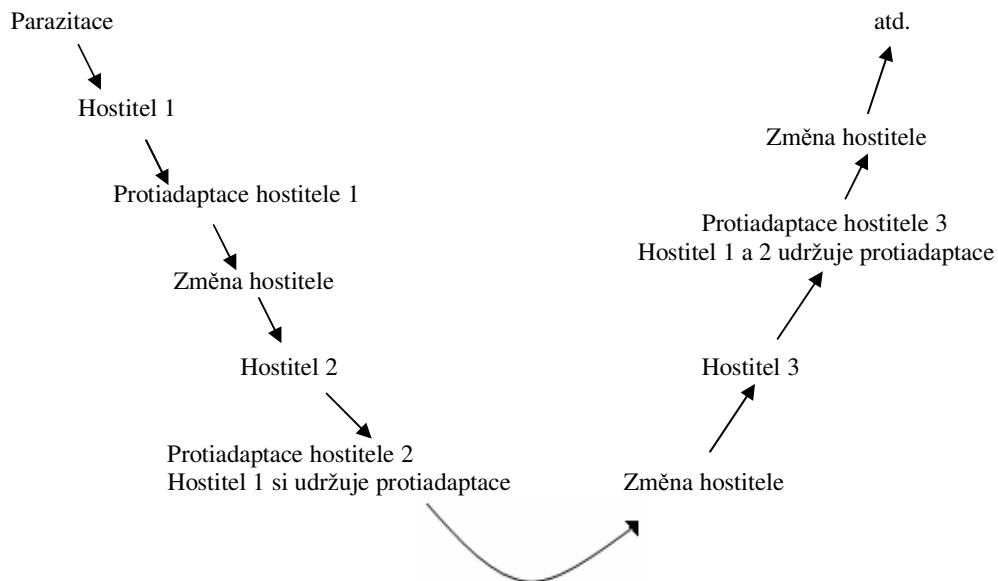
Rothstein 2001). Tím je mu znemožněno, aby opuštěného hostitele opět začal parazitovat (obr. 2).

Cyklický model koevoluce (tzv. *coevolutionary cycles model*)



Obr. 1. Cyklický model dlouhodobé koevoluce mezi parazitem a hostitelem. Tento model zahrnuje možnost opětovného využití hostitele parazitem. U hostitelů totiž došlo k ztrátě všech nebo většiny adaptací proti parazitismu v období, kdy nebyli parazitem využíváni.

Jednosměrný model koevoluce (tzv. *single trajectory model*)



Obr. 2. Jednosměrný model dlouhodobé koevoluce mezi parazitem a hostitelem. Parazit mění hostitele, ale nedokáže opět využívat dříve parazitované hostitele. Ti si dokázali udržet adaptace proti parazitismu i po dlouhou dobu, kdy nebyly využívány. Obr. 1 a 2 jsou částečně dle Rothstein 2001.

D) Hypotéza prostorové struktury habitatu (tzv. *the spatial habitat structure hypothesis*).

Některé typy prostředí mohou kukačce napomáhat k úspěšné parazitaci hostitele, například vhodná pozorovací místa pro sledování hostitelů a lokalizaci jejich hnízd (Alvarez 1993; Øien et al. 1996). Proto mohou být některé populace více náchylné k parazitování než populace hnízdící na méně vhodných místech. Pokud jsou populace vysoce parazitované, jsou také méně produktivní (Lindholm 1999; Lindholm & Thomas 2000). Početnost populace klesá a funguje jako propadlo (*sink*). Může však být doplňovaná jedinci z neparazitovaných populací (tzv. *source populations*). Nově přichází jedinci však nenesou alely pro odmítnutí cizích vajec, čímž způsobují pokles ve frekvenci žádoucích alel v parazitované populaci (Røskaft et al. 2002b).

Nicméně Davies (2000) tvrdí, že hostitelé na základě pouhého pozorování vyšší aktivity kukaček jsou schopni pravděpodobněji odmítnout parazitické vejce. To naznačuje, že schopnosti častěji odmítat parazitická vejce ve využívané populaci jsou spíše výsledkem fenotypové plasticity (tj. fenotyp přizpůsobený prostředí, Via et al. 1995) než geneticky podmíněných, fixních strategií (Soler et al. 1994; Lindholm 2000).

1.3. Zaměření mého výzkumu; hypotézy vysvětlující antiparazitické chování

V mé diplomové práci jsem se zaměřil na zkoumání některých adaptačních mechanismů proti hnízdnímu parazitismu u našich dvou běžných druhů, drozda zpěvného (*Turdus philomelos*; v textu dále jako 'drozd') a kosa černého (*Turdus merula*; v textu dále jako 'kos').

Již dřívější výzkumy ukázaly, že u kosů a drozdů, kteří v současnosti nejsou pravidelně parazitováni, existují některé druhy antiparazitického chování (Davies & Brooke 1989a; Moksnes et al. 1990; Grim & Honza 2001; Røskaft et al. 2002b; Moskát et al. 2003a). Zaměřil jsem se na schopnosti rozpoznat a vyhodit parazitické vejce a agresivně bránit vlastní hnízdo. Existenci tohoto chování se pokouší vysvětlit dvě hypotézy. **Hypotéza mezidruhového parazitismu** (tzv. *interspecific brood parasitism hypothesis*) předpokládá, že protiparazitické chování je pozůstatkem po dřívějším závodu ve zbrojení mezi hostitely a kukačkou. **Hypotéza vnitrodruhového parazitismu** (tzv. *conspecific brood parasitism hypothesis*) tvrdí, že protiparazitické chování vzniklo působením vnitrodruhového parazitismu.

1.3.1. Hypotéza mezidruhového parazitismu (dále HMP)

Davies & Brooke (1989a) uvádějí, že hypotéza mezidruhového parazitismu nejlépe vysvětluje schopnost rozlišování a vyhazování cizích vajec u potencionálně vhodných hostitelů. Aplikují ji na druhy, které jsou nyní využívány kukačkou, ale také na druhy potencionálně vhodné, které jsou však v současnosti vzácnými hostiteli. Zahrnují sem také kosa a drozda. Tyto druhy hnízdí v otevřených hnízdech, dostupných pro parazitaci kukačkou a krmí svá mláďata potravou složenou převážně z bezobratlých živočichů. Zbývající druhy, které krmí svá mláďata potravou nestravitelnou pro kukaččí mláďata nebo hnízdí v místech nepřístupných pro kukačku (např. dutinová hnízdička), jsou označeni jako nevhodní hostitelé (např. sýkora koňadra *Parus major*, sýkora modřinka *Parus caeruleus*, špaček obecný *Sturnus vulgaris*, lejsek černohlavý *Ficedula hypoleuca*, brhlík lesní *Sitta europaea*, zvonek zelený *Carduelis chloris*, dlask tlustozobý *Coccothraustes coccothraustes*, stehlík obecný *Carduelis carduelis*, zvonohlík zahradní *Serinus serinus*).

Røskaft et al. (2002b) uvádí jiné rozdělení druhů podle jejich vhodnosti pro parazitaci kukačkou. Uvádí pět kategorií :

1) Vždy vhodní hostitelé (tzv. *always suitable hosts*) staví hnízda přístupná pro kukačku, krmí mláďata potravou dobře stravitelnou (tj. hmyz) i pro mládě kukačky a jejich vejce i mláďata dokáže mládě kukačky vyhodit z hnízda (Davies & Brooke 1989a, 1989b; Moksnes et al. 1990).

2) Částečně dutinová hnízdička (tzv. *partially hole nesters*) zahrnují druhy, které v určitých oblastech hnízdí v dutinách a naopak jinde mohou hnízdit v otevřených hnízdech přístupných pro kukačku. Do této kategorie patří například rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*), rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*), střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*), konipas bílý (*Motacilla alba*), konipas horský (*Motacilla cinerea*).

3) Druhy s velkými hnízdy a vejci (tzv. *large nest and eggs*) zahrnují druhy, kde kukaččí mládě není schopno (nebo jen s velkými obtížemi a malým úspěchem) vyhodit vejce nebo mláďata. Řadí sem kosa černého, drozda zpěvného, drozda cvrčalu (*Turdus iliacus*) a drozda kvíčalu (*Turdus pilaris*) (Moksnes et al. 1990).

4) Dutinová hnízdička (tzv. *hole nesters*) jsou druhy hnízdící v dutinách nebo hnízdních budkách (Snow & Perrins 1998) a jsou nepřístupné pro kukačku.

5) Semenožraví ptáci (tzv. *seed eaters*) zahrnují druhy, které krmí svá mláďata rostlinnou potravou, tedy nestravitelnou pro kukaččí mládě (Snow & Perrins 1998; viz ale Martin-Galvez et al. 2005).

V současnosti jsou kos i drozd parazitovaní kukačkou velmi zřídka. Oba figurují na 43. resp. 49. místě v žebříčku hostitelů parazitovaných kukačkou (Moksnes & Røskaft 1995). Pro tuto skutečnost svědčí fakta, že např. v Maďarsku z 694 kukaččích vajec nalezených v hnízdech 15 druhů v horské oblasti, kde jsou kosi velmi běžní, bylo nalezeno pouze jedno v kosím hnízdě (Varga 1994). Lack (1963) našel pouze tři parazitovaná hnízda z 22,656 kosích hnízd v Anglii. Moksnes a Røskaft (1995) našli pouze 11 kukaččích vajec v hnízdech kosa a 21 u drozda z 11,870 snůšek evropských pěvců v muzejní sbírce. Navíc se žádné z těchto vajec nepodobalo vejcům hostitelů.

Bylo navrženo několik vysvětlení, proč některé vhodné druhy pro parazitaci ve skutečnosti parazitovány nejsou nebo jen velmi zřídka. Mezi ně patří například také rod *Turdus*. Ortega (1998) navrhl 12 příčin k vysvětlení absence parazitismu u některých pěvců. Například hnízdní úspěšnost, přijetí/odmítnutí vajec, intenzita obrany hnízda, péče o mláďata a strava, typ hnízda a habitat. Některé z nich však pravděpodobně nevysvětlují absenci parazitismu u kosa a drozda (např. krátká inkubace, nedostatečně intenzivní rodičovská péče, dobře ukryté hnízdo). Také Moksnes & Røskaft (1988) uvažují některé důvody, jež by mohly být zodpovědné za nízkou parazitaci rodu *Turdus*. Například hnízda jsou příliš hluboká, aby mládě kukačky bylo schopno vyhodit hostitelova vejce či mláďata. Navíc mláďata rodu *Turdus* rostou velmi rychle (Cramp 1988), což by mohl být pro mládě kukačky velký problém s nimi soupeřit. Dále drozd a kos krmí svá mláďata především měkkými, žížalami a červy, což může být pro mládě kukačky hůře stravitelné, neboť ta potřebuje být krmena hmyzem. V experimentech, ve kterých bylo mládě kukačky přeneseno do kosích hnízd, mláďata nepřežila. Kupodivu naopak v hnízdech drozda naopak prospívalo velmi dobře (Grim 2006). Zde se pokusím uvést devět faktorů, které mohou hrát důležitou roli při výběru hostitelů parazitickou kukačkou, a které jsou také testovatelné u kosa a drozda.

Faktory ovlivňující výběr hostitele kukačkou obecnou

1. Synchronizace hnízdění (tzv. *breeding synchrony*) – základním předpokladem pro uskutečnění parazitace je shodné nebo částečně se překrývající období hnízdění. Pokud se tato období nepřekrývají, nemůže k parazitaci dojít. Kosi a drozdi začínají hnízdit několik týdnů před návratem kukačky ze zimoviště. Nicméně oba hnízdí i v průběhu pozdního května, v červnu a začátkem července, což jsou období hlavní hnízdní aktivity kukačky (Hudec 1983).

2. Hnízdní hustota (tzv. *breeding density*) – důležité pro kukačku je také hnízdní hustota pro nalezení dostatečného počtu hnízd k parazitaci. Hnízdní hustoty jsou u drozda a kosa podobné jako u běžných hostitelů kukačky (Havlín 1963; Pikula 1969; Hudec 1983).
3. Obrana hnízda (tzv. *nest defence*) – intenzivní obrana hnízda může být jednou z příčin, proč se kukačky vyhnou potenciálním hostitelům. Jestli byli drozdi a kosi dříve parazitováni, je u nich předpokládána vyšší agresivita proti kukačce. Pokud parazitováni nebyli, neměla by atrapa kukačky představovat hrozbu a reakce na ni nebudou výrazné, zatímco proti kontrolní atrapě predátora by měly být intenzivnější.
4. Pozornost k vlastnímu hnízdu (tzv. *nest attentiveness*) – vysoká pozornost rodičů a neustálý přehled o hnízdě může snížit riziko parazitace (Møller 1987). Běžné reakce proti parazitaci, jako jsou zastavení hnízda, vyhození vejce nebo opuštění snůšky jsou reakce proti již uskutečněné parazitaci (tzv. *post-event reactions*). Předejít parazitaci je však možné právě díky vysoké agresivitě proti parazitu a přehledu rodičů o hnízdě (tzv. *pre-event behavioural types to avoid parasitism*). Tato schopnost se dá přibližně určit podle doby zpoždění, se kterou se rodič objeví, jestliže je u jeho hnízda vystavena atrapa ptáka.
5. Odmítnutí vajec (tzv. *egg rejection*) – experimentální studie s umělými modely kukaččích vajec (termín 'model' je dále v textu používán výhradně pro umělé modely vajec) a konspecifickými vejci jsou užitečné pro odhalení diskriminačních schopností. Někteří potenciální hostitelé vykazují vysokou frekvenci odmítání vajec. Takovým druhům se kukačka obvykle vyhýbá.
6. Doba inkubace (tzv. *incubation period*) – kratší inkubační doba kukačky, než je inkubační doba u hostitele, je další podmínkou pro úspěšné vychování kukaččího mláděte. Protože se mláďata drozda a kosa vyvíjí velmi rychle, je pro kukaččí mládě rozhodující, aby se vyklubalo dříve než mláďata hostitelů (Cramp 1988). Protože se kukaččí mládě líhne za 11 dní (drozdí a kosí mláďata se vyvíjí 12–13 dní, ale v extrémních případech i 9–10 dní, Cramp 1988) splňuje parazit toto kritérium. Protože je obecně inkubační doba u parazitů extrémně krátká, nehraje pravděpodobně tento faktor při výběru hostů důležitou roli (Davies 2000).
7. Velikost a tvar hnízda (tzv. *nest size and shape*) – velikost, tvar, hloubka a další vlastnosti hnízda jsou velmi důležitým faktorem, který určuje úspěšnost parazitace. Například vejce hostitele není kukaččí mládě schopno vyhodit z hnízd dutinových druhů (Rutila et al. 2002). Také z otevřených hnízd, které jsou příliš velké a hluboké,

- dokáže kukaččí mládě vyhodit hostitelova vejce jen s velmi vysokým úsilím a navíc často neúspěšně (Nakamura 1990). Grim (nepubl.) zjistil, že jednodenní mládě kukačky není schopno vyhodit hostitelova vejce z kosího hnízda, zatímco starší jsou již úspěšní. Z drozdích hnízd nebylo mládě schopno vyhodit vejce téměř vůbec (pouze některá vejce z jednoho hnízda, testováno bylo 10 hnízd). Zdá se, že hlavní příčinou jsou hladké stěny, po nichž mládě sklouzává dolů. Kukaččí mlád'ata jsou tedy schopny vyhodit vejce spíše velmi zřídka. To také dokumentují nálezy parazitovaných hnízd, ve kterých kukaččí mládě vyrůstalo společně s hostitelovými mlád'aty, protože nebylo schopno vyhodit hostitelova vejce (Grim & Procházka in prep.).
8. Typ a množství potravy (tzv. *food type and amount*) – je známo, že mlád'ata kukaček potřebují být krmeni potravou bohatou především na hmyz (Glue & Morgan 1972; Davies & Brooke 1989a; Alvarez 1994b). Proto není schopno přežít u druhů, které krmí mlád'ata semeny nebo ovocem. Drozdi krmí svá mlád'ata potravou obsahující vysoké procento měkkýšů, kosi především červi a žížalami (Simms 1978; Norman 1994). Nicméně experimenty ukazují, že kukaččí mládě je schopno dobře prospívat i s potravou získávanou v hnízdě drozda (Grim 2006). Martin-Galvez et al. (2005) zjistili, že mládě kukačky je schopno dokonce strávit i část rostlinné potravy. Složení stravy, kterou poskytují drozd a kos tak pravděpodobně hrají spíše menší roli při výběru hostitele kukačkou (Soler et al. 1999a).
 9. Soupeření kukaččího mláděte s mlád'aty hostitele a vyhození mlád'at hostitelů (tzv. *competition with host chicks and chick rejection*) – mlád'ata kosů a drozdů rostou velmi rychle (Lübcke & Furrer 1985; Cramp 1988), což značně snižuje pravděpodobnost přežití parazitického mláděte, které s nimi vyrůstá. V experimentech u blízce příbuzných drozdů kvíčal bylo zjištěno, že mlád'ata mají navíc hned po vylíhnutí výhodu ve vyšší hmotnosti (mládě drozda kvíčali váží po vylíhnutí 10 g, Norman 1994, zatímco mládě kukačky 2.5–3.0 g, Kleven et al. 1999, Honza et al. 2001). Rychlý vývoj a náskok v hmotnosti tedy mají značný vliv na horší prospívání kukaččího mláděte.

V této práci jsem se zaměřil na testování bodů tři, čtyři a pět, tedy na obranu hnízda, pozornost k vlastnímu hnízdu a odmítání vajec. Zkoumané lokality byly rozděleny podle výskytu kukačky, a to na základě vlastního pozorování.

A) Oblast alopatriká, ve které se kukačka nevyskytuje a tudíž s ní zkoumané populace kosů a drozdů nepřicházejí do kontaktu. Zahrnuje Olomouc, její sídliště a městské

parky o rozloze více než 47 hektarů. Kukačka se městům záměrně vyhýbá, navíc je u kosů prokázána velmi vysoká filopatrie (Havlín 1963; Lack 1966). Je tudíž vysoká pravděpodobnost, že po několik generací nepřišli s kukačkou do kontaktu.

B) Oblast sympatrická, kde se kukačka běžně vyskytuje. Patří sem lokality kolem Olomouce (bližší popis v metodách).

Pokud byly zkoumané druhy v minulosti parazitovány kukačkou, měly by se u nich zachovat některé protiparazitické strategie :

Predikce vyplývající z hypotézy mezidruhového parazitismu

- 1) Kosi a drozdi nejsou schopni rozlišovat a vyhazovat konspecifická vejce.
- 2) Kosi a drozdi rozlišují a vyhazují méně podobná nemimetická i podobnější mimetická vejce. Méně podobná vejce vyhazují s vyšší frekvencí než vejce podobnější.
- 3) Sympatrická populace vyhazuje modely vajec s vyšší frekvencí než populace alopatriká.
- 4) Chovají se agresivně k atrapě kukačky.
- 5) Chovají se agresivně k atrapě vrány.
- 6) Kosi a drozdi reagují na atrapu kukačky agresivněji nebo s podobnou intenzitou jako na atrapu vrány.
- 7) Sympatrická i alopatriká populace se chovají k atrapě vrány agresivně.
- 8) Sympatrická populace se chová k atrapě kukačky agresivněji než populace alopatriká.

Další predikce vyplývající z hypotézy mezidruhového parazitismu

- 9) Agresivita proti atrapě kukačky je vyšší v období kladení než v období inkubace a po vylíhnutí mládřat.
- 10) Rodiče reagují při prezentaci atrapy kukačky u hnízda včasným návratem a reakcí na atrapu.
- 11) Nevyskytují se u nich (popř. jen velmi zřídka) rozpoznávací chyby (opuštění snůšky nebo vyhození vlastního vejce po experimentu s atrapou), vyhození vlastního vejce spolu s parazitickým (v textu dále jako tzv. *rejection cost*) a vyhození vlastního vejce, zatímco parazitické vejce zůstane v hnízdě (v textu dále jako tzv. *rejection error*).
- 12) Frekvence odmítání vajec pozitivně koreluje s intenzitou agresivity proti atrapě.

1.3.2. Hypotéza vnitrodruhového parazitismu (dále HVP)

Vnitrodruhový parazitismus se u obou druhů podle současných poznatků vyskytuje také zřídka. Moskát et al. (2003) uvádějí dvě pozorování přirozeného vnitrodruhového parazitismu u kosa, v městském parku v Budapešti. Je pravděpodobné, že vyšší hnízdní hustota ve městě (Pikula 1969; Hudec 1983) současně zvyšuje pravděpodobnost vnitrodruhového parazitismu (Møller 1987). Nejméně jeden další případ byl také zaznamenán v České republice (Grim & Honza nepubl. data). První a dosud asi jediný zdokumentovaný případ vnitrodruhového hnízdního parazitismu u drozda popsali Grim & Honza (2001). Ti uvádějí, že vnitrodruhový parazitismus nejspíše hraje zásadní roli ve vývoji obranného chování těchto dvou druhů, např. odmítání vajec. U blízce příbuzného druhu drozda cvrčaly byla prokázána poměrně vysoká (11.5%) frekvence vnitrodruhového parazitismu (Ringsby et al. 2003) a zároveň schopnost rozlišovat vejce stejného druhu (dále v textu označována jako konspecifická vejce, což je odvozeno z angl. slova 'conspecific' a volně se překládá 'stejného druhu'). Schopnost rozlišovat parazitická konspecifická vejce však nemusí nutně dokazovat právě existující přítomnost vnitrodruhového parazitismu. Například vlhovec velkoocasý (*Quiscalus mexicanus*) vyhazoval 8% konspecifických vajec, i když nebyl u 797 hnízd zaznamenán žádný případ vnitrodruhového parazitismu (Peer & Sealy 2000). K lepšímu pochopení této problematiky by bylo vhodné využít identifikace vajec pomocí molekulárních technik (Anderson & Ahlund 2000, Grønstøl et al. 2006).

Pokud vnitrodruhový parazitismus ovlivňuje rozpoznávání a vyhazování vajec, měli bychom u kosů a drozdů pozorovat odpovídající protiparazitické strategie:

Predikce vyplývající z hypotézy vnitrodruhového parazitismu

- 1) Kosi a drozdi rozlišují a vyhazují konspecifická vejce.
- 2) Kosi a drozdi rozlišují a vyhazují méně podobná nemimetická i podobnější mimetická vejce. Méně podobná vejce vyhazují s vyšší frekvencí než vejce podobnější.
- 3) Alopatická populace vyhazuje modely vajec s vyšší nebo podobnou frekvencí jako populace sympatická.
- 4) Chovají se neagresivně k atrapě kukačky.
- 5) Chovají se agresivně k atrapě vrány.
- 6) Kosi a drozdi reagují na atrapu vrány agresivněji než na atrapu kukačky.
- 7) Sympatické i alopatické populace se chovají k atrapě vrány agresivně.
- 8) Agresivita k atrapě kukačky je podobná u sympatické i alopatické populace.

Další predikce vyplývající z hypotézy vnitrodruhového parazitismu

9) Při prezentaci atrapy kukačky se k vlastnímu hnízdu rodiče vracejí s větším zpožděním než při prezentaci atrapy vrány.

10) Zaznamenám pozorování přirozené vnitrodruhové parazitace.

Predikce	Vnitrodruhový parazitismus	Mezidruhový parazitismus
Odmítání vajec		
Odmítají konspecifická vejce	+	-
Odmítají modely vajec	+	+
Frekvence odmítání u populace ve městě (A) a mimo město (S)	$A \geq S$	$A < S$
Obrana hnízda		
Jsou agresivní k atrapě kukačky	-	+
Jsou agresivní k atrapě vrány	+	+
Agresivita k atrapě kukačky (K) vs. vrány (V)	$K < V$	$K \geq V$
Agresivita k atrapě vrány u sympatrické (S) a alopatrické populace (A)	$S \sim A$	$S \sim A$
Agresivita k atrapě kukačky u sympatrické a alopatrické populace	$S \sim A$	$S > A$

Tab. 1. Přehled predikcí vyplývajících z hypotéz vnitrodruhového a mezidruhového parazitismu. Znaménkem '+' je značena kladná odpověď na predikci, znaménkem '-' je značena odpověď záporná.

1.5. Cíl výzkumu

Cílem mého výzkumu je podrobněji prozkoumat vybrané adaptační mechanismy proti parazitismu u kosa a drozda. Patří sem kognitivní a behaviorální schopnosti. Mezi kognitivní patří diskriminační schopnosti (tj. rozlišit cizí vejce v hnízdě). Mezi behaviorální patří schopnosti vyhodit cizí vejce a obrana hnízda. Cílem je také objasnit, která z hypotéz (hypotéza mezidruhového parazitismu nebo hypotéza vnitrodruhového parazitismu) na základě mých výsledků lépe vysvětluje existenci těchto adaptací.

2. METODIKA

2.1. Charakteristika lokalit

Data byla sbírána v České republice v Olomouci a jeho okolí (49°45' N a 17°15' E, 219 m n.m.) ve Střední Moravě. Byly studovány dva běžné druhy pěvců, kos černý a drozd zpěvný. Lokality byly rozděleny podle výskytu kukačky na oblast alopatickou a sympatrickou (viz výše). Do sympatrické oblasti patří lokalita Bystřička, která leží 2–3 km od Olomouce a táhne se kolem říčky zvané Bystřička. Dále sem patří lokalita Grygov (49° 31' N a 17° 18' E), ležící 7 km od Olomouce, jež je součástí přírodní rezervace Království. Je tvořena lužním lesem o rozloze 296.96 hektarů s vyvinutým podrostem, zastoupeným především střemchou obecnou (*Padus avium*). V sympatrickém areálu se mi nepodařilo zdokumentovat žádný případ přirozené parazitace kukačkou.

2.2. Sběr dat

Data byla sbírána od začátku dubna do konce června v letech 2003–2006. Pro pokusy jsem použil hnízda umístěná v průměrné výšce $1.85 \text{ m} \pm 0.7 \text{ m}$, rozsah: 0.5 – 4.5 m (n=224). Hnízda byla nacházena systematickým prohledáváním vhodných porostů a jiných objektů k hnízdění (stavení, sloupy, zdi atd.). Nalezené hnízdo bylo zaznamenáno a lokalizováno do mapky. Pro systematickou a podrobnou evidenci byl vypracován protokol, do nějž byla uváděna výška hnízda, rozměry vajec a hnízda, datum počátku kladení, datum zahájení pokusu, zápisy kontrol hnízda, záznam o pokusu s atrapou a některé další údaje. Vejce některých snůšek byla také vyfotografována přístrojem Olympus Camedia C-4000 Zoom. Délka a šířka vajec byla měřena pomocí 0.1mm digitální šuplery, objem vejce (egg volume) v mm byl vypočítán dle rovnice $0.51 \cdot \text{délka} \cdot \text{šířka}^2$ (Hoyt 1979). U hnízda byly měřeny vnitřní a vnější průměr, hloubka, vnější výška hnízda s přesností na 0.5 cm a výška nad zemí v cm.

2.2.1. Experimenty s vejci

Při experimentu s vejci byla hnízda kosa a drozda uměle parazitována přidáním modelu kukaččího vejce. Vložení bylo provedeno v různých fázích hnízdění, tj. v průběhu kladení nebo inkubace a v náhodnou denní dobu mezi 7.00–20.30. Délka inkubace byla určena pomocí 'vodního testu' (Michelson et al. 1963). Podle tohoto testu jsem rozlišil tři fáze

inkubace, 1–3 dny, 4–9 dní a 10 dní až po líhnutí. Jedná se o jednoduchý terénní test, nevyžadující zvláštní vybavení ani další počítání. Začátek kladení byl vypočítán podle dvanáctidenní inkubační periody, kterou jsem určil podle sledování kontrolních hnízd ($n > 100$) (srovnej Hudec 1983). Grim et al. (nepubl.) zjistili, že období fáze kladení nebo inkubace u kosa a drozda nemá vliv na frekvenci odmítání. Je známo, že kukačka při kladení zároveň odstraní z hnízda hostitele jedno nebo dvě vejce (Chance 1922; Wyllie 1981; Brooker et al. 1990; Davies & Brooke 1998). Avšak pro snížení rušení hostitele jsem u nich neodstraňoval vejce, jak to běžně provádí kukačka. Experimentální pokusy totiž ukázaly, že odstranění jednoho vejce hostitele nemá vliv na odmítnutí modelu parazitického vejce a stejně tak pokusy prováděné v různých fázích hnízdění také nemají vliv na frekvenci odmítání (Davies & Brooke 1989; Moksnes et al. 1993; Soler et al. nepubl. data).

Byly použity dva typy modelů kukaččích vajec, které byly vyrobeny ze syntetické hmoty a namalovány akrylovými barvami. Velikost, hmotnost a tvar byly podobné skutečnému kukaččímu vejci. Výška použitých modelů vajec činí 23.7 ± 0.3 mm a šířka 18.6 ± 0.3 mm. Witherby et al. (1943) uvádí průměrné míry sta kukaččích vajec 23.05×17.10 mm. Hudec (1983) u 92 vajec zjistil průměrné rozměry 22.23×16.69 mm. Hmotnost se pohybuje v rozmezí 2.9 – 3.8 g (Wyllie 1981). Nebylo možné provést experimenty se skutečnými kukaččími vejci, tudíž nebylo možné zjistit, zda se reakce proti modelu vejce resp. pravému kukaččímu vejci liší. Avšak předešlé studie ukazují, že reakce na opravdová vejce a modely kukaččích vajec jsou velmi podobné (Rothstein 1975b; Davies & Brooke 1989a, b). První typ byl namalován podle vzoru vajec, kterými kukačka parazituje rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*). Jejich barva byla bez vzorů, bledě modrá (Moksnes & Røskaft 1995). Tento typ vajec je relativně podobnější vejcům drozda, proto jsou někdy pro tento druh označena jako 'mimetická', zatímco se barevně výrazně liší od vajec kosů, pro ně byla označena jako 'nemimetická'. Pojmy mimetický a nemimetický jsou však pouze orientační, ve skutečnosti se nejedná o skutečnou mimetičnost, jež by vznikla koevolucí mezi druhy rodu *Turdus* a kukačkou (Grim 2005b). Proto jsou dále v textu užívány raději termíny modrý a kropenatý typ vajec. Druhý typ byl vytvořen podle vzoru vajec lindušky luční (*Anthus pratensis*) – šedohnědé barvy, tmavohnědě kropenaté (Moksnes et al. 1990).

Experimentálně jsem parazitoval 140 kosích hnízd a 82 hnízd drozda. Vejce bylo považované za přijaté, jestliže se v hnízdě nacházelo i šestý den od vložení. Šestidenní sledovací období je považováno za dostatečné k rozpoznání, zda hostitel odmítnul nebo přijal parazitické vejce (Davies & Brooke 1989; Moksnes et al. 1990). Nejvíce odmítnutí se totiž uskutečňuje do tří dnů od parazitace (Moksnes 1990; Davies & Brooke 1989). Protože však

hnízdní sezóna trvá přibližně čtyři měsíce, byla zde možná v několika málo případech pseudoreplikace u opětovně hnízdících jedinců.

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus byl testován pomocí konspecifických vajec, kterými byla vejce sesbírána z opuštěných snůšek. Vejce byla v dobrém stavu, ne starší než dva týdny od opuštění. Pro rozlišení vloženého konspecifického vejce od ostatních, byl na jejím tupém pólu vyznačen symbol písmene 'c', pomocí nesmazatelného černého fixu.

Hnízda byla kontrolována denně po dobu šesti dnů od začátku pokusu. Jestliže bylo vejce odmítnuto dříve, nebylo již pak hnízdo pravidelně kontrolováno. Pokud bylo hnízdo předováno v průběhu šestidenního sledovacího období, bylo ze statistik vyloučeno. Experimentálně vložené vejce byla považována za vyhozené pokud chybělo v hnízdě, zatímco hnízdo bylo stále neopuštěné a aktivní. Každé hnízdo bylo experimentálně parazitováno pouze jedenkrát, jedním typem vejce.

Obecně jsou rozlišovány u drozdovitých tři typy reakcí k parazitickému vejci : přijetí, vyhození a opuštění (např. Grim & Honza 2001; Davies & Brooke 1989a; Moskát et al. 2003). V mojí práci však rozlišuji pouze dva druhy odpovědí: přijetí a vyhození. Jak je ukázáno ve výsledcích, míra opuštění se nelišila mezi kontrolní a experimentální skupinou (viz také Procházka & Honza 2004). Opuštění vlastní snůšky tedy není u kosa ani drozda reakcí na parazitaci.

2.2.2. Experimenty s vycpanými atrapami

Obrana hnízda byla testována pomocí atrapy kukačky obecné a vrány šedé (*Corvus cornix*). Design pokusu byl vykonán podle standardního postupu navrženém Sealym et al. (1998). Nejdříve byla atrapa připevněna v přirozené pozici na větev, přibližně 0.5 m od středu hnízda. Hlava atrapy byla nasměrována k hnízdu. Poté, co se objevil první rodič poblíž hnízda a spatřil atrapu, začalo probíhat 15 minut pozorování hostitelova chování z krytého místa vzdáleného více jak 20 m od hnízda. Většina pokusů byla provedena na hnízdech v období inkubace, popř. krátce po vylíhnutí. V dřívějších výzkumech nebyly zjištěny rozdíly v reakcích na atrapy v závislosti na fázi hnízdění (Grim & Honza 2001). Jestliže se žádný rodič neobjevil do třiceti minut, byl pokus ukončen a reakce evidována jako žádná reakce (tzv. *no reaction*). Bylo provedeno celkem 48 pokusů u kosa a 38 u drozda. Reakce proti atrapám byla zaznamenána na škále od 1 do 4. Kód 1 je označen jako '*No reaction*' (žádná reakce) – hostitel byl pozorován poblíž hnízda, ale nevykazoval žádnou reakci k atrapě. Několikrát dokonce samice přiletěla na hnízdo a i přes přítomnost atrapy si sedla opět na vejce bez

známek strachu. Kódem 2 je označen '*Distress calling*' (úzkostné volání) – kdy hostitel vydává rozčilené a výstražné zvuky očividně namířené proti atrapě. Kód 3 je označen jako '*Mobbing*' (nálety) – hostitel reaguje na atrapu létáním okolo a nalétáváním na atrapu, přičemž se jí ale nedotkne. Poslední je 4 '*Attacking*' (fyzický útok) – kdy hostitel energicky zaútočí na atrapu a dotkne se jí (Moksnes et al. 1990). Jakmile rodič fyzicky zaútočil na atrapu, byl pokus ihned ukončen a atrapa odebrána, aby nedošlo k jejímu poškození. Pro některé statistické výpočty byly '*no reaction*' a '*distress calling*' sdruženy pod názvem '*no aggression*' (neagresivní chování). '*Mobbing*' a '*attacking*' byly sdruženy a označeny jako '*aggression*' (agresivní chování). Každé hnízdo bylo testováno pouze jedenkrát a jedním typem atrapy kukačky nebo vrány. U některých hnízd byl proveden pokus jak s vejcem, tak i atrapou. V takových případech byl pokus s atrapou proveden až po ukončení pokusu s vejcem.

Všechna data měla normální rozložení. U ANOVA testů byl proveden ještě dodatečně neparametrický Kruskal-Wallisův test. Testy byly oboustranné. Všechny statistické výpočty byly provedeny v programu JMP verze 3.2.

3. VÝSLEDKY

3.1. Výsledky pokusů s vejci

Kos

Opuštění snůšky

Celkem bylo na kosích hnízdech provedeno 140 experimentů s vejci a pozorováno 85 kontrolních hnízd, jež nebyly predovány během sledovacího období. Hnízd s experimentem bylo opuštěno 15 ze 140 hnízd (10.7%) a u kontrolních bylo opuštěno 9 z 85 hnízd (10.6%) ($\chi^2=0.001$, d.f.=1, $p=0.98$) (tab. 2). Frekvence opouštění se nelišila ani mezi hnízdy s jednotlivými vloženými typy vajec ($\chi^2=1.70$, d.f.=2, $p=0.43$), proto mohla být tato hnízda sloučena pro výpočet celkové frekvence opouštění u hnízd s experimentem.

Typ hnízda	Typ vejce	n	Opuštěná hnízda %
Experimentální	Modrá	50	8.0
	Kropenatá	62	14.5
	Konspecifická	28	7.1
Kontrolní		85	10.6

Tab. 2. Přehled opuštěných snůšek u kosa. U hnízd s experimentem jsou uvedeny frekvence opouštění pro jednotlivé typy vajec.

Z toho vyplývá, že pravděpodobnost opouštění snůšky není ovlivněna tím, zda je do hnízda vloženo vejce či nikoliv a může tedy nastat se stejnou pravděpodobností u hnízd s experimentem jako u hnízd bez experimentu. Proto jsem pro další analýzy s experimenty s vejci vyloučil opouštění jako reakci k modelu vejce. Jediným způsobem odmítnutí vejce u kosa je tedy vyhození.

Sympatrie vs. alopatrie

Odmítání všech tří typů vajec se mezi sympatrickou a alopatrickou populací nelišilo. Modrých vajec bylo odmítnuto o trochu více u alopatrické populace, výsledky se však

signifikantně nelišily. Kropenatých vajec bylo také odmítnuto o trochu více u alopatrické populace, i v tomto případě se výsledky významně nelišily. Odmítání konspecifických vajec se také nelišilo (tab. 3).

Typ vejce	frekvence odmítání % (n)				
	Alopatrická populace	Sympatrická populace	χ^2	p	Celkem
Modrý model	58.1 (31)	53.3 (15)	0.09	0.76	56.5 (46)
Kropenatý model	50.0 (38)	33.3 (15)	1.20	0.27	45.3 (53)
Konspecifický typ	20.0 (20)	16.7 (6)	0.03	0.86	19.2 (26)

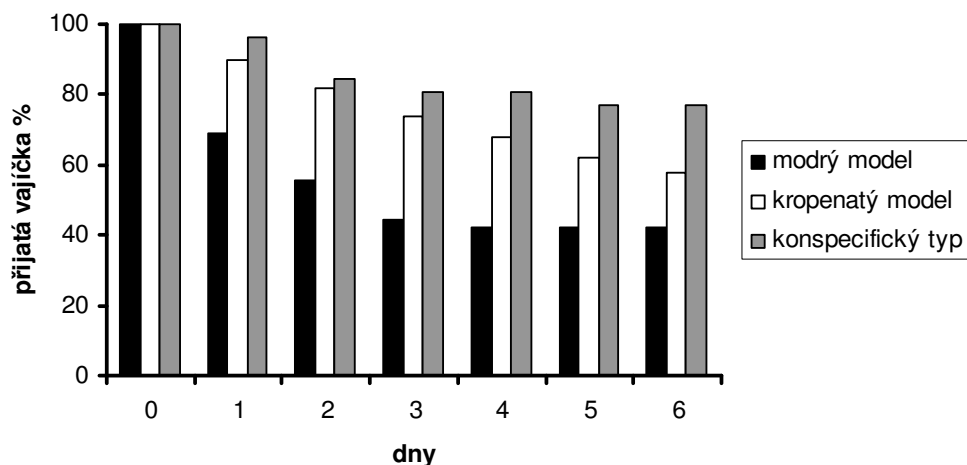
Tab. 3. Přehled vyhozených experimentálně vložených vajec u kosa.

Na základě těchto výsledků jsem pro další výpočty sloučil data z alopatrické i sympatrické populací pro každý typ vejce dohromady.

Odmítání vajec

Nejčastěji byla podle očekávání odmítána modrá vejce, která jsou vejcím kosa relativně nejméně podobná, 56.5% bylo odmítnuto (n=46). Kropenatá vejce, která jsou těm kosím relativně podobnější, byla odmítána méně, 45.3% bylo odmítnuto (n=53). Nejvíce přijímána byla konspecifická vejce, která jsou velmi podobná vlastním vejcím kosa, 19.2% bylo odmítnuto (n=26) (tab. 2).

Ve frekvenci odmítání modrých a kropenatých vajec nebyl významný rozdíl ($\chi^2=1.24$, d.f.=1, p=0.26). Modrá však byla vyhazována rychleji než kropenatá (ANOVA, $F_{1,47}=9.40$, p=0.004). Konspecifická vejce byla přijímána výrazně více než modrá vejce ($\chi^2=9.42$, d.f.=1, p=0.002) a více než kropenatá vejce ($\chi^2=5.1$, p=0.02). Modrá vejce byla rozpoznána a vyhozena rychleji, tj. za menší počet dní než konspecifická, rozdíl však nebyl významný (ANOVA, $F_{1,30}=3$, p=0.096). Pozoroval jsem případ, kdy samice po přeletu k hnízdu během pěti sekund rozpoznala a odnesla v zobáku právě vložené modré vejce. Kropenatá vejce byla vyhazována s podobným zpožděním jako konspecifická (ANOVA, $F_{1,27}=0.24$, p=0.60) (obr. 3, 4).



Obr. 3. Histogram zobrazující přijatá vejce v šestidenním testovacím období u kosa.

Ani u jednoho druhu rychlost reakce na vejce neovlivňovala doba, kdy byl pokus prováděn (ANOVA, $p > 0.1$ ve všech případech). Oba druhy tedy vyhazovaly modely vajec za podobný počet dní, ať už bylo vejce vloženo ve fázi kladení nebo inkubace (viz také Davies & Brooke 1989a).

Vyhození experimentálně vloženého vejce spolu s vlastním (*'rejection cost'*) bylo pozorováno v pěti případech ($n=140$), tj. 3.6%, u všech tří typů vajec. V jednom případě došlo k vyhození vlastního vejce, zatímco konspicifické vejce v hnízdě zůstalo (*'rejection error'*).

Drozd

Opuštění snůšky

Na hnízdech drozda zpěvného bylo provedeno celkem 82 pokusů s vejci a pozorováno 32 kontrolních hnízd, které nebyly predovány v průběhu sledovacího období. U hnízd s experimentem bylo opuštěno 6 hnízd z 82, tj. 7.3% a u kontrolních byla opuštěna 2 hnízda z 32, tj. 6.3% ($\chi^2=0.04$, d.f.=1, $p=0.85$) (tab. 4). Hnízda s experimentem s různými typy vajec byla sloučena, protože frekvence opouštění se nelišila ani mezi hnízdy s jednotlivými vloženými typy vajec ($\chi^2=0.30$, d.f.=2, $p=0.86$).

Typ hnízda	Typ vejce	n	Opuštěná hnízda %
Experimentální	Modrá	34	8.8
	Kropenatá	36	5.6
	Konspecifická	12	8.3
Kontrolní		32	6.3

Tab. 4. Přehled opuštěných snůšek u drozda

Z toho vyplývá, že pravděpodobnost opuštění není ovlivněno tím, zda je do hnízda vloženo vejce či nikoliv. Proto jsem pro další statistické výpočty s experimenty s vejci vyloučil opuštění jako reakci k modelu vejce. Jediným způsobem odmítnutí vejce u drozda je tedy stejně jako u kosa vyhození.

Sympatrie vs. alopatrie

Modrá vejce byla odmítána stejnou frekvencí v alopatrické i sympatrické populaci. Kropenatých vajec bylo odmítáno o trochu více u alopatrické populace. Konspecifická vejce byla odmítána podobně u alopatrické i sympatrické populace (tab. 5).

Typ vejce	frekvence odmítání % (n)				
	Alopatrická populace	Sympatrická populace	χ^2	p	Celkem
Modrý model	35.7 (14)	35.3 (17)	0.001	0.98	35.5 (31)
Kropenatý model	83.3 (12)	63.6 (22)	1.45	0.23	70.6 (34)
Konspecifický typ	40.0 (5)	33.3 (6)	0.05	0.82	36.4 (11)

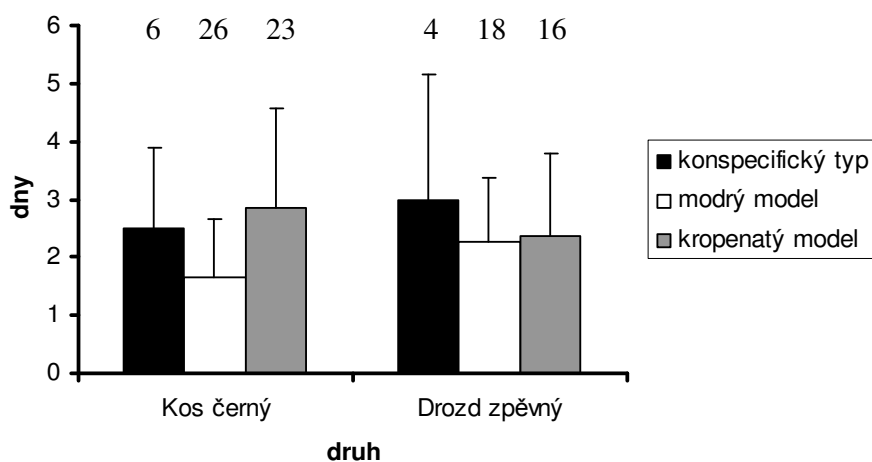
Tab. 5. Přehled vyhozených experimentálně vložených vajec u drozda

Stejně jako u kosů jsem sloučil data alopatrické a sympatrické populace pro další výpočty.

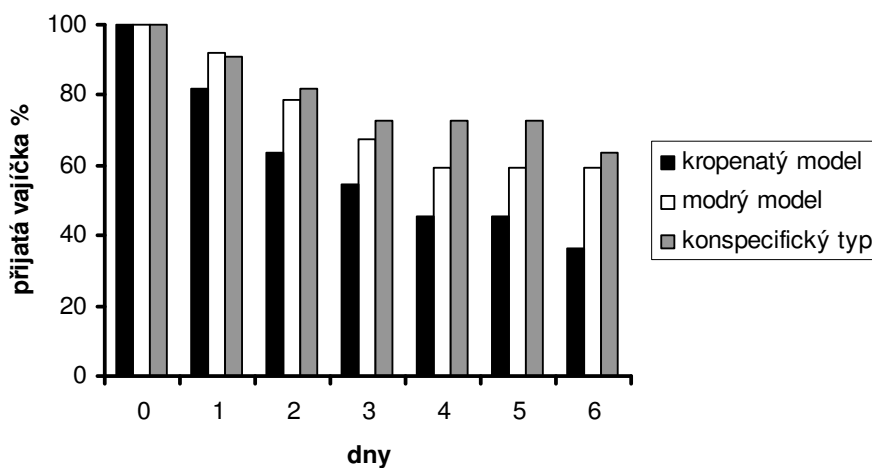
Odmítání vajec

Modrých vajec, která jsou podobná drozdím vejcím, bylo odmítnuto 35.5% (n=31). Více bylo odmítnuto kropenatých vajec, 70.6% (n=34). Konspecifických vajec bylo

odmítnuto 36.4% (n=11), tedy podobně jako modrých. Kropenatých vajec bylo odmítáno výrazně více než modrých ($\chi^2=8$, d.f.=1, p=0.004). Modrá vejce byla odmítána téměř stejně jako vejce konespecifická ($\chi^2=0.003$, d.f.=1, p=0.96), zatímco kropenatá byla odmítána častěji ($\chi^2=4.14$, d.f.=1, p=0.04). Nebyly pozorovány žádné případy 'rejection costs' nebo 'rejection errors'. Nebyly zjištěny statisticky významné rozdíly v počtech dní, za které došlo k vyhození jednotlivých typů vajec (ANOVA, p>0.4 ve všech případech). S nejmenším zpožděním byla odmítány podle očekávání nejméně podobná kropenatá vejce. S největším zpožděním byla vyhazována konespecifická vejce (obr. 4, 5).



Obr. 4. Průměrná doba (±S.D.) odmítnutí vložených vajec u kosa a drozda ve dnech (čísla nad sloupci udávají velikost vzorku).



Obr. 5. Histogram zobrazující přijatá vejce v šestidenním testovacím období u drozda.

Kos vs. drozd

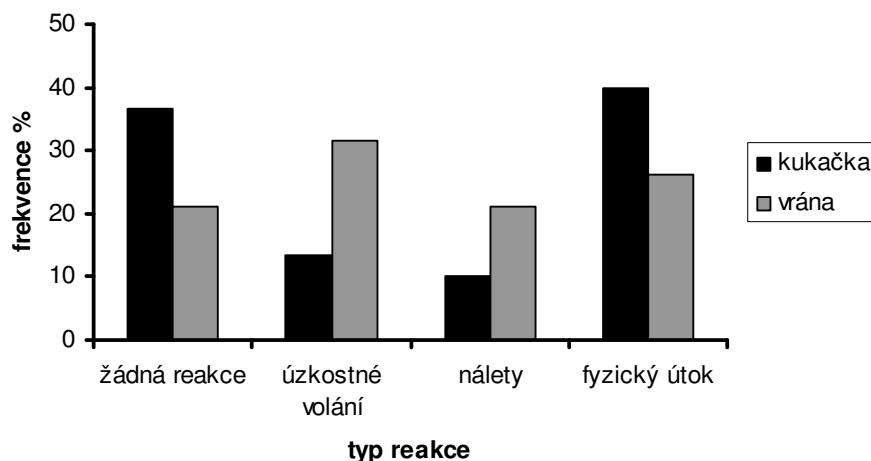
Oba druhy se mezi sebou nelišily ve frekvenci odmítání konspicifických vajec ($\chi^2=1.23$, d.f.=1, $p=0.27$). Nelišili se ani v počtu dní, za které tato vejce odmítli (Kruskal-Wallisova ANOVA, $\chi^2=0.11$, d.f.=1, $p=0.7$). Kosi podle očekávání více odmítali modrá vejce ($\chi^2=3.28$, d.f.=1, $p=0.07$). Drozdi v porovnání s kosi výrazně více odmítali kropenatá vejce ($\chi^2=5.36$, d.f.=1, $p=0.02$).

3.2. Výsledky pokusů s vycpanými atrapami

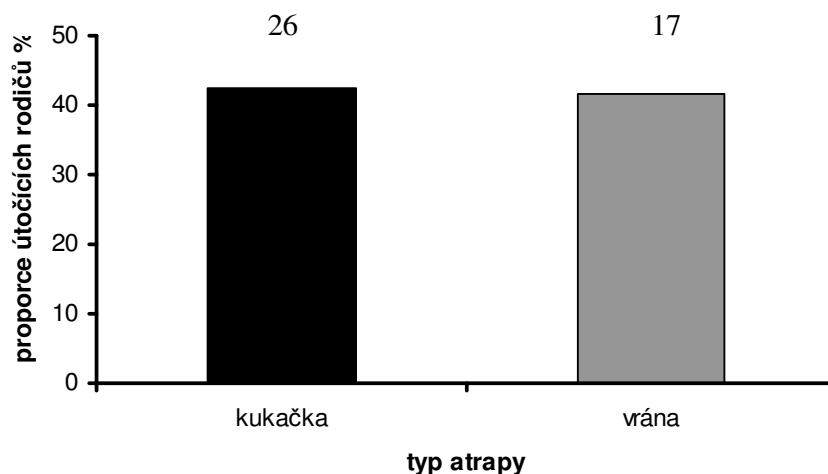
Kos

Celkem bylo provedeno 30 pokusů s atrapou kukačky a 19 pokusů s atrapou vrány. Celková intenzita agrese kosa proti atrapě kukačky i vrány mezi alopatrickými a sympatrickými populacemi byla podobná, ($\chi^2=0.16$, d.f.=1, $p=0.70$) resp. ($\chi^2=0.006$, d.f.=1, $p=0.94$). Proto jsem pro další výpočty sloučil obě populace dohromady.

Stejně tak jsem nezaznamenal rozdíl v intenzitě agresivity proti kukačce a vráně ($\chi^2=0.03$, d.f.=1, $p=0.86$). Na atrapu kukačky zaútočilo 42.3 % kosů a proti atrapě vrány 41.7 % (obr. 7). Ve frekvenci útoků na jednotlivé atrapy nebyl téměř rozdíl ($\chi^2=0.001$, d.f.=1, $p=0.98$). Také doba, kdy se při pokusu s atrapou objevil první rodič, byla podobná (ANOVA, $F_{1,41}=0.03$, $p=0.85$). Průměrná doba návratu k atrapě kukačky byla 3.76 ± 6.08 a k atrapě vrány 3.44 ± 4.64 (obr.10). Stejně tak dobu návratu neovlivňovalo období hnízdění, ve kterém byl pokus proveden (ANOVA, $F_{4,41}=0.72$, $p=0.58$). Intenzita agrese proti kukačce ve fázi kladení byla stejná jako ve fázi inkubace. Celková obrana hnízda (odvozené ze čtyřbodové stupnice pro agresivitu proti atrapám uvedené v metodách) byla v průměru 2.53 ± 1.36 proti atrapě kukačky a 2.53 ± 1.12 proti atrapě vrány (obr.9). Frekvence reakcí proti oběma atrapám se mezi sebou lišily. Proti kukačce se vyskytovaly zejména dva krajní typy reakcí, zatímco proti vráně byly reakce rozloženy rovnoměrněji (obr. 6).



Obr. 6. Frekvence reakcí kosa proti atrapám kukačky a vrány.



Obr. 7. Frekvence útoků kosů proti atrapám (čísla nad sloupci udávají velikost vzorku).

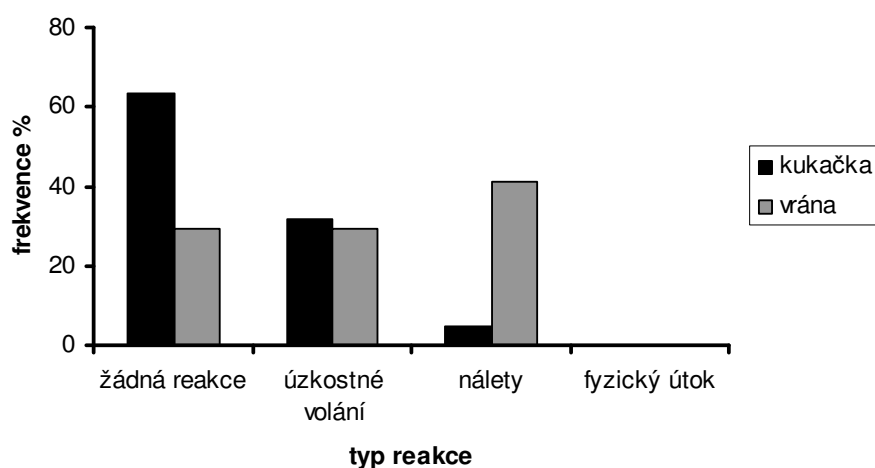
Výsledky také naznačují, že vyšší agresivita u kosa nezvyšuje pravděpodobnost odmítnutí vloženého vejce ($\chi^2=3.30$, d.f.=3, $p=0.35$). Stejně tak vyšší agresivita kosa nezvyšuje pravděpodobnost vyhození modrého vejce ($\chi^2=0.70$, d.f.=1, $p=0.40$).

Drozd

Celkem bylo provedeno 22 experimentů s atrapou kukačky a 17 experimentů s atrapou vrány. Celková intenzita agrese drozda proti atrapě kukačky i vrány se mezi alopatickými a

sympatrickými populacemi nelišila (Fisher`s Exact Test, d.f.=1, p=0.34). Proto jsem pro další výpočty sloučil obě populace dohromady.

Drozdi reagovali proti vráně výrazně agresivněji než proti kukačce ($\chi^2=9.29$, d.f.=1, p=0.002). Oproti kosům jsem však nezaznamenal žádný případ přímého útoku proti atrapám. Průměrná doba návratu rodiče k atrapě kukačky byla 7.60 ± 7.32 a k atrapě vrány 3.21 ± 2.75 (obr.10). Tento rozdíl je statisticky významný (ANOVA, $F_{1,27}=4.40$, p=0.04). Celková obrana hnízda (odvozené ze čtyřbodové stupnice pro agresivitu proti atrapám uvedené v metodách) byla proti atrapě v průměru 1.41 ± 0.59 a proti atrapě vrány 2.12 ± 0.86 (obr.9). Intenzity reakcí proti atrapě kukačky a vrány se lišily ($\chi^2=8.60$, d.f.=2, p=0.01). Podobně i rozložení frekvencí jednotlivých typů reakcí bylo jiné ke kukačce než k vráně (obr. 8).

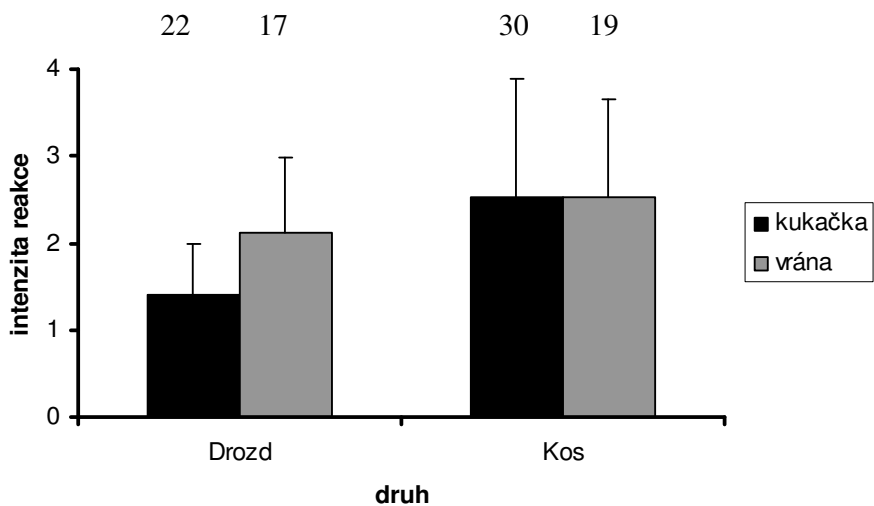


Obr. 8. Frekvence reakcí drozda proti atrapám kukačky a vrány.

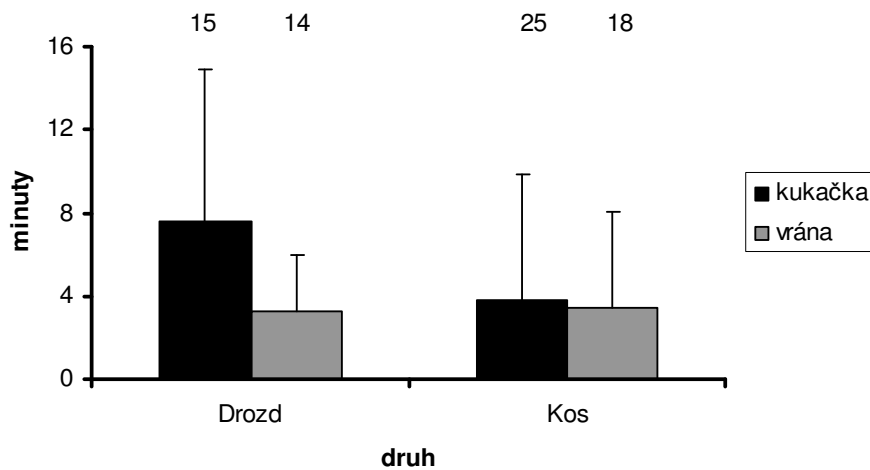
Kos vs. drozd

Kosi byli proti atrapě kukačky agresivnější než drozdi ($\chi^2=3.70$, d.f.=1, p=0.05), zatímco proti vráně nebyl v intenzitě agresivity významný rozdíl ($\chi^2=0.30$, d.f.=1, p=0.56) (obr. 9).

Doba návratu rodiče při pokusu s atrapou kukačky byla u kosa kratší (ANOVA, $F_{1,38}=3.20$, p=0.08), zatímco u pokusu s atrapou vrány se u obou druhů téměř nelišila (ANOVA, $F_{1,30}=0.03$, p=0.87) (obr. 10).



Obr. 9. Celková intenzita obrany hnízda proti atrapám (průměry±S.D.; čísla nad sloupci udávají velikost vzorku).



Obr. 10. Doba za kterou se rodič objevil při pokusu s atrapou (průměry±S.D.; čísla nad sloupci udávají velikost vzorku).

4. DISKUSE

Oba druhy se mezi sebou lišily v celkové strategii svého chování. Rodiče kosa se chovají agresivně proti atrapám vystaveným u jejich hnízda. Velmi dobře rozlišují modrá vejce. O něco hůře pak rozlišují kropenatá a konspecifická vejce. Agresivita rodičů drozda proti atrapám byla poměrně nízká, zejména proti atrapě kukačky. Naopak dobře rozlišovali a vyhazovali modely vajec a také konspecifická vejce.

4.1. Opouštění hnízd

Práce zabývající se vyhazováním vajec u drozdovitých zahrnovaly do svých statistik opouštění hnízd jako reakci na parazitaci (Davies & Brooke 1989a; Grim & Honza 2001; Moskát et al. 2003). Zjistil jsem, že opouštění není reakcí na parazitaci (viz také Procházka & Honza 2004). Frekvence opouštění u hnízd experimentálních a kontrolních se téměř nelišila. Proto je nutné opět zvážit, zda opouštění u kosa a drozda může být jednou z metod odmítnutí cizího vejce v hníždě.

Jedním z důvodů, proč frekvence opouštění není po parazitaci vyšší, může být velikost zobáku a jeho uchopovací index (tzv. *grasp index* = délka x šířka zobáku). Moksnes et al. (1991) uvádí, že potencionální hostitelé, kteří mají uchopovací index větší než 200 mm² (kos má 411.4 mm² a drozd 321.3 mm²), patří mezi "*selective ejectors*", jež jsou schopni snadno uchopit a vynést vejce z vlastního hnízda, navíc bez poškození ostatních vajec v hníždě. Vyšší frekvence opouštění je běžně pozorována u druhů, jejichž uchopovací index je nižší než 200 mm². Pravděpodobnost opuštění zvyšuje např. možnost poškození ostatních vajec při vytlačování (protože nejsou schopni uchopit kukaččí vejce do zobáku) nebo při pokusech o proděravění (tzv. *puncture behaviour*) parazitického vejce (Spaw & Rohwer 1987; Rohwer & Spaw 1988; Rohwer et al. 1989; Martín-Vivaldi et al. 2002; Stokke et al. 2002b). Podobná frekvence opouštění by mohla být také způsobena pravidelným rušením hnízda (např. Young 1963), což může být mimo vložení cizího vejce, predace, nepříznivého počasí ad., další faktor způsobující opouštění (Davies & Brooke 1989a). Avšak kontrolní hnízda byla rušena pouze jedenkrát za tři až pět dní, zatímco experimentální byla rušena každý den. I přesto, že v experimentálních hnízdech bylo cizí vejce a navíc byly rušeny každý den, byla frekvence opouštění podobná jako u kontrolních, méně rušených hnízd. Tudíž ani frekvence rušení neměla vliv na frekvenci opouštění.

4.2. Odmítání vajec

Oba druhy vykazovaly střední frekvenci odmítání. U kosa platilo schéma klesající frekvence vyhazování vajec (nemimetické modré kukaččí vejce>mimetické kropenaté kukaččí vejce>konspicifické vejce), které bývá při podobných experimentech často pozorováno. Drozdi však modré mimetické kukaččí vejce vyhazovali navzdory očekávání méně často (35.5%) než vložené konspicifické (36.4%). Zdá se tedy, že u drozda hraje při rozpoznávání parazitického vejce zásadní roli barva, zatímco vzory a menší velikost nejsou rozhodující. Naopak větší vejce křepelky čínské (*Coturnix chinensis*, 33 x 23 mm oproti vejcům drozda 27 x 20 mm) nabarvená stejnou modrou barvou byla již odmítána výrazně častěji (58.3%) (Grim & Honza 2001). Zůstává tedy otázkou, proč drozd lépe rozeznává větší než menší vejce. Marchetti (2000) zjistila, že u budníčka středoasijského (*Phylloscopus humei*) je právě velikost vajec rozhodujícím faktorem při rozpoznávání parazitického vejce. Frekvence vyhazování modrých vajec u kosa se v mých výsledcích lišila o 5–15 % ve srovnání s jinými výzkumy (Davies & Brooke 1989a; Grim & Honza 2001; Moskát et al. 2003). Frekvence vyhazování kropenatých vajec byla podobná (tab. 6, 7). Davies & Brooke (1989a) a Moskát et al. (2003) zjistili mj. významný rozdíl také mezi frekvencí odmítání modrých a kropenatých vajec, zatímco v mých výsledcích významný rozdíl není. Zatímco Moskát et al. (2003) nenalezli u kosa ani jeden případ vyhození konspicifického parazitického vejce (n=17), v mém případě činila frekvence odmítání 19.2% (n=26).

Typ lokality	Frekvence odmítání % (n)			
	modrý model	kropenatý model	konspicifické vejce	
Různé lokality	59.1 (22)	–	–	Davies & Brooke 1989a
Les	66.7 (6)	–	–	Grim & Honza 2001
Město	53.5 (43)	44.4 (36)	5.9 (17)	Moskát et al. 2003
Les	88.5 (26)	28.6 (14)	–	
Město	58.1(31)	50.0 (38)	20 (20)	tato studie
Les	53.3 (15)	33.3 (15)	16.7 (6)	

Tab. 6. Přehled zjištěných frekvencí odmítání u kosa černého v předešlých studiích.

Typ lokality	Frekvence odmítání % (n)			
	modrý model	kropenatý model	konspecifické vejce	
Různé lokality	27.3 (11)	63.2 (19)	–	Davies & Brooke 1989a
Les	58.3 (12)	–	–	Grim & Honza 2001
Město	35.7 (14)	83.3 (12)	40.0 (5)	
Les	35.3 (17)	63.6 (22)	33.3 (6)	tato studie

Tab. 7. Přehled zjištěných frekvencí odmítání u drozda zpěvného v předešlých studiích.

Ve všech pracích je prokázáno, že kosi a drozdi jsou schopni rozpoznat a vyhodit modrá a kropenatá vejce. Přestože se moje výsledky se od ostatních většinou trochu liší, nejsou tyto rozdíly statisticky významné.

4.3. Hypotéza mezidruhového parazitismu

1) Kosi a drozdi nejsou schopni rozlišovat a vyhazovat konspecifická vejce.

Oba druhy vyhazovaly konspecifická vejce. Frekvence vyhazování byla u drozdů 36.4% a u kosů 19.2%. Je nepravděpodobné, že interakce s kukačkou (navíc její parazitická vejce měla podle muzejních sbírek velmi špatné mimikry) by vedla k vývinu rozlišovacích schopností dostatečných pro rozlišení konspecifických parazitických vajec. Rozlišovací práh by měl být dostatečný pro rozlišení modelů vajec, ale příliš nízký pro rozlišení konspecifických vajec. Tato predikce je tudíž zamítnuta.

2) Kosi a drozdi rozlišují a vyhazují méně podobná nemimetická i podobnější mimetická.

Moje výsledky souhlasí s touto predikcí. U současných parazitovaných hostitelů pozorujeme obvykle střední frekvenci odmítání 40–80% (Davies & Brooke 1988, 1989a; Moksnes et al. 1990, 1991). Tuto frekvenci jsem také pozoroval u drozda a kosa. Kosi rozlišovali a vyhazovali jak modrá (nemimetická), tak kropenatá (mimetická) vejce. Modrých bylo vyhazováno více než kropenatých vajec (56.5% proti 45.3% odmítnutých), která jsou kosím podobnější.

Drozdi také rozlišovali modrá (mimetická) i kropenatá (nemimetická) vejce, 35.5% resp. 70.6%.

Výsledky ukazují, že u obou druhů je poměrně dobře vyvinutá schopnost rozlišovat parazitická vejce. Jednou z možností vzniku a udržení těchto rozlišovacích schopností je

dávná interakce s kukačkou. Např. Stokke et al. (2004) zjistili, že pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) byla ještě před sto lety více či méně parazitována kukačkou a dodnes si udržela schopnost odmítat nemimetická nebo mírně podobná vejce (51.2% nemimetických vajec odmítnuto), podobně jako kosi a drozdi. Tato schopnost jim zůstala pravděpodobně díky nízkým nákladům na její udržení v genotypu. Stokke et al. (2002b) totiž zjistili, že 'recognition errors' jsou u nich velmi vzácné (podobně jako u kosa a především drozda). Přesto schopnosti rozpoznávat a vyhazovat cizí vejce mohou být také důsledkem adaptace na vnitrodruhový parazitismus. Pouze tyto schopnosti tudíž nedokáží odpovědět na otázku, která z hypotéz lépe vysvětluje adaptace proti parazitismu. Dobře však dokládají, že existuje popř. existovala selekce způsobená parazitismem na diskriminační schopnosti kosa a drozda.

3) Sympatrická populace vyhazuje modely vajec s vyšší frekvencí než populace alopatická.

Frekvence vyhazování modelů vajec mezi sympatrickou a alopatickou populací se ani u jednoho ze zkoumaných druhů nelišila. Předpokládal jsem, že populace, jejíž areál se překrývá s areálem kukačky, bude schopna lépe rozlišovat modely vajec. Přítomnost kukačky totiž může zvýšit frekvenci odmítání vajec u druhů, které s ní byly nebo jsou v koevolučním závodu ve zbrojení (Davies 2000). Tato predikce je tudíž zamítnuta.

4) Chovají se agresivně k atrapě kukačky.

Výsledky naznačují, že kosi vnímají atrapu kukačky podobně jako hrozbu ze strany predátora a na oba fyzicky zaútočilo okolo 40% kosů. Je však zajímavé, že velké procento kosů (36%) na atrapu kukačky nereaguje, zatímco druhá část (40%) na ni fyzicky útočí. Dokonce v několika případech si samice klidně sedla zpět do hnízda (n=2), i když přímo u ní byla připevněna atrapa kukačky. Značně odlišné frekvence ve sledovaných reakcích však ukazují, že část kosů nevnímá kukačku jako hrozbu.

Drozdi se chovali méně agresivně než kosi. Výrazně agresivněji se chovali k atrapě vrány než ke kukačce. Navíc jsem nepozoroval ani jeden případ fyzického útoku proti žádné atrapě, což je zcela odlišné chování než u kosů. Výsledky tedy naznačují, že drozd nevnímá kukačku jako hrozbu, téměř 64% na ni vůbec nereagovalo a pouze necelých 5% se pokusilo o nálet bez fyzického kontaktu. Reakce drozda k atrapě kukačky byly mírné nebo žádné a mezidruhový parazitismus u něj nejspíše není hybnou silou pro agresivní chování při obraně hnízda. Toto zjištění oslabuje platnost HMP u drozda.

5) Chovají se agresivně k atrapě vrány.

Tato predikce není zamítnuta. Kosi se k atrapě vrány chovali agresivně a 29% na atrapu fyzicky zaútočilo. U drozdů byla sice v průměru obrana hnízda proti atrapě vrány podobná

jako u kosů, avšak drozdi na atrapu fyzicky neútočili. Proto celková obrana hnízda u drozdů proti atrapě vrány byla nižší než u kosů.

6) Kosi a drozdi reagují na atrapu kukačky agresivněji nebo s podobnou intenzitou jako na atrapu vrány.

Reakce na atrapy kukačky a vrány se u drozdů lišily, zatímco u kosů byly podobné. Drozdi se chovali agresivněji proti atrapě vrány, avšak fyzicky neútočili ani na jeden typ atrapy. Tato predikce je tudíž u drozda zamítnuta. Naopak agresivita proti atrapám se u kosa nelišila.

Je zajímavé, jak se mezi sebou reakce kosů a drozdů liší. Cramp (1988) charakterizuje oba druhy jako velmi agresivní, což se potvrdilo pouze u kosa. Podobný rozdíl v intenzitě agrese mezi kosem a drozdem proti atrapě kukačky a kontrolní atrapě holuba skalního (*Columba livia f. domestica*) byl již zaznamenán dříve (Grim & Honza 2001). Duckworth (1991) zjistil, že rákosník obecný byl schopen rozlišit kukačku od jí podobného a běžného predátora krahujce obecného (srovnej Honza et al. 2004a). Výsledky naznačují, že kos se chová podobně agresivně k vráně, kukačce i holubovi. Jeho chování při obraně hnízda je pravděpodobně řízeno obecným vzorcem a nerozlišuje specifickou hrozbu. Je tedy nemožné rozhodnout pouze na základě tohoto výsledku, zda je příčinou selekce agresivního chování predační tlak, vnitrodruhová konkurence a parazitismus, mezidruhový parazitismus nebo jejich kombinace. Všechny totiž mohou vést k agresivnější obraně hnízda. Navíc reakce drozda ke kukačce byly mírné nebo žádné a mezidruhový parazitismus u něj nejspíše není hybnou silou pro agresivní chování při obraně hnízda.

7) Sympatrická i alopatická populace se chovají k atrapě vrány agresivně. Nezjistil jsem rozdíly v agresivním chování mezi sympatrickými a alopatickými populacemi u obou druhů. Sympatrické i alopatické populace obou zkoumaných druhů se chovají k atrapě vrány agresivně. Obě populace na ni také fyzicky útočí. Reakce drozdů byly také u obou populací podobné. Ani v jedné populaci na atrapu vrány fyzicky nezaútočili. Predikce není zamítnuta.

8) Sympatrická populace se chová k atrapě kukačky agresivněji než populace alopatická.

Agresivita kosů ani drozdů k atrapě kukačky se mezi sympatrickými a alopatickými populacemi nelišila. To je v rozporu s výsledky, které byly zaznamenány dříve (Røskaft et al. 2002b). Mé výsledky tak naznačují, že v blízké minulosti nepůsobil a ani v současnosti nepůsobil ze strany kukačky selekční tlak na intenzivnější obranu hnízda u kosů či drozdů.

Další predikce vyplývající z hypotézy mezidruhového parazitismu

9) Agresivita proti atrapě kukačky je vyšší v období kladení než v období inkubace a po vylíhnutí mláďat.

Predikce, že kosi budou více bránit vlastní hnízdo v období kladení byla zamítnuta. Fáze kladení je období, kdy kukačka klade svá vejce hostiteli. Kosí rodiče však nevnímali větší hrozbu ze strany kukačky ve fázi kladení. Doba jejich návratu k hnízdu se nelišila mezi fázemi kladení a inkubace. Navíc intenzita obrany hnízda byla stejná ve fázi kladení jako ve fázi inkubace.

10) Rodiče reagují při prezentaci atrapy kukačky u hnízda včasným návratem a reakcí na atrapu.

Rodiče kosů se při pokusu s atrapami vraceli s podobným zpožděním při prezentaci vrány (3.44 ± 4.64 minuty) a kukačky (3.76 ± 6.08 minut). Rodiče drozdů se vraceli výrazně později k hnízdu při prezentaci atrapy kukačky (7.60 ± 7.32 minut), zatímco k atrapě vrány se vraceli s podobným zpožděním jako kosi (3.21 ± 2.75 minuty). To ukazuje na vnímání kukačky jako malé hrozby. Navíc kukačka naklade své vejce do hostitelského hnízda průměrně za 41 s (Honza et al. 2002), což je dostatečně krátká doba, aby zůstala nepovšimnuta. Kos a zejména drozd se v průměru vraceli k hnízdu s příliš velkým zpožděním než aby byli schopni zaregistrovat kukačku u hnízda nebo jí dokonce zabránili v kladení. Tato predikce je zamítnuta.

11) Nevyskytují se u nich (popř. jen velmi zřídka) rozpoznávací chyby.

V mých experimentech jsem pozoroval u kosa pouze pět případů, kdy došlo k vyhození experimentálně vloženého vejce spolu s vlastním (*rejection cost*) a jednoho případu vyhození vlastního vejce ($n=140$), zatímco konspicivní vejce zůstalo (*rejection error*). Moskát et al. (2003) nenalezl u kosa žádný takový případ. U drozda jsem také nepozoroval ani jeden takový případ. Chyby při rozhodování jsou tedy poměrně vzácnou událostí. To naznačuje, že udržení si schopností rozlišit a vyhodit cizí vejce, není nákladné pro rodiče.

Proto kdybychom připustili, že kukačka kdysi parazitovala kosa a ten tento závod ve zbrojení vyhrál, nebylo by pro něj náročné resp. nákladné udržet si schopnost rozpoznat a vyhodit parazitická vejce (obr.1). Několik výzkumů již ukázalo, že nízké náklady na udržení schopností rozlišit a odmítnout parazitická vejce se mohou udržet po dlouhou dobu i při absenci parazitismu a jsou tedy do jisté míry geneticky podmíněné (Cruz et al. 1985; Post et al. 1990; Bolen et al. 2000; Rothstein 2001). Tyto schopnosti mají pravděpodobně také u kosa a drozda dostatečně nízkou fenotypovou plasticitu, díky níž jsou stálejší a udrží se po mnoho

generací (Stokke et al. 2004). Nicméně se jedná pouze o předpoklad, který umožňuje zachování diskriminačních a vyhazovacích schopností, kdyby byla HMP připuštěna jako možnost. Existenci parazitace kukačkou však přímo nepodporuje.

12) Frekvence odmítání vajec pozitivně koreluje s intenzitou agresivity proti atrapě. Tato predikce je zamítnuta. Røskaft et al. (2002b) na základě výsledků uvádějí, že experimenty agresivního chování k atrapě kukačky mohou být provedeny jako náhražka experimentů s nemimetickými vejci. Mé výsledky však toto tvrzení zamítnuly. Tuto metodu tudíž nelze použít u kosa a drozda, neboť u těchto druhů jsem žádný vztah neobjevil. Moksnes et al. (1990) zjistil, že agresivní chování a frekvence odmítání spolu úzce souvisí koevoluční závod ve zbrojení (Davies & Brooke, 1989a) vede k jejich adaptacím na podobné úrovni. Røskaft et al. (2002b) navíc předpokládají, že v minulosti parazitované populace si zachovávají schopnosti odmítat vejce i agresivní chování proti kukačce po delší dobu. Tyto dva typy základních adaptací proti parazitismu u kosa a drozda nekorelovaly pozitivně. Proto je možné předpokládat, že v současnosti nejsou selekční tlaky ze strany mezidruhového, ale ani vnitrodruhového parazitismu na odmítání vajec a agresivní chování. Otázkou však je, zda dobré rozlišovací schopnosti drozda a naopak vyšší agresivita kosa nemohou být jednoduše pouze odlišné strategie, jak se proti parazitismu adaptovat.

Většina predikcí byla zamítnuta. Je však nutné podotknout, že těmito experimenty byli testováni pouze někteří činitelé, kteří vstupují do interakce kukačka–hostitel. Při těchto experimentech se uplatňují zejména kognitivní schopnosti testovaných ptáků. Na druhou stranu se právě pomocí takových experimentů již podařilo ukázat, že pěnice hnědokřídlá (*Sylvia communis*) (Procházka & Honza 2003), pěnice černohlavá (Honza et al. 2004b), ůuhýk obecný (*Lanius collurio*) (Lovász & Moskát 2004), pěnkava obecná (Stokke et al. 2004) a strnad obecný (*Emberiza citrinella*) (Procházka & Honza 2004) byli v minulosti parazitováni kukačkou a tento souboj vyhráli. K lepšímu osvětlení, zda kos resp. drozd byli někdy v minulosti pravidelně využíváni hostitelé kukačky, je nutné zvážit také množství dalších činitelů (například velikost a tvar hnízda, typ a množství potravy, schopnost kukaččího mláděte soupeřit s mládřaty hostitele).

Ke schopnostem rozlišit kukaččí vejce může například přispívat také jeho zřetelně menší velikost ve srovnání s vejci drozda a kosa (avšak u drozda tato vlastnost vejce nejspíše není důležitá, viz výše). Tím je pro ně lépe rozeznatelné. Také 'čištění hnízda' (tzv. *nest-cleaning behaviour*) může přispívat k lepší schopnosti rozpoznat kukaččí vejce (Moskát et al. 2003a, b). To díky své menší velikosti často sklouzne do středu hnízda a může být přikryto

většími vejci kosa resp. drozda. S takto umístěným vejcem je pak těžší manipulace, jako např. běžně prováděné rotace. Samička tak může takové parazitické vejce vnímat jako cizí objekt ve tvaru vejce a vyhodit ho (Moskát et al. 2003a).

4.4. Hypotéza vnitrodruhového parazitismu

Přestože se mi nepodařilo přímo prokázat vnitrodruhový parazitismus, byl již zdokumentován jak u drozda (Grim & Honza 2001), tak u kosa (Moskát et al. 2003). Tudíž je velmi pravděpodobné, že v současných populacích se tyto druhy setkávají s vnitrodruhovým parazitismem častěji než s parazitací kukačkou. K odhalení skutečné frekvence vnitrodruhového parazitismu bude však nutné použít molekulárních technik. Přesto je možné předpokládat, že dobré rozpoznávací schopnosti cizích konspecifických vajec mohou být indikátorem vyvinutých obranných mechanismů spíše proti vnitrodruhovému než mezidruhovému parazitismu. To bylo ukázáno u blízce příbuzného k mnou zkoumaným druhům, drozda cvrčaly (*Turdus iliacus*) (Grendstad et al. 1999), ale i u jiných druhů (např. Aviles 2004). Naproti tomu, i když u některých druhů je známo, že u nich existuje vnitrodruhový parazitismus, nebyly schopny rozlišovat experimentálně vložená konspecifická vejce (Brown 1984; Emlen & Wrege 1986; Møller 1987; Stouffer et al. 1987).

Provedl jsem tedy experimenty sledující některé kognitivní schopnosti u kosů a drozdů ke zjištění, zda vnitrodruhový parazitismus je u zmíněných druhů hybnou silou pro evoluci schopností rozlišovat cizí vejce ve vlastním hnízdě. Některé predikce již byly podrobněji probrány u diskuse k predikcím HMP.

1) Kosi a drozdi rozlišují a vyhazují konspecifická vejce.

Oba druhy byli schopni rozlišit a vyhodit konspecifická vejce. Drozdi vyhodili 36.4% a kosi 19.2%. Zdá se, že relativně vysoká frekvence odmítání konspecifických vajec by mohla být adaptací k vnitrodruhovému parazitismu. Avšak u předchozích výzkumů na jiných druzích, u kterých nebyl vnitrodruhový parazitismus prokázán (Yom-Tov 2001), byla zjištěna podobná nebo i výrazně vyšší frekvence odmítání konspecifických vajec než u kosa a drozda. Např. rákosník australský (*Acrocephalus australis*) (Welbergen et al. 2001), pěnice černohlavá (Honza et al. nepubl. data), strnad obecný (Procházka & Honza 2004), strnad rákosní (*Emberiza schoeniclus*) (Moksnes & Røskaft 1992; Moksnes et al. 1990) odmítali 32–38% konspecifických vajec a pěnice hnědokřídla (Procházka & Honza 2003), pěnkava jikavec (*Fringilla montifringilla*) (Braa et al. 1992), pěnkava obecná (Braa et al. 1992) odmítli dokonce 52–54% konspecifických vajec, i když u nich není vnitrodruhový parazitismus

prokázán. U některých z nich je navíc ukázáno, že u nich došlo v minulosti k závodu ve zbrojení s kukačkou. Přesto je možné, že i u těchto druhů se na rozlišovacích schopnostech se podílí vnitrodruhový parazitismus. Jeho existenci nebo absenci může osvětlit teprve výzkum s využitím molekulárních metod.

Jak lze vidět, pouhá relativně dobrá rozlišovací schopnost konspicivních vajec u kosa a především drozda není spolehlivým důkazem, že se tyto schopnosti vyvinuli díky působení vnitrodruhového parazitismu. K lepšímu pochopení, která z hypotéz lépe vysvětluje schopnost rozpoznat a vyhodit parazitické vejce nebo agresivitu při obraně hnízda u drozda a kosa, tedy musíme vzít v úvahu i jiné faktory.

2) Kosi a drozdi rozlišují a vyhazují méně podobná nemimetická i podobnější mimetická vejce.

Oba druhy rozlišovaly a vyhazovaly oba typy modelů vajec. Tato predikce není zamítnuta. Podrobnější diskuse je bodě 2 u predikcí HMP.

3) Alopatriká populace vyhazuje modely vajec s vyšší nebo podobnou frekvencí jako populace sympatrická.

Frekvence vyhazování obou typů modelů vajec byla u obou zkoumaných druhů podobná. Predikce je založena na předpokladu, že populace ve městě mají vyšší hnízdní hustoty (Píkula 1969; Hudec 1983; Møller 1987), a tudíž je zde i vyšší pravděpodobnost vnitrodruhového parazitismu. Popřípadě může být podobná či stejná, a to díky imigraci jedinců téhož druhu do města z okolí, např. z důvodu vysoké predace městské populace (Groom 1993). Jako městskou populaci jsem mohl použít populaci alopatričnou, která zahrnuje městské parky a sídliště. Jako mimoměstské populace jsem použil populace sympatrické, které jsem zkoumal na lokalitách mimo město. Hustěji hnízdní městské populace však odmítaly modely vajec s podobnou frekvencí jako populace hnízdní mimo město. Tato predikce je proto zamítnuta.

4) Chovají se neagresivně k atrapě kukačky.

Kosi se chovali k atrapě kukačky agresivně a fyzicky na ni zaútočilo okolo 40% kosů. Značně odlišné frekvence ve sledovaných reakcích však ukazují, že část kosů nevnímá kukačku jako hrozbu (viz diskuse v bodě 4 u HMP). Naopak drozdi se k atrapě kukačky nechovali agresivně a nepozoroval jsem žádný fyzický útok na atrapu. Tato predikce je tedy u kosa zamítnuta.

5) Chovají se agresivně k atrapě vrány.

Tato predikce není zamítnuta (viz diskuse v bodě 5 u HMP).

6) Kosi a drozdi reagují na atrapu vrány agresivněji než na atrapu kukačky.

Drozdi reagovali proti atrapě vrány agresivněji než proti atrapě kukačky. Kukačka pro ně tudíž nepředstavuje velkou hrozbu, a proto se také nechovají agresivně. Naopak kosi se chovali podobně agresivně proti oběma atrapám. Jak bylo uvedeno dříve, je možné, že chování kosů při obraně hnízda je řízeno obecným vzorcem, a tudíž nerozlišují specifickou hrozbu. Tato predikce je opět zamítnuta pouze u kosa.

7) Sympatrické i alopatické populace se chovají k atrapě vrány agresivně. Predikce není zamítnuta. Sympatrické i alopatické populace obou zkoumaných druhů se chovají k atrapě vrány agresivně (viz diskuse v bodě 7 u HMP).

8) Agresivita k atrapě kukačky je podobná u sympatrické i alopatické populace. Výsledky souhlasí s touto predikcí. Alopatické a sympatrické populace obou zkoumaných druhů reagovaly k atrapě kukačky s podobnou intenzitou.

Další predikce vyplývající z hypotézy vnitrodruhového parazitismu

9) Při prezentaci atrapy kukačky se k vlastnímu hnízdu rodiče vracejí s větším zpožděním než při prezentaci atrapy vrány.

Tato predikce je zamítnuta pouze u kosa. Rodiče kosů se při pokusu s atrapami vraceli s podobným zpožděním při prezentaci vrány (3.44 ± 4.64) a kukačky (3.76 ± 6.08). Rodiče drozdů se vraceli výrazně později k hnízdu při prezentaci atrapy kukačky (7.60 ± 7.32), zatímco k atrapě vrány se vraceli s podobným zpožděním jako kosi (3.21 ± 2.75).

10) Zaznamenám pozorování přirozené vnitrodruhové parazitace. V mém výzkumu jsem neprokázal ani jeden případ vnitrodruhového parazitismu. Přesto jsem pozoroval případy, které naznačovaly jeho přítomnost (např. v jednom kosím hnízdě byla snůška osmi vajec, zatímco běžná snůška je 3–5 vajec). Cramp (1988) také zaznamenal snůšky až s devíti vejci, které podle všeho nakladla více než jedna samice. Tyto nepřímé důkazy pomocí klasických metod však není možné považovat za spolehlivé (Adahl et al. 2004; Grønstøl et al. 2006).

Přehled hlavních testovaných predikcí (tab. 8) neodhaluje jednoznačně, která z hypotéz lépe objasňuje existenci protiadaptací k hnízdnímu parazitismu u kosa a drozda. Predikce týkající se odmítání vajec se přiklání k HVP pro oba studované druhy, avšak u predikcí týkajících se obrany hnízda nejsou výsledky tak zřejmé, a to především u kosa. Orientační procentuální vyjádření podpořených predikcí v tabulce se však více přiklání ve

prospěch platnosti HVP, zejména u drozda. Navíc uvážíme-li doplňující predikce a další faktory, je HVP podpořena již výrazně více.

Predikce	Vnitrodruhový parazitismus		Mezidruhový parazitismus	
	Kos černý	Drozd zpěvný	Kos černý	Drozd zpěvný
Odmítání vajec				
Odmítají konspecifická vejce	+	+	-	-
Odmítají modely vajec	+	+	+	+
Frekvence odmítání sympatrické a alopatrické populace	+	+	-	-
Obrana hnízda				
Jsou agresivní k atrapě kukačky	-	+	+	-
Jsou agresivní k atrapě vrány	+	+	+	+
Agresivita k atrapě kukačky vs. vrány	-	+	+	-
Agresivita k atrapě vrány u sympatrické a alopatrické populace	+	+	+	+
Agresivita k atrapě kukačky u sympatrické a alopatrické populace	+	+	-	-
Podpořené predikce	75 %	100 %	63 %	38 %

Tab. 8. Přehled predikcí a jejich výsledků u kosa a drozda. Znaménko '+' značí nezamítnutou predikci, naopak znaménko '-' hypotézu zamítnutou.

Proti HMP totiž hovoří více dalších okolností. Kosi a drozdi mají větší těla a také relativně kratší inkubační periodu, což je značným omezením při vybírání hostitele kukačkou (Slagsvold 1998). Navíc kukaččí mládě není schopno vyhodit vejce nebo mláďata z hnízda u drozda a jen s částečným úspěchem u kosa (Grim 2006). Součtem těchto faktorů by zisky z parazitace pro kukačku byly příliš nízké. Dále, i když byly v muzejních sbírkách nalezeny vyjíměčné případy parazitovaných hnízd, žádné z kukaččích vajec se nepodobalo vejcím hostitelů (Moksnes & Røskaft 1995). Nic tedy nenapovídá, že by kdy v minulosti existovaly

kukačky specializované na parazitování drozda resp. kosa. Všechny tyto skutečnosti dále oslabují podporu pro HMP.

Nicméně nelze vyloučit, že i občasný neúspěšný pokus kukačky parazitovat kosa nebo drozda, může vyvolávat slabý selekční tlak na protiparazitické chování, jako jsou odmítání vajec nebo agresivnější obrana hnízda. Toto chování se pak díky nízkým nákladům na jeho udržení může zachovávat i po delší dobu. Přesto, jak bylo výše ukázáno, je málo pravděpodobné, že taková koevoluce probíhala, popřípadě byla velice slabá.

Podle terénních pozorování jsou u kosa a drozda prokázány pouze ojedinělé případy vnitrodruhového parazitismu. Tyto metody však nejsou průkazné, molekulární metody by mohly odhalit výrazně vyšší frekvenci vnitrodruhového parazitismu.

Hypotéza vnitrodruhového parazitismu lépe vysvětluje zkoumané antiparazitické strategie kosa a drozda, jako je výrazné agresivní chování kosa u vlastního hnízda a u drozda zase lepší schopnosti rozlišovat a vyhazovat konspecifická vejce.

5. ZÁVĚR

Vnitrodruhový i mezidruhový parazitismus vyvolávají velmi podobné adaptace ze strany hostitele, jako je odmítání vajec, agresivní obrana hnízda proti hnízdnímu parazitu, nižší variabilita vajec uvnitř snůšky.

Při srovnání antiparazitického chování kosa a drozda zjišťujeme, že oba druhy investují do odlišných strategií. Kos se orientuje spíše na agresivní chování proti vetřelcům, zatímco drozd zase lépe rozlišuje a vyhazuje cizí vejce. Při odmítání menších kukaččích vajec je nutné zvážit ještě další možnost, že kosi resp. drozdi mají dobrou schopnost rozeznávat cizí objekty v hnízdě a tato vejce jednoduše vnímají jako cizí předmět. Tuto možnost je však nutné lépe testovat (dle Moskát et al. 2003b).

Výsledky, spolu s uvážením dalších faktorů ukazují, že rozhodující úlohu v evoluci antiparazitického chování hraje vnitrodruhový parazitismus. Působení mezidruhového parazitismu sice nelze zcela vyloučit, ale je velmi nepravděpodobné, že sehrává významnější roli.

6. LITERATURA

- Ådahl, E., Lindström, J., Ruxton, G. D., Arnold, E. K., Begg, T. 2004. Can intraspecific brood parasitism be detected using egg morphology only? *Journal of Avian Biology* 35: 360–364.
- Alvarez, F. 1993. Proximity of tree facilitates parasitism by cuckoos *Cuculus canorus* on rufous warblers *Cercotrichas galactotes*. *Ibis* 135: 331.
- Alvarez, F. 1994b. Rates of weight increase of cuckoo *Cuculus canorus* and host *Cercotrichas galactotes* chicks. *Ardeola* 41:63–65.
- Alvarez, F., Arias de Reyna, L., Segura, M. 1976. Experimental brood parasitism of the magpie *Pica pica*. *Animal Behavior* 24: 907–916.
- Anderson, M. & Ahlund, M. 2000. Host–parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *PNAS* 97: 13188–13193.
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Soler, M., Møller, A. P., 2004. Rejection of parasitic eggs in relation to egg appearance in magpies. *Anim. Behav.* 67: 951–958.
- Baker, E. C. S. 1923. Cuckoos' eggs and evolution. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 277–294.
- Baker, E. C. S. 1942. *Cuckoo problems*. Witherby Ltd.. London.
- Bolen, G. M., Rothstein, S. I. & Trost, C. H. 2000. Egg recognition in yellowbilled and black-billed magpies in the absence of interspecific parasitism: implications for parasite–host coevolution. *Condor* 102: 432–438.
- Braa, A. T., Moksnes, A. & Røskaft, E. 1992. Adaptations of Bramblings and Chaffinches towards parasitism by the Common Cuckoo. *Animal Behaviour* 43: 67–78.
- Briskie, J. V. & Sealy, S. G. 1989. Changes in nest defense against a brood parasite over the breeding cycle. *Ethology* 82: 61–67.
- Brooke, M. de L. & Davies, N. B. 1988. Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335: 630–632.
- Brooke, M. de L., Davies, N. B. & Noble, D. G. 1998. Rapid decline of host defences in response to reduced cuckoo parasitism: behavioural flexibility of reed warblers in a changing world. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 265: 1277–1282.
- Brooker, L. C., Brooker, M. G. & Brooker, A. M. H. 1990. An alternative population/genetics model for the evolution of egg mimesis and egg crypsis in cuckoos. *J. Theor. Biol.* 146: 123–143.

- Brown, C. R. 1984. Laying Eggs in a Neighbor's Nest: Benefit and Cost of Colonial Nesting in Swallows. *Science* 224: 518–519.
- Brown, R. J., Brown, M. N., Brooke, M. de L. & Davies, N. B. 1990. Reactions of parasitized and unparasitized populations of *Acrocephalus* warblers to model cuckoo eggs. *Ibis* 132: 109–111.
- Clarke, A. L., Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A., Røskaft, E. 2001. Factors affecting reed warbler risk of brood parasitism by the common cuckoo. *The Auk* 118: 534–538.
- Cramp, S. 1985. The birds of western Palearctic. Vol. IV. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. & Simons, K. E. L. 1985. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. 1988. The birds of the Western Palearctic. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Volume V. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Cruz, A., Manolis, T. & Wiley, J. W. 1985. The shiny cowbird: a brood parasite expanding its range in the Caribbean region. *Ornithol. Monogr.* 36: 607–620.
- Cruz, A. & Wiley, J. W. 1989. The decline of an adaptation in the absence of a presumed selection pressure. *Evolution* 43: 55–62.
- Davies, N. B. 2000. Cuckoos, cowbirds and other cheats. T & AD Poyser, London, UK.
- Davies, N. B., & Brooke M. de L. 1988. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 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. *Journal of Animal Ecology* 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. *Journal of Animal Ecology* 58: 225–236.
- Davies, N. B., Brooke M. de L. & Kacelnik, A. 1996. Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 925–931.
- Davies, N. B. & Brooke, M. de L. 1998. Cuckoo versus host: experimental evidence for co-evolution. pp 59–79. In: Rothstein, S. I. & Robinson, S. K. (eds.). *Parasitic Birds and Their Hosts – Studies in Coevolution* – Oxford University Press, Oxford.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. 1979. Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. London B* 205: 489–511.

- Duckworth, J. W. 1991. Responses of breeding Reed Warblers *Acrocephalus scirpeus* to mounts of Sparrowhawk *Accipiter nisus*, Cuckoo *Cuculus canorus* and Jay *Garrulus glandarius*. *Ibis* 133: 68–74.
- Eadie, J. M., Kehoe, F. P., Nudds, T. D. 1988. Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American Anatidae: a review of hypotheses. *Can. J. Zool.* 66: 1709–1721.
- Emlen, S. T. & Wrege, P. H. 1986. Forced copulations and intra-specific parasitism: two costs of social living in the white-fronted bee-eater. *Ethology* 71: 2–29.
- Friedman, H. 1948. The parasitic cuckoos of Africa. Monograph N° 1. Washington Academy of Sciences, Washington, D.C., U.S.A.
- Friedmann, H., & Kiff, L. F. 1985. The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings of West. Found. Vert. Zool.* 2: 225–304.
- Gibbs, H. L., Brooke, M. de L. & Davies, N. B. 1996. Analysis of genetic differentiation of host races of the common cuckoo *Cuculus canorus* using mitochondrial and microsatellite DNA variation. *Proceedings: Biological Sciences*, Vol. 263: 89–96.
- Gibbs, H. L., Sorenson, M. D., Marchetti, K., Brooke, M. D., Davies, N. B., Nakamura, H. 2000. Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407: 183–186.
- Glue, D. & Morgan, R. 1972: Cuckoo hosts in British habitats. *Bird Study* 19: 187–192.
- Grendstad, L. C., Moksnes A., & Røskoft E. 1999. Do strategies against conspecific brood parasitism occur in redwings *Turdus iliacus*? *Ardea* 87: 101–111.
- Grim, T. 2005a. Host recognition of brood parasites: implications for methodology in studies of enemy recognition. *Auk* 122: 530–543.
- Grim, T. 2005b. Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 69–78.
- Grim, T. 2006. Cuckoo growth performance in parasitized and unused hosts: not only host size matters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60: 716–723.
- Grim, T., & Honza, M. 2001. Differences in behaviour of closely related thrushes (*Turdus philomelos* and *T. merula*) to experimental parasitism by the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Biologia* 56: 549–556.
- Grønstøl, G., Blomqvist D. & Wagner, R. H. 2006. The importance of genetic evidence for identifying intra-specific brood parasitism. *Journal of Avian Biology* 37: 197–199.

- Groom, D. W. 1993. Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas. *Bird Study* 40: 55–62.
- Havlín, J. 1963. Reproduction in the Blackbird (*Turdus merula* L.). *Zoologické listy* 12: 195–216.
- Honza, M., Moksnes, A., Røskaft, E. & Øien, I. J. 1998. Survival of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* clutches in relation to nest position. *Bird Study* 45: 104–108.
- Honza, M., Picman, J., Grim, T., Novak, V., Capek, M., & Mrlik, V. 2001. How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the common cuckoo. *Journal of Avian Biology* 32: 249–255.
- Honza, M., Taborsky, B., Taborsky, M., Teuschl, Y., Vogl, W., Moksnes, A., Røskaft, E. 2002. Behaviour of female common cuckoos *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. *Animal Behaviour* 64: 861–868.
- Honza, M., Grim, T., Capek, M. Jr., Moksnes, A., Røskaft, E. 2004a. Nest defence, enemy recognition and nest inspection behaviour of experimentally parasitized Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Bird Study* 51: 256–263.
- Honza, M., Procházka, P., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., Capek, M. Jr. & Mrlík, V. 2004b. Are blackcaps current winners in the evolutionary struggle against the common cuckoo? *J. Ethol.* 22: 175–180.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1994. *Journey to the ants*. Harvard: Belknap Press.
- Hoyt, O. F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96: 73–77.
- Hudec, K. (ed.) 1983. *Fauna ČSSR. Volume 3/II*. Praha.
- Chance, E. P. 1922. *The Cuckoo's Secret*. Sidgwick and Jackson, London.
- Chance, E. P. 1940. *The truth about the cuckoo*. Country Life, London.
- Jenner, E. 1788. Observations on the Natural History of the Cuckoo. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Vol. 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.
- Lack, D. 1963. Cuckoo hosts in England. *Bird Study* 10: 185–201.
- Lack, D. 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.

- Lahti, C. D. & Lahti, R. A. 2002. How precise is egg discrimination in weavebirds? *Animal Behaviour* 63: 1135–1142.
- Lindholm, A. K. 1999. Brood parasitism by the cuckoo on patchy reed warbler populations in Britain. *J. Anim. Ecol.* 68: 293–309.
- Lindholm, A. K. 2000. Tests of phenotypic plasticity in reed warbler defences against cuckoo parasitism. *Behaviour* 137: 43–60.
- Lindholm, A. K. & Thomas, R. J. 2000. Differences between populations of reed warblers in defences against brood parasitism. *Behaviour* 137: 25–42.
- 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.
- Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A. 1995. Constraints on egg discrimination and cuckoo host co-evolution. *Anim. Behav.* 49: 1185–1209.
- Lotem, A. & Nakamura, H. 1998. Evolutionary equilibria in avian brood parasitism. In: *Parasitic birds and their hosts; Studies in coevolution* (S.I. Rothstein & S.K. Robinson, eds). Oxford University Press, New York, Oxford: 223–235.
- Lovász, P. & Moskát, C. 2004. Break-down of arms race between the red-backed shrike (*Lanius collurio*) and common cuckoo (*Cuculus canorus*). *Behaviour* 141: 245–262.
- Lübcke, W. & Furrer, R. 1985. *Die Wacholderdrossel*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, Germany.
- Marchetti, K. 1992. Costs to host defence and the persistence of parasitic cuckoos. *Proc. R. Soc. Lond. B* 248: 41–45.
- Marchetti, K. 2000. Egg rejection in a passerine bird: size does matter. *Anim. Behav.* 59: 877–883.
- Martin-Galvez, D., Soler, M., Soler, J. J., Martín-Vivaldi, M., Palomino, J. J. 2005. Food acquisition by common cuckoo chicks in rufous bush robin nests and the advantage of eviction behaviour. *Anim. Behav.* 70:1313–1321
- Martín-Vivaldi, M., Soler, M. & Møller, A. P. 2002. Unrealistically high costs of rejecting artificial model eggs in cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Journal of Avian Biology* 33: 295–301.
- Middleton, A. L. A. 1977. Effect of cowbird parasitism on American goldfinch nesting. *Auk* 94: 304–307.
- Michelson, Ch. A., Leinsh, G. T., Klimpinsh, V. A. & Liepa, V. K. 1963. Studying of population dynamic of some ducks in Latvia by continuous ringing of incubating females and ducklings. *Ornithology* 6: 280–292.

- Møller, A. P. 1987: Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in swallows, *Hirundo rustica*. Anim. Behav. 35: 247–254.
- Moksnes, A., & Røskaft, E. 1988. Response of fieldfares *Turdus pilaris* and bramblings *Fringilla montifringilla* to experimental parasitism by the cuckoo *Cuculus canorus*. Ibis 130: 535–539.
- Moksnes, A., Røskaft, 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., Røskaft, E. & Braa, A. T. 1991: Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. Auk 108: 348–354.
- Moksnes, A. & Røskaft, E. 1992. Responses of some rare Cuckoo hosts to mimetic model Cuckoo eggs and to foreign conspecific eggs. Ornis Scandinavica 23: 17–23.
- Moksnes, A., E. Røskaft, & L. Korsnes. 1993. Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by meadow pipits (*Anthus pratensis*). Behavioral Ecology 4: 120–127.
- 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. Journal of Zoology 236: 625–648.
- Moskát, C. 2005. Common Cuckoo parasitism in Europe: behavioural adaptations, arms race and the role of metapopulations. Ornithol. Sci. 4: 3–15.
- 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., Karcza, Z. & Csörgö, T. 2003a. Egg rejection in European blackbirds (*Turdus merula*): the effect of mimicry. Ornis Fennica 80: 86–91.
- Moskát, C., Székely, T., Kisbenedek, T., Karcza, Z. & Bártol, I. 2003b. The importance of nest cleaning in egg rejection behaviour of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*. J. Avian Biol. 34: 16–19.
- Nakamura, H. 1990. Brood parasitism of the cuckoo *Cuculus canorus* in Japan and the start of new parasitism on the azure-winged Magpie *Cyanopica cyana*. Japanese Journal of Ornithology 39: 1–18.
- Norman, D. 1994. The fieldfare. Hamlyn, London, UK.

- Øien, I. J., Moksnes, A. & Røskaft, 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. & Røskaft, 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.
- Ortega, C. 1998. Cowbirds and other brood parasites. The University of Arizona Press, Tucson, USA.
- Osborne, P. & Osborne, L. 1980. The contribution of nest site characteristics to breeding success among Blackbirds *Turdus merula*. *Ibis* 122: 512–517.
- Peer, B. D. 1998. An experimental investigation of egg rejection in the grackles (*Quiscalus*). Ph.D. thesis, University of Manitoba.
- Peer, B. D., & Sealy, S. G. 2000. Conspecific brood parasitism and egg rejection in Great-tailed Grackles. *Journal of Avian Biology* 31: 271–277.
- Petrie, M. & Møller, A. P. 1991. Laying eggs in other's nests: intraspecific brood parasitism in birds. *Trends Ecol. Evol.* 6: 315–320.
- Pikula, J. 1969. Contribution towards the Knowledge of Ecology nad Breeding Biology of *Turdus philomelos* Brehm, 1831, in Czechoslovakia. *Zool. listy* 18: 343–368.
- Post, W., Nakamura, T. K. & Cruz, A. 1990. Patterns of Shiny Cowbird parasitism in St. Lucia and southwestern Puerto Rico. *Condor* 92: 461–492.
- Procházka, P. & Honza, M. 2003. Do common whitethroats (*Sylvia communis*) discriminate against alien eggs? *J. Ornithol.* 144: 354–363.
- Procházka, P. & Honza, M. 2004. Egg discrimination in Yellowhammer. *The Condor* 106: 405–409.
- Røskaft, E., Orians, G. H. & Beletsky, L. D. 1990. Why do Red-winged Blackbirds, accept eggs of Brownheaded Cowbirds? *Evol. Ecol.* 4: 35–42.
- Røskaft, E., Moksnes A., Meilvang D., Bičík V., Jemelíková J. & Honza, M. 2002a. No evidence for recognition errors in *Acrocephalus* warblers. *Journal of Avian Biology* 33: 31–38.
- Røskaft, E., Moksnes A., Stokke B.G., Bičík V. & Moskát C. 2002b. Aggression to dummy cuckoos by potential European cuckoo hosts. *Behaviour* 139: 613–628.
- Robert, M. & Sorci, G. 2001. The evolution of obligate interspecific brood parasitism in birds. *Behav. Ecol.* 12: 128–133.

- Robinson, S. K. 1992. Population dynamics of breeding Neotropical migrants in a fragmented Illinois landscape. Pp. 408-418 in Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds (J. M. Hagan, III & D. W. Johnston, eds.). Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
- Rodríguez-Gironés, M. A. & Lotem, A. 1999. How to detect a cuckoo egg: A signal-detection theory model for recognition and learning. *Am. Nat.* 153: 633–648.
- Rohwer, F. C. & Freeman, S. 1989. The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Can. J. Zool.* 67:239–253.
- 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.
- Rohwer, S., Spaw, C. D. & Røskoft, E. 1989. Costs to northern orioles of puncture-ejecting parasitic cowbird eggs from their nests. *Auk* 106: 734–738.
- Rothstein, S. I. 1974. Mechanisms of avian egg recognition: possible learned and innate factors. *Auk* 91: 796–807.
- Rothstein, S. I. 1975a. Evolutionary rates and host defences against avian brood parasitism. *Am. Nat.* 109: 161–176.
- Rothstein, S. I. 1975b. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. *Condor* 77: 250–271.
- Rothstein, S. I. 1982. Mechanisms of avian egg recognition: which egg parameters elicit responses by rejector species? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 229–239.
- Rothstein, S. I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481–508.
- Rothstein, S. I. 2001. Relic behaviours, coevolution and the retention versus loss of host defences after episodes of avian brood parasitism. *Animal Behaviour* 61: 95–107.
- Rothstein, S. I. & Robinson, S. K. 1998. The evolution and ecology of avian brood parasites. In: Rothstein, S. I. & Robinson, S. K. (eds). *Parasitic birds and their hosts; Studies in coevolution*. Oxford University Press: 3–56.
- Ringsby, T. H., Moksnes, A., Røskoft, E., Lerkelund, H. E. 1993. Do conspecific brood parasitism and antiparasite strategies occur in fieldfares *Turdus pilaris*? *Fauna Norvegica, Series C* 16: 45–53.
- Rutilla, J., Latja, R., Koskela, K. 2002. The common cuckoo *Cuculus canorus* and its cavity nesting host, the redstart *Phoenicurus phoenicurus*: a peculiar cuckoo-host system? *J. Avian Biol.* 33: 413–419.

- Sato, T. 1986. A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Nature* 323: 58–59.
- Sealy, S. G., & Bazin, R. C. 1995a. Low-frequency of observed cowbird parasitism on eastern kingbirds: host rejection, effective nest defence, or parasite avoidance? *Behavioral Ecology* 6: 140–145.
- Sealy, S. G., Neudorf, D. L. & Hill, D. P. 1995b. Rapid laying by brown-headed cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis* 137: 76–84.
- Sealy, S. G., Neudorf, D. L., Hobson, K. A. & Gill, S. A. 1998. Nest defence by potential hosts of the brown-headed cowbird: methodological approaches, benefits of nest defense, and coevolution: 194–211. In: Rothstein, S. I. & Robinson, S. K. (eds) *Parasitic birds and their hosts, Studies in coevolution*, Oxford University Press, New York & Oxford.
- Simms, E. 1978. *British thrushes*. Collins, London, UK.
- Slagsvold, T. 1998. On the origin and rarity of interspecific nest parasitism in birds. *Am. Nat.* 152: 264–272.
- Snow, D. W. & Perrins, C. M. 1998. *The birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- Soler, M. 1990. Relationships between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *ORNIS SCAND* 21: 212–223.
- Soler, M. & Møller, A. P. 1990. Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343: 748–750.
- Soler, M., Soler, J. J., Martinez, J. G. & Møller, A. P. 1994. Microevolutionary change in host response to a brood parasite. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 295–301.
- 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., Møller, A. P. & Soler, M. 1999a. A comparative study of host selection in the European cuckoo. *Oecologia* 118: 265–276.
- Spaw, D. C. & Rohwer, S. 1987. A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. *The Condor* 89: 307–318.

- Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, 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.
- Stokke, B. G., Moksnes, A. & Røskaft, E. 2002a. Obligate brood parasites as selective agents for evolution of egg appearance in passerine birds. Evolution 56: 199–205.
- Stokke, B. G., Honza, M., Moksnes, A., Roskaft, E. & Rudolfson, G. 2002b. Costs associated with recognition and rejection of parasitic eggs in two European passerines. Behaviour 139: 629–644.
- Stokke, B. G., Rudolfson, G., Moksnes, A. & Røskaft, E. 2004. Rejection of conspecific eggs in chaffinches: the effect of age and clutch characteristics. Ethology 110: 459–470.
- Stouffer, P. C., Kennedy, E. D. & Power, H. W. 1987. Recognition and removal of intraspecific parasite eggs by starlings. Animal Behaviour 35: 1583–1584.
- Swynnerton, C. F. M. 1918. Rejections by birds of eggs unlike their own: with remarks on some of the cuckoo problems. Ibis 60: 127–154.
- Takasu, F., Kawasaki, K., Nakamura, H., Cohen, J. E. & Shigesada, N. 1993. Modeling the population dynamics of a cuckoo-host association and the evolution of host defenses. Am. Nat. 142: 819–839.
- Varga, F. 1994. Cuckoo observations around the source of the River Zagiva. Published by the author Salgótarján, Hungary: 47.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D. & van Tienderen, P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: concensus and controversy. TREE 10: 212–217.
- Victoria, J. K. 1972. Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African village weaverbird *Ploceus cucullatus*. Ibis 114: 367–376
- Welbergen, J., Komdeur, J., Kats, R. & Berg, M. 2001. Egg discrimination in the Australian Reed Warbler (*Acrocephalus australis*): rejection response toward model and conspecific eggs depending on timing and mode of artificial parasitism. Behavioral Ecology 12: 8–15.
- Winfrey, R. 1999. Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism. Trends Ecol. Evol. 14: 338–343.
- Witherby, H. F., Jourdain, F. C. R., Ticehurst, N. F. & Tucker, B. W. 1943. Handbook of British Birds. Witherby Ltd., London.

- Wyllie, I. 1981. *The Cuckoo*. Batsford, London.
- Yamauchi, A. 1995. Theory of evolution of nest parasitism in birds. *Am. Nat.* 145: 434–456.
- Yom-Tov, Y. 1980. Intraspecific nest parasitism in birds. *Biol. Rev.* 55: 93–108.
- Yom-Tov, Y. 2001. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133–143.
- Young, H. 1963. Age-specific mortality in the eggs and nestlings of blackbirds. *Auk* 80: 145–155.
- Zahavi, A. 1979. Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *Am. Nat.* 113: 157–159.

7. SOUHRN

V letech 2003–2006 jsem zkoumal adaptační mechanismy proti hnízdnímu parazitismu u kosa černého (*Turdus merula*) a drozda zpěvného (*Turdus philomelos*). Testoval jsem, zda vznik těchto schopností řídila interakce s kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*) (hypotéza mezidruhového parazitismu) nebo parazitace mezi jedinci vlastního druhu (hypotéza vnitrodruhového parazitismu). Tyto dvě hypotézy se pokouší vysvětlit schopnosti rozpoznat a vyhodit parazitické vejce a agresivně bránit vlastní hnízdo.

Pro experimentální napodobení mezidruhového parazitismu jsem hnízda parazitoval dvěma barevně odlišnými modely vajec kukačky obecné. První typ vajec byl bledě modrý bez vzorů podle vajec, kterými kukačka parazituje rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*). Druhý typ byl vytvořen podle vzoru vajec lindušky luční (*Anthus pratensis*) – šedohnědé barvy, tmavohnědě kropenaté. Vnitrodruhový parazitismus jsem experimentálně napodoboval vložním skutečného vejce kosa resp. drozda do hnízda patřícího stejnému druhu. Agresivní chování jsem zkoumal pomocí atrap kukačky obecné a vrány šedé (*Corvus cornix*).

Oba druhy se mezi sebou lišily v celkové strategii svého chování. Kos černý se orientuje spíše na agresivní chování proti vetřelcům, zatímco drozd zpěvný zase lépe rozlišuje a vyhazuje cizí vejce.

Hypotéza mezidruhového parazitismu byla zamítnuta. Je velmi nepravděpodobné, že oba druhy v minulosti byly nebo v současnosti jsou využívány kukačkou. Lze tudíž tvrdit, že antiparazitické chování kosa a drozda nevzniklo koevolučním soubojem s kukačkou. Hypotéza vnitrodruhového parazitismu lépe vysvětluje antiparazitické chování u obou druhů. Navíc jsou i v současnosti zdokumentovány ojedinělé případy vnitrodruhového parazitismu mezi kosi i drozdy, zatímco doklady o parazitaci kukačkou obecnou jsou pouze z minulosti, navíc velmi vzácné.

Výsledky naznačují, že hlavní hybnou silou v evoluci odmítání parazitických vajec a obrany hnízda je vnitrodruhový parazitismus. Přesto je nutné tuto hypotézu důkladněji zkoumat pomocí novějších molekulárních metod a také pečlivě zvážit roli dalších faktorů, které mohou ovlivňovat antiparazitické chování.

8. SUMMARY

In years 2003 - 2006 I studied adaptation mechanisms against brood parasitism in the blackbird (*Turdus merula*) and song thrush (*Turdus philomelos*). I tested whether the origin of these abilities was result of interactions with the common cuckoo (*Cuculus canorus*) (interspecific parasitism hypothesis) or parasitism between individuals of the same species (intraspecific parasitism hypothesis). These two hypotheses try to explain abilities to recognize, reject parasitic egg and vigorously defend own nest.

To simulate interspecific parasitism I parasitised clutches by two types of artificial cuckoo eggs, the blue 'redstart' type and spotted 'meadow pipit' type. I imitated intraspecific parasitism by introducing a real conspecific egg. I tested aggressive behaviour of hosts by dummies of the common cuckoo and hooded crow (*Corvus cornix*).

Both species differed from each other in generalized strategies of antiparasitic behaviour. Blackbirds aggressively defended own nests while song thrushes better discriminated and rejected parasitic eggs.

Interspecific parasitism hypothesis was rejected. It is very unlikely that both species were previously or are exploited by the cuckoo. Thus, it seems that antiparasite behaviour of blackbird and song thrush did not arise by an coevolutionary arms race with the cuckoo. Intraspecific parasitism hypothesis better explains antiparasitic behaviour in both species. Moreover, there are presently a few documented cases of intraspecific parasitism in blackbirds and song thrushes, while there is no evidence of current interspecific parasitism and only very scarce evidence from the past.

My results suggest that the main force in the evolution of egg rejection and nest defence behaviour is intraspecific parasitism. Nevertheless, it is necessary to explore this hypothesis more in detail by molecular methods. It is also very important to carefully consider another factors that could affect antiparasitic behaviour.