

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie

**PARAZITACE RÁKOSNÍKA OBECNÉHO
(*ACROCEPHALUS SCIRPACEUS* L.) A RÁKOSNÍKA
VELKÉHO (*ACROCEPHALUS ARUNDINACEUS* L.)
KUKAČKOU OBECNOU (*CUCULUS CANORUS* L.)**

bakalářská práce

Zuzana Skoumalová

Olomouc 2003

Vedoucí práce:

RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

Prohlašuji, že jsem zadanou bakalářskou práci vypracovala sama a že jsem uvedla veškerou použitou literaturu.

Juzana Škorová

V Lužicích 21.7.2003

Za pomoc při terénních pracích bych ráda poděkovala Marcelu Honzovi, Beátě Matysiokové, Petru Procházkovi, Geiru Rudolfsenovi a Václavu Šíchovi. Vedoucímu práce Tomáši Grimovi děkuji za cenné rady a poskytnutí odborné literatury. Také chci poděkovat panu profesoru Vítězslavu Bičíkovi, který mě k tématu práce přivedl, a Oldřichu Mikulicovi za zapůjčení fotografií a morální podporu.

OBSAH:

1. Úvod	5
2. Metody a materiál	27
3. Výsledky	31
4. Diskuze	35
5. Závěr	37
6. Literatura	38

1. ÚVOD

Vztah mezi hnízdními parazity a jejich hostiteli je v současné době jedním z nejlépe prozkoumaných modelů pro výzkum koevoluce (Rothstein & Robinson 1998). Ke koevoluci dochází tehdy, když vztah mezi různými druhy (např. predátor a kořist, parazit a hostitel) vede u obou zúčastněných stran ke vzniku vzájemného přizpůsobení (Rothstein 1990). Selekcční tlaky jsou obzvláště silné tehdy, když jeden ze zúčastněných druhů snižuje významně reprodukční úspěšnost druhého druhu. Takovým případem je např. parazitizmus kukačky obecné (*Cuculus canorus*) na drobných pěvcích.

Ve své práci jsem se zaměřila na shrnutí informací z cizojazyčné i naší literatury týkající se biologie kukačky obecné a zejména hnízdního parazitizmu. Popsala jsem hypotézy vysvětlující jeho vznik, adaptace vyvinuté kukačkou pro úspěšnou parazitaci a protiadaptace, kterými se naopak vyzbrojili její hostitelé. Dále jsem zahrнула hypotézy o vzájemné koevoluci kukačky obecné a jejích hostitelů.

V hlavní části práce jsem se zaměřila na parazitaci hnízd rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*), který je nejběžnějším evropským hostitelem kukačky, a rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) na lokalitě Lužické rybníky. Dále jsem srovnala získaná data o parazitaci s výsledky z minulých let na této lokalitě a nedaleko ležících Lednických rybnících.

1.1 HNÍZDNÍ PARAZITISMUS

Kolem 100 z asi 10 000 popsaných druhů ptáků řadíme k obligátním hnízdním parazitům. Konkrétní samice parazitického druhu se může specializovat na jeden hostitelský druh (např. kukačka chocholátá *Clamator glandarius*, Soler 1990; kukačka obecná), někteří parazité se však při výběru hostitelů nespécializují a kladou svá vejce do všech nalezených hnízd (např. vlhovec hnědohlavý *Molothrus ater* a vlhovec modrolesklý *M. bonariensis*; Friedmann et al. 1977 in Rothstein & Robinson 1998).

Kukačka obecná je generalistou na úrovni druhu, avšak specialistou na úrovni jednotlivých samic. Každá jednotlivá samička se specializuje na určitý druh, ale přitom je o kukačce obecné jako druhu známo, že je schopna parazitovat více než 100 druhů hostitelů v Evropě, přestože obvykle využívá jen 16 (Moksnes & Røskaft 1995, Gibbs et al. 2000). Mezi samicí a samcem není trvalý svazek. Ptáci se vracejí každoročně na

stejně místo. Krátce po přeletu se kukačky začínají prudce honit za hlasitého vzrušeného volání. K páření dochází pravděpodobně na větvi stromu (Hudec 1983).

1.1.1 Hostitelé

Kukačka snáší vejce do hnízd různých druhů hmyzožravých pěvců, kteří jsou menší než ona sama, výjimečně i do hnízd ptáků jiných řádů. Vejce byla již nalezena i ve hnízdech ptáků, u nichž je úspěšné vyvedení kukaček vyloučeno, např. u poštolky obecné, potápky malé, holuba hřivnáče, hrdličky divoké a ptáků hnízdících v budkách. U nás jsou hlavní hostitelé červenka obecná, rehek zahradní, konipas bílý, t'uhýk obecný, budníček lesní, pěnice slavíková a rákosník obecný, méně častější hostitelé strnad obecný, pěnice černohlavá, pěnice hnědokřídlá, pěnice pokřovní, rákosník velký, rehek domácí, konipas horský, budníček větší (Hudec 1983). Jako hostitelé můžou sloužit zřídka také kos černý, králíček obecný aj. Vhodný hostitel je takový, který má hnízdo přístupné pro kukačku, poskytuje potravu pro kukaččí mládě a má vajíčka a mláďata, která je kukaččí mládě schopno vyhodit. Nevyhovující jsou druhy (nebo jednotlivci v některých populacích), které hnízdí v nepřístupných dutinách nebo budkách, mají velká vejce, která je obtížné vyhodit pro mládě kukačky, nebo druhy zrnožravé (Moksnes & Røskaft 1995). Vhodné jsou také druhy hnízdící na otevřených prostorech. Srovnání reakcí hostitelů s různým umístěním hnízda naznačuje, že kukačka parazituje především druhy, jejichž hnízda může pozorovat ze stromů (druhy hnízdící daleko od stromů v otevřené krajině jsou parazitovány výjimečně; Røskaft et al. 2002).

1.1.2 Snůška

Kukačka klade vejce od dubna až do července s největší frekvencí v květnu. Jedna samice snáší po dobu okolo 22–36 dní, maximálně 46 dní (Rey 1892 in Hudec 1983). Vejce jsou snášena přímo do hnízda. Často uváděná představa, že kukačka snáší opodál na zemi a pak vejce přenáší v zobáku, nebyla nikdy hodnověrně potvrzena. Samička kukačky obvykle najde hnízda sledováním aktivity hostitelů při stavbě. Potom čeká, než začnou hostitelé klást a parazituje hnízdo odpoledne v období kladení (Moksnes et al. 2000) a naklade do hnízda hostitele právě jedno vejce. Davies & Brooke (1988) vysvětlují dobu kladení tím, že kukaččí samička využívá nižší pravděpodobnost přítomnosti hostitelů v hnízdě v odpoledních hodinách.

Moksnes et al. (2000) však analýzou aktivity hostitelů nezjistil signifikantní rozdíl mezi dobou strávenou hostiteli v hnízdě ráno a odpoledne. Před kladením se

kukačka tiše schovává na blízké větvičce, někdy hodinu nebo déle. Potom slétne ke hnízdu. Odstraní jedno vejce hostitele, někdy více, naklade své vlastní vejce přímo do hnízda a odlétá s vejcem hostitele v zobáku, které později celé spolkne. Celkový čas strávený v hnízdě může být méně než 10 s (Wyllie 1981).

1.1.3 Vejce

Kukačka snese průměrně 8 vajec za rok, s maximem 25 zaznamenaných vajec v hnízdech lindušky luční a rákosníka obecného. Tvar je tupě vejčitý nebo oválný, zřídka kulovitý (Hudec 1983). Kukaččí vejce ležící mezi vejci hostitele obvykle dobře napodobuje vejce hostitelů v barvě a vzoru a někdy je identifikovatelné jen díky nepatrně větší velikosti, kulatějšímu tvaru a lesklejší skořápce (Moksnes & Røskaft 1995).

Rozměry vejce (Hudec 1983)

Délka: 22.23 mm (20.15 – 24.55 mm)

Šířka: 16.69 mm (15.45 – 19.10 mm)

Hmotnost vejce: 3.41 g (2.74 – 3.86 g)

Hmotnost skořápky: 0.235 g (0.187 – 0.286 g)

Je uznávána platnost teorie, že samice kukačky snášejí po celý život stejně zbarvená vejce, velmi podobná vejším druhu, který je vychoval, a že také svá vejce snášejí převážně do hnízd tohoto druhu (tzv. ekologické rasy kukačky). Jestliže je málo hnízd oblíbeného hostitele, může kukačka klást vejce do hnízd alternativních hostitelů ve svém teritoriu. Například kukačky preferující rákosníka obecného mohou občas klást do hnízd rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*) a kukačky preferující lindušky luční mohou klást do hnízd lindušky lesní (*Anthus trivialis*) nebo strnada obecného (*Emberiza citrinella*) (Wyllie 1981). Tyto případy mohou vést ke vzniku nových ras, jestliže si mladé kukačky zapamatují hostitele, kteří je vychovali (Gibbs et al. 2000).

Začátek snášení jednotlivých samic závisí na začátku a délce hnízdění příslušného druhu pěstounů. Vejce kukačky jsou velmi proměnlivá barvou i velikostí. Lze rozlišit několik základních typů, které se v různých obměnách opakují (Honza et al. 2001a). Hudec (1983) uvádí, že základní barva je bílá, narůžovělá, smetanově žlutá, šedá, růžově šedá, šedozelená, olivově zelená, olivově hnědá, světle hnědá, hnědá nebo modrozelená. Skvrnění bývá nejčastěji řídké, hlavně jen v tmavším tónu základní barvy. Málokdy vytvářejí skvrny u tupého pólu věneček nebo čepičku. Některá vejce jsou beze

skvrn (např. modrá vejce kladená k rehkovi zahradnímu *Phoenicurus phoenicurus*; Moksnes & Røskaft 1995). Jejich skořápka je ve srovnání s vejci hostitele vždy více pórovitá a silnější (u hostitelů 0.06–0.09 mm, u kukačky 0.09–0.12 mm) (Honza et al. 2001b). Proto jsou zřejmě těžší než přibližně stejně velká vajíčka hostitelů.

Vejce jsou snášena nejčastěji obden (Rey 1892 in Hudec 1983). V první fázi snáší samice 5–7 vajec ve dvoudenních intervalech a po krátké přestávce začíná druhá fáze snášení (4–5 vajec) s většími a nepravidelnějšími intervaly. Kukačky snášejí převážně do hnízd s neúplnou snůškou, v menší míře do hnízd se snůškou kompletní nebo již zahřívanou. Zřídka kladou do hnízd již prázdných nebo opuštěných (Wyllie 1981). Kukačky preferují kladení na začátku periody kladení hostitele. Samice, které by kladly do hnízda s již kompletní snůškou, by byly znevýhodněny, protože jejich mlád'ata by měla menší pravděpodobnost vylíhnutí před mlád'aty hostitele. Pro mladou kukačku je pravděpodobně obtížnější vyhodit mládě než vejce. Selektce tedy pravděpodobně upřednostnila kukačky, které parazitují hnízda ne příliš brzy a ne příliš pozdě.

O snesené vejce se již dále samice nestará. Odstraňuje různý počet vajec hostitele, nejčastěji jedno, někdy i více (Moksnes et al. 2000). Odnáší vejce pěstouna v zobáku a opodál je upustí nebo pozře. Zřídka odstraní jedno vejce již den před snesením vlastního, nebo vyhází z hnízda malá mlád'ata pěstounů a potom snese své vejce. Samička kukačky někdy preduje celé snůšky vajec nebo mlád'at, která jsou příliš pokročilá pro úspěšnou parazitaci (Gaertner 1982 in Rothstein & Robinson 1998). Toto přiměje hostitele znovu zahnízdít. Kukačka tím zvýší počet hnízd vhodných pro parazitaci.

1.1.4 Mlád'ata

Kukaččí mládě se obvykle vylíhne první po inkubační periodě trvající jen 11–12 dní (Wyllie 1981), přičemž těží z vývoje uvnitř vejcovodu samičky před snesením. Jen několik hodin staré, stále holé a slepé si kukaččí mládě narovnává na záda vejce nebo mlád'ata hostitelů jedno po druhém a vyhazuje je z hnízda. Vošlajerová & Honza (2003) zjistili, že kukačce trvalo průměrně 32 hodin od vylíhnutí, než se pokusila poprvé o vyhození vejce nebo mláděte hostitele. Pod každé se nejdřív podsune, až je dostane na svůj široký hřbet. Pak postupuje pozpátku k okraji hnízda, přičemž se opírá hlavou o podklad a vejce nebo mládě přidržuje polozdviženými křídly. Jakmile mu tento náklad po dosažení okraje hnízda spadne ze hřbetu, vrací se pro další, což opakuje tak dlouho,

dokud není v hnízdě samo. Kukaččí mládě má na svých zádech prohloubeninu, která mu pomáhá nést vejce hostitelů. Vyhazovací chování je nejsilnější asi 8 až 36 hodin po vylíhnutí a ustává ve věku asi čtyř dnů (Hudec 1983). Pokud po této době v hnízdě zůstane nějaké mládě hostitele, je obvykle utiskováno rychle rostoucím mládětem kukačky a nakonec zemře. Hostitelé tedy v úspěšně parazitovaném hnízdě ztratí všechn svůj reprodukční úspěch (Øien et al. 1998). Dokonce přestože je pěstoun v hnízdě, pokračuje kukaččí mládě ve vyhazování vajec a hostitel stojí stranou, čímž umožní kukačce zničení svého vlastního potomstva (Rothstein & Robinson 1998, Vošlajerová & Honza 2003).

Mládě kukačky se líhne holé a slepé a až do stáří 10 dnů je zahříváno. Nápadné zbarvení vnitřní strany zobáku a zvláštní vytrvale opakovaný křik mláděte vydráždí někdy ke krmení i další druhy ptáků přítomných v okolí. Doba hnízdní péče u rákosníka obecného je průměrně 18 dní (Kleven et al. 1999). Samostatné obživy je mládě schopno ve věku 28 dní, ale je krmeno nejméně o týden déle (Hudec 1983). Když mládě kukačky doroste, přeplní maličké hnízdo hostitelů, které se občas rozpadne nebo se v nejlepším případě zploští do malé plošinky. Hostitelé musí často stát na zádech odrostlejších kukaččích mlád'at, aby je mohli nakrmit. Opeřené mládě váží až osminásobek hmotnosti svých hostitelů. Přesto se hostitelé chovají k mláděti kukačky, jako by bylo vše v pořádku, a pohlízejí na ně jako na vlastní (Rothstein & Robinson 1998).

Mlád'ata kukačky jsou ohrožena stejnými nepřáteli jako mlád'ata hostitelů, navíc k tomu přistupuje nebezpečí zborcení hnízda (např. u rákosníků) nebo že se nedostanou ven z dutiny s příliš úzkým vchodem. Je-li v hnízdě více vajec kukačky, zůstane jen mládě, jež se vylíhne první.

Doba pohlavní dospělosti není známa, nejdelší zaznamenaný věk je 12 roků 10 měsíců a 27 dní (Hudec 1983).

1.1.5 Vznik hnízdního parazitizmu a hypotézy, které ho vysvětlují

Hnízdní parazitizmus kukačky obecné prošel dlouhou evoluční cestou. Některé vlastnosti, které si kukačka zachovala po svých předcích dokazují, že kdysi stavěla hnízda a vychovávala mlád'ata jako jiní ptáci. Brtek et al. (1989) uvádí například prvky hnízdního chování u tokajících sameců. Samčí tok má teritoriální charakter a občas během něho uchopí do zobáku stéblo trávy – symbol stavby hnízda.

1) Baker (1942 in Wyllie 1981) zastává názor, že se parazitické kukačky vyvinuly přímo z plazů, takže se u nich nikdy neobjevila schopnost stavění hnízda. Tento

názor však ignoruje fyletickou pozici kukaček v ptačí říši a má se za to, že se zcela jistě vyvinuly z neparazitických ptačích předků (Wyllie 1981).

- 2) K zničení hnízda během období kladení dochází u všech druhů ptáků. Samice v takové situaci mohou klást nová vejce, většinou do nově vybudovaného hnízda. Některé by však mohly uložit svá vejce do blízkých hnízd jiných ptáků téhož druhu, což je pravděpodobné hlavně u koloniálních druhů. Jiné samice mohou klást do hnízd jiných druhů, toto je pravděpodobnější pro vysoce teritoriální druhy. Pokud by měly samice kladoucí do cizích hnízd více přeživšího potomstva než samice nevyhledávající cizí hnízda, budou prvně jmenované upřednostňovány a tímto způsobem by se mohl vyvinout hnízdní parazitizmus (Hamilton & Orians 1965).
- 3) Další možností je zhoršená synchronizace stavění hnízda a kladení vajec. Herrick (1910 in Orians & Hamilton 1965) tvrdí, že kukačku obecnou přivedlo k parazitizmu stálé zhoršování synchronizace stavby hnízd s kladením vajec. Vejce byla připravena pro kladení před dokončením hnízda a potřeba klást vejce donutila kukačku snést je do cizích hnízd. Je ovšem těžké si představit, jak by mohlo dojít v populaci budoucího parazita k takovéto změně, která by zpočátku musela nevyhnutelně vést k nižšímu reprodukčnímu úspěchu. Přírodní výběr by umožnil rozšíření takového znaku pouze tehdy, kdyby kladení do cizích hnízd vedlo k vyššímu fitness než alternativní strategie – Herrickova hypotéza je tedy nesmyslná, nebo se redukuje na hypotézu č. 2.
- 4) Friedmann (1960 in Hamilton & Orians 1965) zastává názor, že parazitický způsob reprodukce způsobila endokrinní nerovnováha nebo změna, která narušila schopnost hnízdění.
- 5) Postupná degenerace hnízdních instinktů. Vznik hnízdního parazitizmu je výsledkem degenerace aktivit spojených se stavbou hnízda. Dále došlo k poruše inkubačního chování. Nepravidelná inkubace kombinovaná s přerušovaným kladením vajec u kukačky obecné vedla k myšlence, že degenerace hnízdních instinktů u amerických kukaček (např. *Coccyzus americanus*) může být počátkem hnízdního parazitizmu (Weller 1959 in Hamilton & Orians 1965). Proti hypotézám č. 4 a 5 je však třeba vznést stejnou námitku jako proti hypotéze č. 3.
- 6) Další možností je změněný potravní režim. Mladá kukačka je po vylíhnutí velmi žravá a odkázaná na jinou potravu než dospělí jedinci, kteří preferují chlupaté housenky. Ostré chloupky housenek jim vytvářejí jakousi plstěnou výstelku

žaludku, kterou čas od času vyvrhují a vytváří se jim nová. Brtek (1989) předpokládá, že dospělá kukačka by ani nemohla vychovat větší počet žravých mláďat z hlediska energetické bilance. Velká námaha s krmením pouze jednoho mláděte je vidět i u hostitelů (Grim & Honza 2001a).

- 7) Kromě potravního režimu mohly být příčinou hnízdního parazitizmu kukačky změněné přírodní podmínky.

Nejvýznamnějším příspěvkem (podpořeným daty) do diskuze o vzniku hnízdního parazitizmu je práce Krugera & Daviese (2002). Tito autoři fylogenetickými srovnávacími metodami podpořili hypotézu č. 7, tj. primární příčinou vzniku hnízdního parazitizmu u kukaček byl jejich přechod z lesních do otevřených biotopů, z tropických oblastí do mírného pásu a nakonec z oblastí s vysokou produktivitou (tj. bohatou potravní nabídkou) do méně úživného prostředí (Kruger & Davies 2002).

1.1.6 Koevoluce hostitel–parazit

Je jasné, že mnohé z adaptací v systémech parazit–hostitel jsou výsledkem koevoluce mezi parazity a jejich hostiteli (Rothstein & Robinson 1998). Koevoluce je evoluční proces, kdy změna v jedné evoluční linii selektuje změnu v druhé linii, přičemž tato změna zpětně ovlivňuje linii první (Jansen 1980). Protože protiobrany parazitů jako například mimikry vajec musí odpovídat charakteristikám hostitele, parazité nemohou mít nikdy efektivní obrany proti více než několika hostitelům. Výsledkem je názor, že čím je systém parazit–hostitel starší a čím více hostitelů vyvíjí obranu, tím se parazité pravděpodobně specializují na stále méně a méně hostitelů. Druhy, které začaly parazitovat jako poslední, jsou nejvšeobecnějšími parazity (generalisty). Srovnání mezi vlhovci a parazitickými kukačkami také podporuje tento názor, protože rozbor DNA dokazuje, že parazitické kukačky jsou mnohem starší a skoro všechny kukačky jsou více specializované než většina vlhovců (Rothstein & Robinson 1998).

Brooker et al. (1990) se hlásí k opačnému názoru, že mimikry vajec a specializace parazitů na hostitele nejsou odpověďmi na adaptace hostitelů, ale jsou způsobeny konkurencí mezi parazity. Tento názor předpokládá, že druhá kukačka parazitující hnízdo již parazitované jinou kukačkou, přednostně odstraní první kukaččí vejce, protože představuje hrozbu pro její vlastní potomky. Podle tohoto scénáře jsou mimikry vajec adaptivní, protože činí pro kukačky obtížnější identifikovat již přítomná kukaččí vejce. Tato hypotéza pravděpodobně vysvětluje mimikry u některých australských kukaček (Brooker et al. 1990), je však nepravděpodobné, že by

konkurence mezi samicemi kukaček měla důležitost v jiných systémech, ve kterých nejsou kukačky běžné a pravděpodobnost odmítnutí nemimetických vajec hostitelem je větší než pravděpodobnost toho, že totéž hnízdo využívá více než jedna kukačka.

1.1.7 Důkazy koevoluce mezi parazity a hostiteli

Souhrn důkazů pro koevoluční procesy mezi parazity a hostiteli je následující (Rothstein & Robinson 1998):

- 1) Škody způsobené parazitizmem jsou obvykle velmi vysoké kromě hostitelů rodu *Vidua* a některých hostitelů vlhovců.
- 2) V současnosti vyvinuté druhy parazitů jsou také nejvšeobecnější (hostitelští generalisté), kdežto nejstarší druhy mají vysoce vyvinutý systém hostitel–parazit charakteristický specializovaným parazitizmem.
- 3) Mnoho vlastností interpretovaných jako obrany hostitelů je velmi účinných proti parazitizmu a nezpůsobují žádné prokazatelné škody, přestože některé malé škody byly u některých druhů prokázány (chybné vyhození vlastních vajec, rozbití vlastních vajec při pokusech vyhodit parazitické vejce). Tedy selektivní tlaky na parazity jsou dosti silné na to, aby pokračovali v evolučním závodě ve zbrojení.
- 4) V několika systémech, ve kterých přišli parazit a hostitel do kontaktu teprve nedávno, je mnoho hostitelů, kteří nemají žádné nebo neúčinné obrany. Toto je zvláště patrné například při srovnání potenciálních hostitelů vlhovců v severoamerické oblasti a potenciálních hostitelů kukačky v Africe, Evropě a Asii (Rothstein 1992). Přesto však někteří ptáci alopatričtí s parazity, nebo kteří s nimi přišli do kontaktu nedávno, vykazují silné úrovně odmítacího chování, zachované snad z dob parazitizmu někdy v minulosti.
- 5) U několika hostitelů byly zdokumentovány zjevné mikroevoluční odpovědi na měnící se kontakt s parazity (Lotem & Rothstein 1995).
- 6) Parazité evolučně odpověděli na chování hostitelů, jakým je třeba rozeznávání vajec (Davies & Brooke 1988, 1989a) či odmítání neopeřených a opeřených mláďat parazita (Langmore et al. 2003, Grim et al. 2003), které snižuje reprodukční úspěšnost parazitů. Nejvýznamnější jsou zde mimikry vajec a malý počet případů mimikry mláďat (Wyllie 1981, Davies & Brooke 1988, 1989a,b).
- 7) Někteří parazitovaní hostitelé s dobře vyvinutými obrannými mechanismy mají populace nebo blízké příbuzné druhy, které jsou alopatrické s parazity a které vykazují relativně nízké frekvence protiparazitické obrany (Davies & Brooke 1989a).

8) Studie některých systémů kukačka–hostitel naznačují, že dochází i ke změnám preferencí hostitelů ze strany parazitů (tj. parazit začne klást vejce k dříve nevyužívanému potenciálnímu hostiteli), a že koevoluce parazit–hostitel je tedy dynamická.

Proč tedy tolik hostitelů akceptuje lehce rozeznatelná parazitická vejce, když existují všechny tyto důkazy pro adaptaci a protiadaptaci parazitů a hostitelů? Příčin může být celá řada: nedostatek vhodných mutací pro rozpoznávání vajec, genový tok mezi parazitovanými a neparazitovanými populacemi hostitele, slabý selekční tlak pro rozpoznávání (daný např. nízkou frekvencí parazitace) a řada dalších omezení (constraints) (Grim 2002).

1.1.8 Stádia a časový průběh koevoluce kukačka–hostitel

Hypotéza o koevoluci (coevolution hypothesis)

Obě strany se vyvíjely navzájem v odpovědích na své adaptace. Davies & Brooke (1989b) dospěli k určitým teoriím o časovém průběhu a výsledku koevoluce kukačka–hostitel.

1. Na začátku, než se stane hostitel obětí kukačky, nevykazuje žádné odmítání vajec nepodobných jeho vlastním.
2. Poté co již kukačka začala parazitovat, selekce upřednostňuje u hostitele schopnost rozpoznávat vlastní a cizí vejce od sebe. S předpokladem, že geny podmiňující odmítání jsou již v populaci hostitelů přítomny na nízké úrovni, bude čas potřebný na šíření odmítání záviset na četnosti parazitizmu. S úrovní parazitizmu 5% a méně by mohlo zabrat mnoho set, možná několik tisíců generací, aby se odmítání rozšířilo v populaci hostitele, protože většina hostitelů se s kukačkou nikdy nesetkala, takže odmítání má jen malou selektivní výhodu. I kdyby odmítání dosáhlo zjistitelné frekvence, řekněme 10%, stále zabere mnoho set generací, aby se rozšířilo na vysokou frekvenci.
3. Poté co již začal hostitel odmítat odlišná kukaččí vejce, selekce začne upřednostňovat mimetická kukaččí vejce. Selektivní výhoda odmítacího chování hostitele závisí na četnosti parazitizmu, zatímco selektivní výhoda mimikry parazitických vajec závisí na četnosti odmítání hostitele. Jsou tři stádia v závodu ve zbrojení: (a) Na začátku se odmítání parazitických vajec hostitelem šíří mnohem rychleji než mimikry parazitických vajec, dokud četnost odmítání nepřekročí četnost

parazitizmu (Rothstein 1990). (b) Potom se prudce zvýší četnost mimikry, které zůstanou ustáleny v kukaččí populaci, dokud se odmítání nerozšíří na celou populaci hostitele. To je možná obecný důvod pro očekávání, že kukačka bude jeden krok napřed v tomto stavu závodu zbrojení, což Dawkins & Krebs (1979) nazývají „efekt vzácného nepřítele“. To znamená, že každá kukačka potká hostitele, ale ne každý hostitel potká kukačku. Například když 50% hostitelů odmítá nepodobná vejce, selekce na mimetická kukaččí vejce bude velmi silná. Ale pokud se jen 5% nebo méně hostitelů setká s kukačkou, odmítání se bude šířit pomalu. (c) V posledním stádiu je neočekávaný obrat. Když se mimikry stanou běžnější, nárůst odmítání hostitelů se zpomalí a dokonce se může úplně zastavit, pokud se četnost mimikry ustálí (Rothstein 1990). Toto nastane, protože jedinci odmítající vejce, kteří se setkali s mimetickými vejci, nezjistí, že byli parazitováni, a budou mít tedy stejnou fitness jako jedinci neodmítající vejce. Šíření mimikry tak v parazitické populaci snižuje selektivní výhodu odmítání cizích vajec u hostitelů.

4. Za vysoké frekvence parazitizmu, které jsou u některých hostitelů vlhvců, mohou být hostitelé dohnáni až k vyhynutí, aniž by měli čas vyvinout odmítací chování. Jestliže však populace hostitelů a parazitů koexistují dostatečnou dobu, můžeme si představit dva výsledky. (a) Pokud jsou zde další nevyužívané druhy neodmítající vejce, může se na ně parazit zaměřit jako na alternativní hostitele, poté co hostitel vyvine odmítání. (b) Poté co budou všechny vhodné druhy hostitelů odmítat nepodobná vejce, jedinou možností pro kukačku je vyvinout lepší mimikry vajec u jednoho hostitele. Výsledkem by bylo několik ras specializovaných kukaček. Pokud je četnost parazitizmu nízká, a když odmítání způsobuje škody, potom může být nastolena rovnováha, kdy kukačka klade mimetická vejce a hostitel je akceptuje (Lotem et al. 1995).

Jak kukačky vyvíjejí mimetická vejce, hostitelé mohou uniknout parazitizmu pomocí dalších rozlišovacích „značek“ na svých vejcích pro označení „toto je moje vejce“. Toto by podpořilo selekci kukaččích padělků pro naznačení „i toto vejce je tvoje“, což by snad vedlo k dalším značkám a lepším padělkům. Proto Rothstein & Robinson (1998) předpověděli, že v odpovědi na parazitizmus vyvinou hostitelé nižší variabilitu vzhledu vejce uvnitř jedné snůšky a větší variabilitu mezi různými snůškami, které by jednotlivcům usnadnily odkrýt parazitické vejce. Tato hypotéza byla podpořena jak mezidruhovým srovnáním (Øien et al. 1995), tak experimentálně (Stokke et al. 1999). Jsou tu samozřejmě jiné možné odpovědi hostitelů na parazitizmus, zahrnující

lepší maskování hnízda nebo odchylku v načasování hnízdění hostitele vůči hnízdění parazita.

5. Jakmile jsou hostitelé osvobozeni od parazitizmu, protože jejich kukaččí rasa vyhynula nebo začala využívat jiné druhy, hostitelé se mohou opět navrátit k akceptování nepodobných vajec. Rychlost tohoto procesu bude záviset na výdajích z odmítání (rejection costs). S vysokými výdaji z odmítání může být navrácení k akceptaci rychlé, a tak by mohlo podporovat nahromadění akceptorských druhů vhodných pro opětovnou parazitaci (Marchetti 1992). Jestliže způsobovalo odmítání jen malé výdaje, potom mohou staří hostitelé silně odmítat vejce i dlouho poté, co již nejsou dále parazitováni. Rothstein (1990) navrhuje, že někteří hostitelé mohou pocházet z dříve parazitovaných populací, které si zachovaly odmítací chování, i když je už nepotřebují (Soler & Møller 1990).

1.1.9 Evoluční zpoždění (evolutionary lag)

Hypotéza o zpožděné evoluci říká, že akceptace vajec je způsobena zpožděním ve vzniku protiparazitických adaptací. Alela, která umožní odmítnutí, se ještě v populaci neobjevila. Můžeme vidět jen okamžiky evolučních procesů, ve kterých hostitelé třeba ještě neměli čas na vývoj obran proti adaptacím parazitů (Lotem & Rothstein 1995). Hostitel může mít málo obranných mechanismů díky nedostatku genetické variability, která je kóduje nebo může mít obranné mechanismy, které jsou tak vzácné, že je nepravděpodobné jejich zjištění výzkumníky. Akceptace kukaččích vajec některými hostiteli u těžce parazitovaných neproduktivních populací může být také výsledkem genového toku z populací v oblastech, kde parazité nejsou a reprodukce je vysoká. Podle těchto názorů by obrana byla adaptivní a mohla by se eventuálně vyskytnout ve vysokých frekvencích. Nedostatek obran v takových případech může dokonce celkově ohrozit hostitelské populace nebo druhy (Post et al. 1990 in Rothstein & Robinson 1998). Avšak i někteří hostitelé, kteří jsou parazitováni dlouho, akceptují vejce kukaček.

1.1.10 Hypotéza o evoluční rovnováze (evolutionary equilibrium)

Alternativou k evolučnímu zpoždění jsou modely evoluční rovnováhy, které se na akceptaci parazitických vajec a mláďat dívají jako na výsledek rovnováhy mezi různými selekčními tlaky nebo jako na nejlepší řešení špatné situace. V později jmenovaném případě je akceptace nejlepší možností, protože vysoké výdaje způsobené odmítnutím nutí hostitele vychovat parazita. Vyplatí se mu to více, než kdyby se parazitické vejce

pokusil odmítnout. Mezi možnými výdaji způsobenými odmítnutím jsou důležité zničení vajec hostitelů při propichování a vyhazování tlustostěnných vajec parazita – při pokusu je rozbít může hostitel nechtěně rozklovat i svá vlastní vejce. Moksnes & Røskaft (1989) zdůrazňují také výdaje způsobené opuštěním hnízd a znovuzahnížděním hostitelů kukaček, kteří nemohou vyhodit parazitická vejce nebo kteří shledávají vyhození příliš náročným. Jedná se hlavně o malé hostitele, pro které jsou vejce parazita příliš velká.

Dalším výdajem je chyba v rozpoznání vajec, která způsobuje odmítnutí vlastních vajec hostitele, zvláště, když není parazitován. Tato chyba je zvláště významná pro hostitele, kteří pravidelně ztrácejí celou snůšku, jestliže jsou parazitováni (většina hostitelů kukačky). U takových hostitelů mohou změnit selekci ve prospěch akceptace jen ztráty v případě neparazitace. Jiné škody u hostitelů (tedy škody v případě parazitace), kteří trpí kompletními ztrátami, snižují adaptivní hodnotu odmítání, ale nemohou učinit odmítání méně adaptivním než akceptaci. U hostitelů schopných vychovat všechna nebo alespoň některá ze svých mláďat spolu s mláďaty kukačky, můžou škody způsobené odmítnutím učinit adaptivní akceptaci parazitických vajec bez ohledu na parazitizmus. Jiný scénář pro evoluční rovnováhu je, že akceptační chování je neadaptivní, ale vyskytuje se primárně u ptáků, kteří hnízdí poprvé a kteří se ještě nenaučili rozeznávat svá vejce. Vzhledem k tomu, že hnízda mladších jedinců jsou pravděpodobně častěji parazitována než hnízda starších jedinců, můžeme předpokládat, že takovýto proces by mohl vysvětlit dlouhodobé udržování špatných mimikry u vajec parazita, kterému se podaří přednostně parazitovat mladé nezkušené hostitele (Grim 2002).

1.1.11 Adaptace kukaček na hnízdní parazitizmus

Adaptace u kukačky a jejích hostitelů jsou výsledkem koevolučního závodu ve zbrojení (Dawkins & Krebs 1979).

1.1.11.1 Adaptace dospělých kukaček

a) Adaptace v chování

Většina kukaček se k hnízdům hostitelů přibližuje nenápadně, zatímco jsou rodiče pryč (Wyllie 1981). Kukačky kladou vejce rychle, podle Chanceho (1922 in Rothstein & Robinson 1998) strávily v hnízdech méně než 10 s, ale podle Moksnes et al. (2000) setrvaly kukačky v hnízdech průměrně asi 41 s. Kukačky mohou vejce shodit z okraje

hnízda do snůšky hostitele, aby zvýšily šanci, že se vejce hostitelů rozbijí. Čas kladení u kukačky je omezen na odpoledne (Davies & Brooke 1988). Kradmý pohyb kukačky je zřejmě adaptací, protože hostitelé, kteří zpozorovali kukačky na svých hnízdech, vykazovali zvýšenou četnost odmítnutí kukaččího vejce (Davies & Brooke 1988). Místo nenápadného pohybu samci některých druhů kukaček přitahují agresi hostitelů a díky tomu odvádějí hostitele od hnízda, čímž umožní parazitické samici proniknout k hnízdu, aniž by byla napadena (Liversidge 1971 in Rothstein & Robinson 1998, Duckworth 1991).

Jednotlivé samice tíhnou k specializaci na určité hostitele, ale nejsou u nich známy mimikry volání nebo zpěvu. Nicméně mláďata některých druhů kukačky asi napodobují své hostitele žadonícím voláním (Redondo & Arias-de-Reyna 1988 in Rothstein & Robinson 1998). Podle hypotézy vtištění (imprintingu) si kukačka obecná zapamatuje svůj hostitelský druh a v dospělosti ho parazituje. Brooke & Davies (1991) testovali tuto hypotézu na mláďatech kukačky, která přenesli z hnízd rákosníka obecného do hnízd červenky obecné. Žádná z kukaček v dospělosti nevykazovala preferenci pro druh, který ji vychoval.

Kukačka chocholátá opětovně navštěvuje hnízda, která parazitovala a zabíjí mladé nebo vejce, pokud hostitelé odstranili její parazitické vejce (Soler et al. 1995a in Rothstein & Robinson 1998). Tento efekt ptačí „mafie“ snižuje adaptivní hodnotu odmítnutí vejce hostitele a mohl by dokonce způsobit přirozený výběr pro přijetí kukaččích vajec. Kukačka chocholátá také pomáhá bránit parazitované hnízdo před predací (Soler et al. 1999). Kukačky také mohou ničit neparazitovaná hnízda, aby donutili hostitele snést novou snůšku, kterou by potom mohly parazitovat (Dow 1972 in Rothstein & Robinson 1988).

Kukačky podle všeho nalézají většinu hnízd pozorováním chování hostitelů z ukrytých větviček (Chance 1922 in Rothstein & Robinson 1998; Øien et al. 1996 in Rothstein & Robinson 1988). Kukačky možná také využívají stupně agrese hostitelů pro indikaci vzdálenosti hnízda (Seppä 1969 in Rothstein & Robinson 1998) a některé kukačky se přibližují k hnízdu s voláním a toto narušení díky reakcím hostitelů umožní rozpoznat stav hnízda. Kladení je obecně dobře synchronizováno s hostiteli.

Většina kukaček klade jen jedno vejce do hnízda hostitele (Wyllie 1981), přestože je u kukačky chocholáté obvyklý vícenásobný parazitizmus. Kukačka chocholátá je jedním z druhů, jejichž mláďata nezabíjejí všechna mláďata hostitelů. Kukačky si brání svá teritoria a vyhánějí jiné samice, což minimalizuje nákladný

vícenásobný parasitismus (Gaston 1976 in Rothstein & Robinson 1998). Pokud jsou hostitelé parazitováni více než jednou samicí, je úspěch první samice mnohem větší než následujících samic. Většina kukaček odstraní vejce hostitele před kladením jednoho ze svých vajec (Brooker et al. 1990). Odstranění vejce kukačkou tvoří základ hypotézy, že mimikry vajec jsou výsledkem konkurence mezi kukačkami a ne výsledkem odmítnutí vajec hostitelem. Odstranění hostitelských vajec má malý nebo žádný efekt na odpovědi hostitelů na kukaččí vejce a mají možná význam pro účinnost inkubace a výživu kukaček, které vejce pozřou (Davies & Brooke 1988).

b) Opeření

Kukaččí samice jsou všeobecně méně nápadné než samci, což ulehčuje kradmé přiblížení k hnízdu (Payne 1977a in Rothstein & Robinson 1998). Jasně barvy a velká podobnost samců kukaček s dravci jim snad pomáhá vyrušit hostitele a umožní samicím získat přístup k hnízdům (Duckworth 1991).

c) Plodnost

Kukačky mají tendenci klást více vajec za sezónu než jejich hostitelé, což je zřejmě způsobeno tím, že jsou osvobozeny od rodičovské péče (Payne 1974, 1977a in Rothstein & Robinson 1998). Typické odhady udávají rozsah 8–25 vajec za sezónu (Payne 1974 in Rothstein & Robinson 1998).

1.1.11.2 Adaptace vajec

Nejdůležitějšími adaptacemi vajec jsou jejich relativně malá velikost a mimetické vzory, které se velmi podobají vejcím potenciálních hostitelů (Wyllie 1981; Brooke & Davies 1988). Na mimikry vajec se zaměřily pokusy od konce 18.st. (jak uvádí Rothstein 1990, 1992) a poskytly některé z nejpádnějších důkazů koevoluce obratlovců (Lotem & Rothstein 1995). Selektce mimikry vajec parazitů pro napodobování vajec hostitelů je velmi silná díky rychlosti, se kterou vzrůstá frekvence odmítání vajec hostiteli (Rothstein 1975a,b in Rothstein & Robinson 1998).

Výjimka všeobecného pravidla, že kukaččí vejce napodobují jedno nebo několik hostitelských vajec, se vyskytuje u kukaček, které parazitují uzavřená hnízda, kde nejsou mimikry nutné díky tmavým podmínkám. V takových případech mají kukaččí vejce tendenci být tmavě zbarvena, snad proto, aby byla hostitelům nebo jiným kukačkám utajena (Brooker & Brooker 1989b in Rothstein & Robinson 1998). Druhy kukaček, které parazitují více hostitelů, mají samice specializované na jeden nebo několik málo druhů s podobnými vejci.

Nový kontakt mezi hostiteli a parazity obvykle znamená, že se kukaččí a hostitelská vejce moc nepodobají. Jak vzrůstá četnost odmítání hostitele, tím víc se zlepšuje napodobení kukaččích vajec (Brooke & Davies 1988) díky pozitivní selekci vajec s lepšími mimikry. V oblastech, kde žije zároveň více kukaččích druhů, jsou jednotlivé druhy specializované na odlišné hostitele (Brooker & Brooker 1989b in Rothstein & Robinson 1998).

Dalším všeobecným pravidlem je, že většina kukaček parazituje hostitele menší než ony samy, a klade malá vejce ve srovnání s jejich velikostí. Kukaččí vejce mají tlustší nebo pevnější skořápku (Brooker & Brooker 1991; Honza et al. 2001b) než hostitelé, což snižuje možnost rozbití při rychlém kladení. Embrya kukaček mají mnohem rychlejší vývoj a líhnou se dříve než mláďata hostitelů, což kukaččím mláďatům umožňuje jim konkurovat, zvláště u druhů kukaček, které neodstraňují mláďata hostitelů (Wyllie 1981).

Mláďata kukačky obecně začínají proklouávat skořápku dříve ve srovnání s rákosníkem velkým, který má vejce podobné velikosti (Honza et al. 2001b). Na rozdíl od rákosníků velkých nezvětšují otvor ve skořápce po jeho obvodu, ale vytvářejí úzkou dlouhou štěrbinu. Vylíhlá mláďata kukačky jsou těžší, mají delší předloktí a jejich vaječný zub je umístěn dále od špičky zobáku, což mohou být adaptace pro líhnutí ze strukturálně silných kukaččích vajec. Pro kukačku je líhnutí obtížnější než pro rákosníka velkého, což souvisí se silnější skořápkou kukaččího vejce, a proto kukačka vyvinula některé mechanismy pro usnadnění líhnutí (Honza et al. 2001b).

1.1.11.3 Adaptace neopeřených mláďat

Nejlépe známá adaptace mláďat kukaček zdokumentovaná již v 18. století je odstranění hostitelských mláďat (Jenner 1788 in Rothstein & Robinson 1998). Mláďata některých kukaček mají konkávní záda a vytlačí mláďata hostitelů nebo vejce přes okraj hnízda. Mláďě kukačky *Chrysococcyx basalis* využívá teplotního rozdílu spojeného s odletem rodiče z hnízda jako signálu pro zahájení vystěhování mláďete (Payne et al. 1998 in Rothstein & Robinson 1998). Kukačky však někdy vyhazují mláďata nebo vejce, i když jsou hostitelé na hnízdě. Vyhazovací reflex se nevyskytuje u kukaček rodu *Clamator* a *Scythrops*, které parazitují relativně velké hostitele (Davies & Brooke 1988). Vztah mezi velikostí hostitele a vyhazovacího chování je vykazován většinou silně u druhů *Eudynamis scolopacea* a *E. taitensis* (Rothstein & Robinson 1998). Mláďata kukaček

bez vyhazovacího reflexu úspěšně konkurují mlád'atům hostitelů díky neustálému a hlasitějšímu žadonění, časnějšímu líhnutí a rychlejšímu vývoji.

Přestože se napodobení žadonícího volání mlád'at hostitele objevilo primárně u kukaček, které nevyhazují mladé hostitele (Redondo 1993), vyskytuje se také u některých druhů, které mladé vyhazuje. Mimikry u některých později jmenovaných druhů se mohou objevit i z toho důvodu, že se kukaččím mlád'atům nepodaří vyhodit mlád'ata hostitelů do 5–7 dnů po vylíhnutí kvůli špatné synchronizaci kladení kukačkou (McLean & Rhodes 1991 in Rothstein & Robinson 1998). Peří kukačky mohou napodobovat u druhů, které nevyhazují obsah hnízd (Davies & Brooke 1988). Nicméně žádný z případů napodobení opeření mlád'at hostitele nebo žadonícího volání není silný a kukaččí a hostitelská mlád'ata je vždy snadné rozeznat.

Grim & Honza (2001a) testovali hypotézu nadnormálního podnětu, která říká, že kukaččí mládě dostává více rodičovské péče než mládě hostitele díky přehnaným smyslovým signálům. Srovnávali rodičovskou péči rákosníků obecných vyjádřenou množstvím přinesené potravy v parazitovaných a neparazitovaných hnízdech. Zjistili, že mládě kukačky získalo více potravy než mládě rákosníka stejné velikosti. Dále našli zajímavý vztah mezi průměrnou délkou kořisti a velikostí kukačky. Délka kořisti s velikostí nejdříve vzrostla a poté poklesla, když kukačka přesáhla průměrnou velikost snůšky hostitele (3-4 opeřená mlád'ata). Tento pokles nastává, když se hostitelé snaží uspokojit nadnormální požadavky kukačky, a hledají kořist bez ohledu na její velikost. Tyto výsledky naznačují, že rodičovské chování rákosníka obecného je přizpůsobeno potřebám jejich mlád'at a nadnormální žadonění kukaččího mláděte ovlivňuje potravní chování hostitele (Grim & Honza 2001a).

1.1.12 Obrany hostitelů

1.1.12.1 Obrana hnízd před dospělými kukačkami

Potenciální hostitelské druhy se mohou vyhnout parazitaci používáním metod, jako je odmítání kukaččích vajec nebo vysoká agresivita vůči samici kukačky (Davies & Brooke 1989, Moksnes et al. 1990, Duckworth 1991, Grim & Honza 2001b). Napadání kukaček často přestává poté, co se mladí opeří a kukačka už dále nepředstavuje hrozbu. Rozeznání kukaček má jasně genetický základ, protože také ostrovní populace hostitelů od kukaček izolovaná na ně reagovala (Davies & Brooke 1989). Ale i zde se vyskytovaly naučené stránky chování, protože odpovědi byly slabší než u pevninských populací vystavených kukačkám. Nicméně není jasné, zda je aktivní obrana hnízda

adaptivní, protože může být neefektivní při odhánění kukaček (Wyllie 1981) a může být lehce zneužita kukačkami pro nalezení hnízda (McLean & Rhodes 1991 in Rothstein & Robinson 1998). Společně hnízdící ptáci jsou lépe schopní chránit svá hnízda před kukačkami (Payne et al. 1985 in Rothstein & Robinson 1998), ale zvýšená aktivita poblíž hnízd může naopak parazity přitáhnout (Skutch 1961 in Rothstein & Robinson 1998). Srovnávací studie australských ptáků neprokázala žádný vztah společenského systému (společné hnízdění versus samostatně umístěná hnízda) a náchylnosti k parazitizmu (Poiani & Elgar 1994 in Rothstein & Robinson 1998). Primární výhodou agresivní obrany hnízda je snad to, že hostitelé využijí přítomnost kukačky jako spouštěče pro odmítnutí vejce (Davies & Brooke 1988).

1.1.12.2 Opuštění parazitovaných hnízd

Jednou z efektivních odpovědí na kukaččí parazitizmus je opuštění hnízda následované novým zahnížděním (Moksnes et al. 1990). Zvláště malí hostitelé kukačky vykazují větší pravděpodobnost, že opustí parazitované hnízdo, zřejmě proto, že mají příliš malé zobáky pro uchopení a vyhození parazitického vejce (Davies & Brooke 1989a). Přestože na severní polokouli nové zahníždění ptáků vyžaduje mnohem nižší náklady než vychování kukačky, Gill (1998 in Rothstein & Robinson 1998) zdůrazňuje, že odmítnutí může být relativně náročné na Novém Zélandu a Austrálii. Mnohé ze zdejších druhů vykazují obzvláště velké nároky na čas a námahu spojenou s opětovným zahnížděním, protože mají složitá hnízda a kladou relativně velká vejce spíše ve 48 hodinovém než ve 24 hodinovém intervalu, který je charakteristický pro většinu ptáků.

1.1.12.3 Vyhození kukaččích vajec

Zdaleka nejlépe zdokumentovanou obranou hostitelů je vyhození nepodobných vajec (Davies & Brooke 1989a,b; Moksnes et al. 1990). Řada hostitelů, kteří mají dlouhou koevoluční historii potýkající se s kukaččím parazitizmem, vykazuje výborné diskriminační schopnosti. Populace ptáků, které nejsou v kontaktu s kukačkami, ale jsou jejich hostitelé nebo alespoň blízcí příbuzní hostitelů, vykazují méně výrazné rozpoznávací chování než populace, které jsou parazitované (Soler et al. 1999; Soler & Møller 1990). Ale Nakamura et al. (1998; in Rothstein & Robinson 1998) podal zprávu o dvou případech, ve kterých si populace uchovaly vysokou úroveň odmítacího chování i v nepřítomnosti parazitizmu. Očividný prudký vzrůst četnosti odmítání vajec v nově parazitované populaci hostitele (Soler et al. 1994 in Rothstein & Robinson 1998)

poskytuje dosud nejpádňější důkaz mikroevolučních procesů způsobených hnízdním parazitizmem (Lotem & Rothstein 1995). Nakamura et al. (1998 in Rothstein & Robinson 1998) podává zprávu o ještě prudších vzrůstech v četnosti odmítání, ale v tomto případě je vzrůst příliš prudký na to, aby byl způsoben výhradně nárůstem alel kódujících odmítání. Hostitel hnízdí v kolonii a odmítací chování je možná získáno směsí genetických faktorů kombinovaných s učením, kdy nezkušení jedinci pozorují odmítací chování zkušenějších příslušníků téhož druhu. Podobná fenotypová plasticita u kukačky obecné byla zaznamenána Brookeem et al. (1996), kdy u rákosníka obecného poklesla frekvence odmítání vajec v důsledku úbytku kukaček. Tito autoři dále popsali sezónní pokles odmítání, který doprovázel sezónní pokles parazitizmu. Flexibilní obrany hostitelů jsou výhodné, jestliže odmítání způsobuje škody a úroveň parazitace vykazuje změny v kratším časovém období.

Experimentální důkazy podporují hypotézu, že hostitelé rozpoznávají svá vlastní vejce procesem učení (Lotem et al. 1995). Poprvé hnízdící hostitelé akceptují vejce, zatímco starší je vyhazují (Lotem et al. 1992, 1995). Variabilita vajec hostitelů ve snůšce může nicméně omezit schopnost hostitelů rozeznat mimetická kukaččí vejce a zvýšit šanci, že ptáci odmítnou některé z vlastních vajec, pokud jsou nějakým způsobem neobvyklá (Lotem et al. 1995). Když se takové chyby v rozeznávání objeví v neparazitovaném hnízdě a když je úroveň parazitizmu nízká, pravděpodobně dojde k tomu, že druhy, které odmítají a neodmítají vejce, budou koexistovat v evoluční rovnováze nebo že se přijetí vajec stane adaptivnější volbou všech jednotlivců (Takasu et al. 1993 in Rothstein & Robinson 1998). Avšak zdokumentování chyb v rozeznávání vajec je obtížné. Příležitostné zmizení nějakého, ale ne všech hostitelských vajec z neparazitovaného hnízda druhů, které odmítají vejce, není důkazem chyb v rozeznávání, protože takové případy částečné redukce snůšky se vyskytují i u akceptorů a mohou být způsobeny částečnou predací snůšky (Røskaft et al. 1988 in Rothstein & Robinson 1998).

1.1.12.4 Rozpoznávání mlád'at

Všeobecná vzácnost mimikry mlád'at v systému kukačka-hostitel vede k názoru, že odmítnutí mlád'at je neadaptivní kvůli vysoké pravděpodobnosti chyb, pokud si hostitelé zapamatují podobu svých prvních mlád'at (Lotem 1993). Pokud by si totiž zapamatovali podobu mlád'ete kukačky, v dalších snůškách by odmítali svá vlastní mlád'ata.

Ovšem Langmoreová et al. (2003) zjistily, že *Malurus cyaneus*, hostitel kukačky *Chrysococcyx basalis*, opustil 40% hnízd obsahujících mládě tohoto parazita a 100% hnízd s mládětem kukačky *Chrysococcyx lucidus*, která je příležitostným parazitem druhu *Malurus cyaneus*. Langmoreová et al. (2003) dále tvrdí, že diskriminace hostitelů vůči mládřatům parazitů zapříčinila vývoj mimikry mládřat *Chrysococcyx basalis*. Tudíž diskriminace hostitelů proti mládřatům parazitů je možná, což naznačují i pozorování z lokality, kde jsem prováděla svůj výzkum (Grim et al. 2003).

1.2 BIOLOGIE KUKAČKY OBECNÉ

Kukačka obecná – *Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758)

1.2.1 Systematické zařazení druhu

Kukačka obecná (*Cuculus canorus* Linnaeus, 1758) náleží do podčeledi *Cuculinae*, čeledi *Cuculidae*, podřádu *Cuculi* (kukačky) a řádu *Cuculiformes*. Řád *Cuculiformes* se dělí na dva podřády: *Musophagi* (turakové) – sem patří 17 až 18 druhů lesních ptáků z Afriky, a *Cuculi* (kukačky), 130 druhů obývajících všechny kontinenty kromě studených oblastí a některých oceánských ostrovů (např. Azory, Havajské a Galapážské souostroví). Sibley (1960 in Hudec 1983) prokázal příbuznost obou podřádů elektroforézou bílkovin. Naproti tomu jsou oba podřády natolik odlišné, že se někdy jejich příbuznost popírá.

Podřád kukaček má jedinou čeleď kukačkovitých (*Cuculidae*) se 7 podčeledmi: Podčeleď *Cuculinae* – kukačky příživné, zahrnuje 47 druhů v Eurasii, Indoaustralii, Polynésii a na Novém Zélandu. *Coccyzinae* – kukačky sojčí, sem náleží 8 druhů v Severní a Jižní Americe, jsou často spojovány s podčeledí *Phaenicophaeinae* – kukačky pokrovní, jejichž 20 druhů se vyskytuje v Americe, Africe a Indonézii. Do podčeledi *Crotophaginae* – sukavci, patří 4 druhy žijící v tropické Americe. *Couinae* – kukačky hedvábné zahrnují 10 druhů na Madagaskaru. Do podčeledi *Centropodinae* – kukačky ostruhaté, patří 28 druhů v Africe, Asii, Australii a na Šalamounových ostrovech.

V palearktické oblasti hnízdí 9 druhů (3 rody), 8 druhů z podčeledi *Cuculinae* a 1 druh z podčeledi *Centropodinae*. V ČR hnízdí jediný druh – kukačka obecná euroasijská (*Cuculus canorus canorus* L.), ale je tu možnost řídkého zatoulání několika dalších druhů (Hudec 1983).

1.2.2 Rozšíření a vnitrodruhové dělení

Kukačka obecná má palearktický typ rozšíření, s areálem zasahujícím ze severu i do orientální oblasti. Zimoviště evropských populací leží v Africe jižně od Sahary, východnější populace zimují v jižní Arábii, Přední a Zadní Indii a na indonéských ostrovech včetně Nové Guineje. Většinu areálu obývá kukačka obecná eurasijská, *Cuculus canorus canorus* L., 1758. Pyrenejský poloostrov, Baleáry a atlaské země severní Afriky obývá k. o. iberská (*C. c. bangsi* Oberholser, 1919), střední Asii k. o. středoasijská (*C. c. subtelephonus* Zarudny, 1914). V Asii žijí ještě dva další poddruhy (Hudec 1983).

1.2.3 Morfologie

Šat dospělých samečků

Vrch těla a křídel je břidlicově šedý, hrdlo, vole a strany krku světle šedé, spodina těla bílá s úzkým tmavým příčkováním. Letky jsou šedočerné s bílými příčkami na vnitřních praporech. Ocas je dlouhý, stupňovitý, s jednotlivými péry břidlicově šedými až modrošedými, s bílými skvrnami na koncích a s malými bílými skvrnami podél ostnu a na vnějším lemu vnitřního praporu.

Šat dospělých samic

Šedá morfa: Vypadají stejně jako samečci, s rezavým nádechem na hlavě, voleti a stranách krku. Rezavá morfa (vzácná): Vrch těla je rezavý s černohnědým příčkováním, které je na rezavě červeném kostřeci nahrazeno úzkými černými osténkovými skvrnami. Spodina je bělavá, vole a hrdlo s rezavým nádechem. Od hrdla až ke spodním ocasním krovkám je tmavé příčkování. Vnější prapory letek jsou rezavohnědě skvrnité. Ocas je rezavě červený s černými příčkami a bílými skvrnami.

Šat mlád'at

V týle je bílá skvrna, vrch těla je buď tmavohnědý, nebo popelavě šedý až šedohnědý, s rezavými skvrnami a pásy a bílými okraji jednotlivých per, spodina je bělavá s tmavohnědým příčkováním. Zobák je rohově černý kromě žlutého kořenu spodní čelisti. Nohy jsou žluté, drápy rohově žluté, duhovka oranžová až jasně žlutá.

Pelichání mlád'at i dospělých začíná koncem července a začátkem srpna a pokračuje v zimovištích v listopadu až březnu (Hudec 1983).

Rozměry naší populace (Hudec 1983):

Křídlo: samec – 226.0 mm, samice – 216.2 mm

Ocas:	samec – 179.4 mm, samice – 175.0 mm
Zobák:	samec – 19.4 mm, samice – 21.0 mm
Běhák:	samec – 22.2 mm, samice – 24.3 mm
Hmotnost:	samec – 131.5 g, samice – 119.8 g

Hlas

Samice se ozývá klokotavým hlasem „kliklikliklikliklikli“. Samec kuká, obhazuje tímto hlasem své teritorium. Často první nebo i druhou slabiku zdvojuje, takže kukání pak zní jako „kuku–ku, kuku–ku“ nebo „ku–kuku, ku–kuku“. Kukání prokládá zvláštním zlobným chechtáním, hrdelně vyraženým „chva–chva–chva–chva–chva“ (Bouchner 1972). Mláďata se ozývají rychlým žadonícím voláním „si–si–si–si“, které nápadně připomíná volání mláďat hostitele kukačky (u rákosníka obecného: Davies et al. 1998).

1.2.4 Rozšíření v ČR

Běžně se rozmnožuje po celém území, od nížin až do hor. Vyskytuje se i v nejvyšších horských pásmech.

Obývá prostředí lesnaté krajiny, zaletuje i na louky, pole a do pobřežních porostů toků a vodních nádrží. Za tahu se vyskytuje i ve zcela otevřené krajině.

1.2.5 Tah

Kukačka obecná je tažný pták se zimovištěm v rovníkové a jižní Africe až po Kapsko, projevuje značnou věrnost k místu narození.

Přílet probíhá během dubna s maximem ve druhé a třetí dekádě, s dozníváním v první dekádě května. Odlet starých ptáků se koná během srpna s maximem ve druhé polovině měsíce, mladí jedinci odlétají po celé zemi.

1.2.6 Potrava

Dospělé kukačky se živí výhradně živočišnou stravou, hlavně housenkami (rody *Mamestra*, *Phlogophora*, *Pieris*, *Vanessa* aj.), dále brouky, motýly, vážkami, kobylkami atd. Požirá i velmi ochlupené housenky. Potravu sbírá na zemi i ve větvích stromů a keřů. Na zemi nalezená drobnější kořist je pozřena ihned, větší je odnesena napřed na vyvýšené místo. Bylo pozorováno, že v koruně stromu sbírala kukačka housenky na spodní straně listů tak, že k nim vzlétala zespodu a sezobla je v letu (Hudec 1983).

Mlád'ata pozřou vše, co jim přinesou pěstouni. Grim & Honza (1997) zkoumali rodičovskou péči rákosníků obecných ke svým mladým a k mlád'atům kukačky. Zjistili, že zastoupení nejčastěji lovených skupin (Diptera, Araneida, Sternorrhyncha) je velmi podobné u mlád'at kukaček i rákosníků. Průměrná délka kořisti přinášené vlastním mladým byla 8,0 mm, zatímco mlád'atům kukačky 7.1 mm. Počet jednotlivých kusů za hodinu přinášených vlastním mlád'atům byl 4.3 a mladým kukačky 7.5. Mladé kukačky byly krmeny více než trojnásobným množstvím potravy (69.3 mg.h^{-1} sušiny), než mlád'ata rákosníka (20.8 mg.h^{-1}). Tyto výsledky ukazují, že jedno kukaččí mládě je krmeno stejně jako průměrná snůška (3.5 mladých) rákosníka obecného. Podrobnější analýza (Grim & Honza 2001a) ukázala, že přítomnost kukačky v hnízdě má zřejmě vliv na selektivitu potravního chování hostitele – rákosníci obecní krmí velké mládě kukačky přinášejí hmyz menší velikosti než malým mlád'atům (celkové množství kořisti však stoupá), což jsou především mšice a juvenilní pavouci. Změna selektivity potravního chování tedy druhotně ovlivňuje i kvalitativní složení přinášené potravy (Grim & Honza 2001a).

2. METODY A MATERIÁL

2.1 Studované druhy

Rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus* Hermann, 1804)

Je menší než vrabec, velmi podobný rákosníku zpěvnému.

Rozměry naší populace (Hudec 1983)

Křídlo:	samec – 67.2 mm, samice – 66.3 mm
Ocas:	samec – 53.6 mm, samice – 53.1 mm
Zobák:	samec – 11.5 mm, samice – 11.7 mm
Běhák:	samec – 22.0 mm, samice – 21.3 mm
Hmotnost:	samec – 12.0 g, samice – 12.6 g.

Shora je celý narezavěle hnědý, včetně kostřece, na spodině bělavý s okrovým nádechem, na bocích do rezava. Kolem očí je bělavý lem, šídlovitý zobák světleji hnědý a nohy tmavěji šedé. Lze jej často spatřit při přeletu mezi trsy rákosu, létá prudce a vlnitě s částečně rozevřeným ocasem. Vyskytuje se jednotlivě, nejčastěji v čistých porostech rákosu, třeba i malé rozlohy.

Hlas: Zpěv je rozčleněn do dvouslabičných prvků jako „tyri-tyri-čerck-čerck-čiry-čiry“, varování je hlasité „škarr“, vábení hlubší „tšarr“.

Rákosník obecný je u nás běžně hnízdící druh. Na jaře přilétá v druhé půli dubna a začátkem května, odlétá v srpnu a září (Hudec 1983).

Je typickým druhem rákosin. Na rozdíl od rákosníka velkého obývá hustší porosty, ale se slabšími stébly. Na přítomnosti vody v porostu je méně závislý než rákosník velký. Hnízdí jednotlivě, ale často v tzv. volných koloniích.

Hnízdo je umístěno většinou na rákosu obecném, někdy na orobinci úzkolistém. Materiál pro stavbu hnízda je vždy starý, hlavní složkou je rákos, někdy psineček bílý nebo chmýří topolu. Vnější průměr hnízda je 7.9 cm; průměr kotlinky 4.7 cm; výška hnízda 7.7 cm; hloubka kotlinky 5.0 cm (Hudec 1983). Doba hnízdění viz Graf 1. Počet vajec ve snůškách je většinou 4, méně často 3 a 5 vajec, zřídka 2, 1 a 6 vajec. Rozměry vajec jsou 17.94 x 13.10 mm, hmotnost průměrně 1.79 g. Na šedobílém nebo nazelenalém podkladě bývají husté šedohnědé a olivově zelené skvrny a obláčky, hustší u tupého pólu (Obr. 1). Snášení vajec probíhá denně, sezení začíná večer před snesením posledního vejce. Doba sezení je pro jednotlivé vejce 12-13 dní. Doba hnízdní péče je průměrně 11 dní (vlastní data). Potravu přinášenou mláďatům tvoří především pakomáři

(Chironomidae), pavouci (Araneida) a mšice (Aphidoidea) (Grim & Honza 1996), což je potrava vhodná i pro mláďata kukačky.

Rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus* Linnaeus, 1758)

Je největší z rákosníků, menší než kos.

Rozměry naší populace (Hudec 1983)

Křídlo:	samec – 96.6 mm, samice – 94.3 mm
Ocas:	samec – 78.3 mm, samice – 73.9 mm
Zobák:	samec – 16.8 mm, samice – 15.5 mm
Běhák:	samec – 28.9 mm, samice – 26.2 mm
Hmotnost:	samec – 32.4 g, samice – 32.0 g.

Celkové zbarvení je hnědé, na hřbetní straně tmavší, na břišní světlejší. Zobák je silnější, šídlovitý, dlouhý asi jako hlava. Ze všech rákosníků jej lze spatřit nejsnadněji, často přeletuje vlnovitě nad rákosinami. Vyskytuje se jednotlivě, nejčastěji ve větších rákosinách.

Hlas: Vábení „tak-tak“, varování „krrrr“, zpěv „karre-karre-kit-kit-kürr-kürr“.

Rákosník velký je pravidelně hnízdící druh na celém území České republiky. V 60. až 70. letech 20. století byl stejně početný jako rákosník obecný (Hudec 1975). Současný rozdíl v početnostech obou druhů na studované lokalitě viz Výsledky práce.

Jarní přílet probíhá hlavně v druhé půli dubna do začátku května, odlétá koncem srpna a v září. Vyskytuje se pouze v rákosinách s trvalou vodou, vyhledává zejména staré porosty rákosu nebo orobince dostatečně velké rozlohy.

Hnízdí jednotlivě, často ve volných koloniích tam, kde je málo hnízdních možností. Vzdálenost mezi jednotlivými hnízdy je nejméně 7 m. Hnízdo bývá umístěno zpravidla nedaleko okraje porostu, převážně u okraje směrem k vodě. Hnízdo staví v porostech rákosu (*Phragmites* sp.) a orobince (*Typha* sp.), materiálem bývá především rákos obecný, občas i ostřice srstnatá (*Carex hirta*). Vnější průměr hnízda je 9.7 cm; průměr kotlinky 6.1 cm; výška hnízda 11.0 cm; hloubka kotlinky 6.0 cm (Hudec 1983). Časový průběh začátku hnízdění viz Graf 1. Počet vajec ve snůškách je nejčastěji 5, dále 4, zřídka 6, 2 a 3 vejce.

Tvar vejce bývá vejčitý, rozměry jsou průměrně 22.51 x 16.09 mm, průměrná hmotnost vejce je 3.05 g. Na modravém nebo modravě nazelenalém podkladě jsou pokryta popelavě šedými a olivově zelenými skvrnami, které tvoří u tupého pólu někdy věneček nebo čepičku. Celý povrch bývá kryt jemnými šedými tečkami (Obr. 2). Vejce

jsou snášena denně, sezení začíná po snesení posledního vejce. Délka sezení kolísá mezi 11-15 dny, nejčastěji je 14 dní (Hudec 1983). Délka hnízdní péče je 10-12 dní. Mláďata krmí převážně hmyzem s měkkou kutikulou (Grim 1999) a je tedy z potravního hlediska vhodným hostitelem kukačky obecné.

2.2 Studijní plocha

Výzkum jsem prováděla na lokalitě Lužické rybníky nacházející se na jižní Moravě, severně od obce Lužice, asi 40 km jižně od Brna (Obr. 7,8). Geografické souřadnice jsou 16°49' v.z.d., 47°40' s.z.š.

Celé území leží v teplé klimatické oblasti. Průměrná roční teplota je 9.4°C. Roční úhrn srážek je 495-550 mm. Nadmořská výška území nepřesahuje 200 m n.m. Z půdních typů převládají nivní půdy a tmavé půdy lužních lesů. Lokalita náleží do geomorfologické soustavy Vídeňská pánev, do celku Dolnomoravský úval (Demek 1987).

Studijní plocha zahrnuje 12 umělých, eutrofických rybníků užívaných pro chov ryb (Obr. 9). Liší se svou velikostí od 1.0 do 25.9 ha, s průměrem 16.6 ha. Pro rybníky je typická litorální vegetace tvořená z velké části dvěma dominantními druhy rákosem obecným (*Phragmites australis*) a orobincem úzkolistým (*Typha angustifolia*). Méně často zastoupené druhy jsou orobinec široolistý (*Typha latifolia*) a ostřice pobřežní (*Carex riparia*). Rybníky většinou obklopuje listnatý les, křoviny a louky.

2.3 Metodika

Výzkum na Lužických rybnících byl prováděn v období od začátku června 2003 do půli července 2003.

Systematicky jsem s terénními spolupracovníky (viz Poděkování) v litorálních porostech rákosu obecného a orobince úzkolistého vyhledávala hnízda rákosníka obecného a velkého. Každému nalezenému hnízdu bylo přiděleno číslo umístěné na barevné plastické nálepce na vegetaci v blízkosti hnízda.

Při nalezení hnízda bylo zaznamenáno, kterému druhu náleží, zda je prázdné, či zda v něm jsou vejce. Pokud bylo hnízdo prázdné, bylo zaznamenáno, zda v jeho blízkosti zpíval či varoval rákosník. V kladném případě se dalo předpokládat, že do hnízda začnou jeho majitelé v příštích dnech klást vejce. V záporném případě se lze domnívat, že je hnízdo staré, ovšem je vhodné hnízdo dále kontrolovat.

Pokud byla v nalezeném hnízdě vejce, zaznamenali jsme jejich počet a pokud byla v hnízdě 3, 4 nebo 5 vajec, provedli jsme tzv. „vodní test“. Spočívá v tom, že se vejce ponoří do vody, podle jeho polohy je možno odhadnout uplynulou dobu inkubace. Čím je doba inkubace delší, tím více se vejce vynořuje nad hladinu. Čerstvě snesené vejce leží na dně nádoby s vodou. Více nasezené vejce se ve vodě vznáší. Vejce před líhnutím ční špičkou nad hladinu.

Dále byla orientačně zjišťována teplota vajec pro posouzení, zda-li jsou zahřívána či nikoliv. Pokud se domníváme, že rodiče vejce nezahřívají, lze do hnízda umístit dvě překřížená stébla např. rákosu. Jestli jsou při následné kontrole nalezena v nezměněné pozici, je jisté, že rodiče hnízdo opustili.

Hnízda byla průběžně kontrolována, dokud se nevylíhla mláďata. Ta byla potom pro individuální rozlišení označena černým fixem na prstech. Mláďata byla vážena a byla jim změřena délka běháku (tarsometatarsus). Měření a vážení bylo prováděno v den 0 (den, kdy se mláďata vylíhla), 2, 3, 7, 8 a 10. Ve dny 2, 3, 7, a 8 se hnízda filmovala 1.5 hodiny a nahrávka byla později analyzována. Takto se zjišťovala frekvence krmení a doba zahřívání. Hnízda byla kontrolována i v následujících dnech až do doby, než je všechna mláďata opustila.

Byla také vedena registrace nálezů kukaččích vajec v hnízdech rákosníků. Kukaččí mládě bylo měřeno a váženo v dny 0, 5, 10, 12, 14, 16 atd. až do opuštění hnízda. Parazitace byla považována za úspěšnou, jestliže kukaččí mládě samo opustilo hnízdo. Hnízdni úspěšnost byla definována počtem mláďat kukačky, která sama opustila hnízdo, vzhledem k počtu nakladených kukaččích vajec. Počet vylíhnutých mláďat vzhledem k počtu nakladených vajec udává úspěšnost líhnutí. Počet kukaččích mláďat ve věku alespoň 16 dní vzhledem k počtu vylíhnutých mláďat udává úspěšnost vývoje mláďat v hnízdě.

Dále byl prováděn pokus s výměnou mláďat rákosníků obecných v hnízdech. Spočíval v tom, že se dvoudenní mláďata přemístila do hnízda, kde již byla sedmidenní mláďata a tato sedmidenní mláďata byla umístěna do hnízda, kde byla původně dvoudenní mláďata. Sledováním potravního chování rodičů na těchto manipulovaných a dále na kontrolních (tj. nemanipulovaných) hnízdech byly testovány hypotézy o potenciálních diskriminačních mechanismech hostitele rákosníka obecného proti mláďatům kukačky obecné (viz Grim et al. 2003). Ke statistickému zhodnocení těchto hypotéz bude třeba pokračovat ve výzkumu v další sezóně a získat reprezentativnější vzorek, proto výsledky tohoto pokusu zpracuji až v diplomové práci.

3. VÝSLEDKY

3.1 Parazitizmus kukačky obecné v hnízdech rákosníka obecného

Celkem bylo nalezeno 220 hnízd rákosníka obecného. Některá byla nalezena již v období inkubace, jiná v období kladení, do některých hnízd jejich majitelé ještě klást nezačali a do dalších vůbec nekladli. Počet hnízd nalezených až během inkubace je 37, parazitovaných bylo 6 (16.2 %). Z 220 hnízd známe přesnou dobu kladení u 95, z nichž bylo parazitováno 13 hnízd. Procento parazitace zde činí 13.7 %. Hnízd se známým počtem nakladených vajec bylo 28, z nichž bylo 5 parazitováno, což dává úroveň parazitace 17.9 %. V této skupině jsou zahrnuta ta hnízda z předešlé skupiny, u kterých byl přesně zaznamenán počet snesených vajec. Tento údaj pravděpodobně reprezentuje nejlepší odhad parazitizmu, protože jsme u této skupiny znali úplnou historii hnízda (viz také Øien et al. 1998). Parazitace celkového počtu 220 hnízd je 14.5 %, to znamená, že parazitovaných hnízd bylo 32 (Tab 1).

Rákosník obecný opustil 8 parazitovaných hnízd (25 %) a akceptoval vejce parazita v 18 případech (56.3 %) (Tab 2).

Úspěšnost líhnutí v neparazitovaných hnízdech rákosníka obecného je 70.9 % (z 227 vajec se vylíhlo 161 mlád'at). Úspěšnost vývoje mlád'at je 67.3 % (ze 113 vylíhlých mlád'at se 76 dožilo dospělosti; u zbývajících mlád'at chybí údaje).

Kladení u rákosníka obecného začalo 23. května.2003 a poslední snůška začala být snášena 27. června (Graf 1). Střední doba kladení je 9. června.

Kompletně bylo vypredováno 24 hnízd s vejci (21 neparazitovaných a 3 parazitovaná) a 8 neparazitovaných hnízd s mlád'aty (Tab 3).

3.2 Parazitizmus kukačky obecné v hnízdech rákosníka velkého

Bylo nalezeno celkem 35 hnízd rákosníka velkého, z nichž bylo parazitováno 6. Procento parazitace je tedy 17.1 %. Počet hnízd se známou dobou kladení je 9 a parazitována z toho byla 3 hnízda, což dává parazitaci 33.3 %. Hnízd nalezených během inkubace bylo 8 a z nich bylo parazitováno 1 hnízdo, frekvence parazitace je v tedy v tomto souboru 12.5 %. Bylo nalezeno 1 hnízdo se známým počtem nakladených vajec, které nebylo parazitováno (Tab 1).

Rákosník velký opustil 3 hnízda (50 %), jednou došlo k zastavění hnízda (16.7 %) a akceptoval 1 kukaččí vejce (16.7 %).

V případě rákosníka velkého není k dispozici dostatek údajů, tudíž jsem nespočítala hodnoty úspěšnosti líhnutí a vývoje mlád'at a ostatní výsledky je také nutno brát pouze jako orientační.

Kladení u rákosníka velkého začalo 26. května 2003 a poslední snůška začala být snášena 27. června (Graf 1). Střední doba kladení je 10. června.

Kompletně byla vypredována 2 hnízda (obě neparazitovaná) s vejci a 1 neparazitované hnízdo s mlád'aty (Tab 3). U ostatních hnízd není osud přesně znám.

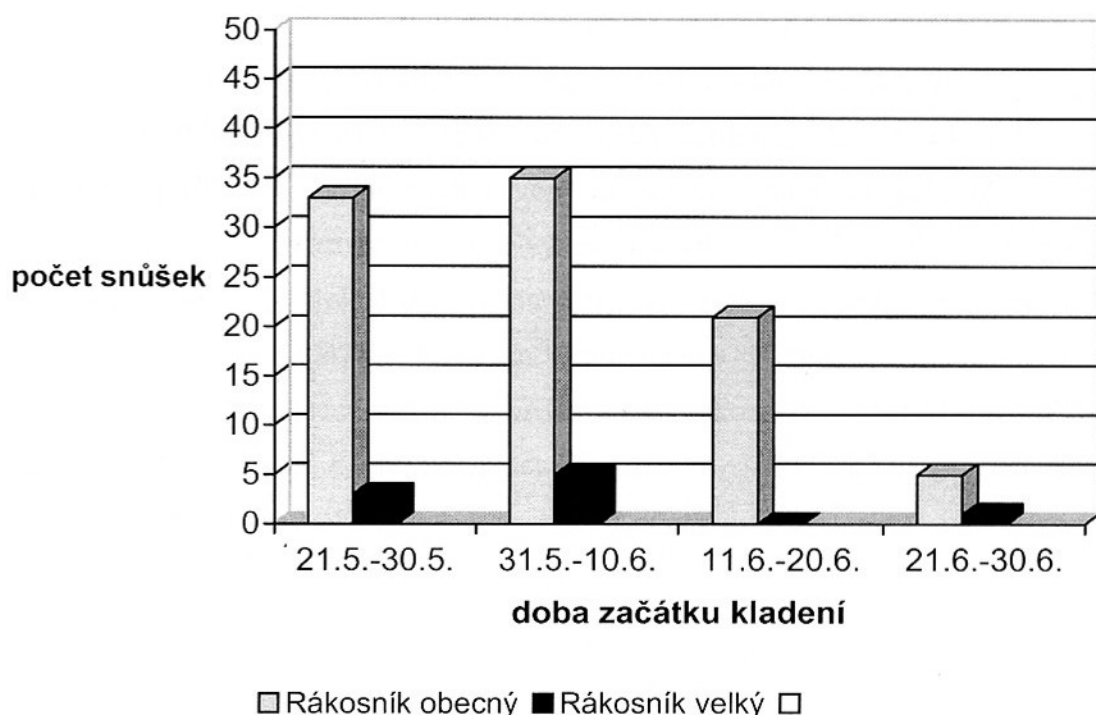
Tabulka 1. Parazitace hnízd rákosníka obecného (R. o.) a rákosníka velkého (R. v.).
 N_{par} = počet parazitovaných hnízd; % par. = procento parazitizmu

	N		N_{par}		% par.	
	R.o.	R.v.	R.o.	R.v.	R.o.	R.v.
Počet hnízd se známou dobou kladení	95	9	13	3	13.7	33.3
(Z toho hnízd se známým počtem nakladených vajec)	28	1	5	0	17.9	0
Počet hnízd nalezených během inkubace	37	8	6	1	16.2	12.5
Počet hnízd nedostatečně sledovaných	88	18	13	2	14.8	15.4
Celkový počet nalezených hnízd	220	35	32	6	14.5	17.1

Tabulka 2. Výsledek hnízdění na parazitovaných hnízdech

	Rákosník obecný		Rákosník velký	
	n	%	n	%
Počet opuštěných hnízd	8	25.0	3	50.0
Počet zastavěných hnízd	0	-	1	16.7
Počet akceptovaných vajec	18	56.3	1	16.7
parazita				
Počet hnízd s neznámým osudem	6	18.7	1	16.7
Celkový počet parazitovaných hnízd	32	100	6	100

Graf 1. Histogram kladení vajec rákosníka obecného (n=95) a velkého (n=9). Zahrnuta jsou pouze hnízda se známou dobou kladení.



Tabulka 3. Predace hnízd rákosníka obecného, rákosníka velkého a kukačky obecné

	Rákosník obecný		Rákosník velký		Kukačka obecná	
	n	%	n	%	n	%
Vypredovaná hnízda s vejci	21	11.2	2	6.9	3	7.9
Vypredovaná hnízda s mládřaty	8	4.2	1	3.4	4	10.5
Celkový počet predovaných hnízd	29	15.4	3	10.3	7	18.4
Celkový počet hnízd	188		29		38	

Úspěšnost líhnutí kukačky obecné byla celkově 42.1 %, kdy se ze 38 nakladených vajec vylíhlo 16 mládřat. 3 vejce kukačky byla vypredována. Úspěšnost vývoje mládřat činila 28.6 %, ze 14 mládřat dospěli 4 jedinci. Víme, že byla vypredována 4 mládřata. Domnívám se, že míra predace vajec i mládřat byla mnohem

vyšší. Údaje však nejsou kompletní, protože všechna hnízda nebyla kontrolována, což do jisté míry zkresluje výsledky.

Zjistila jsem, že procento parazitace rákosníka obecného na Lužických rybnících v roce 2003 je 14.5 % a rákosníka velkého 17.1 %. Obě hodnoty se mezi sebou významně neliší ($\chi^2 = 0.14$, $df = 1$, $P > 0.05$). Po srovnání úspěšnosti líhnutí rákosníka obecného a kukačky obecné je zřejmé, že se mezi sebou liší na signifikantní úrovni ($\chi^2 = 4.05$, $df = 1$, $P < 0.05$). Kukačka obecná měla nižší úspěšnost líhnutí (42.1 %) než rákosník obecný (70.9 %). Úspěšnosti vývoje mláďat rákosníka obecného (67.3 %) a kukačky obecné (28.6 %) se mezi sebou významně neliší ($\chi^2 = 2.96$, $df = 1$, $P > 0.05$). Nevýznamný výsledek je zřejmě dán malou velikostí vzorku pro kukačku. Úspěšnosti líhnutí a úspěšnosti vývoje mláďat jsem nesrovnávala s rákosníkem velkým pro nedostatek údajů. Dále jsem srovnala predovanost rákosníka obecného (15.4 %), rákosníka velkého (10.3 %) a kukačky obecné (18.4 %) a zjistila jsem, že se významně neliší ($\chi^2 = 0.70$, $df = 1$, $P > 0.05$).

4. DISKUZE

Podle Daviese & Brookea (1988) může rákosník někdy kukaččí vejce z hnízda vyhodit. To mohlo do jisté míry naše výsledky ovlivnit tak, že námi zjištěná frekvence parazitace je nižší než skutečná frekvence (viz Øien et al. 1998). U 12 hnízd rákosníka obecného došlo ke snížení počtu vajec ve snůšce, což mohlo být způsobeno dospělou kukačkou, která následně snesla do hnízda vejce, jež bylo poté rákosníky vyhozeno. Ovšem příčinou mohlo být také například rozbití vejce rodiči (rejection error) nebo predace kukačkou, aniž poté snesla vejce. Pokud budeme počítat s první možností (12 vyhozených vajec parazita), potom by z 220 hnízd rákosníka obecného bylo parazitováno 47, což předpokládá úroveň parazitizmu 21.3 %. U rákosníka velkého došlo ke snížení počtu vajec ve snůšce v 5 případech, což by zvýšilo parazitaci na 31.4%.

Zjištěná střední doba kladení vajec rákosníka velkého je 10. června, pro rákosníka obecného pak 9. června. Kleven et al. (1999) zjistili na stejné lokalitě v letech 1995-1998 střední dobu kladení rákosníka velkého 31. května. a rákosníka obecného 9. června. Kleven et al. (1999) dále uvádějí, že rákosník velký byl parazitován více než rákosník obecný, což se shoduje s našimi daty.

Moksnes et al. (1993) v roce 1992 studoval parazitaci rákosníka obecného a velkého kukačkou obecnou na Lednických rybnících, což je lokalita vzdálená asi 25 km od Lužických rybníků. Bylo parazitováno 18.0 % hnízd rákosníka obecného a 5.3 % hnízd rákosníka velkého (u tohoto druhu se jednalo o malý vzorek, takže nebyly vyvozeny závěry). V roce 2003 jsme na Lužických rybnících zjistili podobnou hodnotu- 14.5 %. Po zahrnutí snůšek, ve kterých došlo ke snížení počtu vajec rákosníka obecného, by u Moksnese et al. (1993) činila frekvence parazitizmu 23.4 %, v případě našich dat 21.3 %. Úspěšnost líhnutí kukačky obecné byla u Moksnese et al. (1993) 30.4 % a úspěšnost vývoje mláďat 42.8 %. U nás má úspěšnost líhnutí kukačky obecné hodnotu 42.1 % a úspěšnost vývoje mláďat 28.6 %.

Øien et al. (1998) v letech 1992-1996 zjišťoval parazitaci rákosníka obecného kukačkou obecnou na lokalitách Lednické a Lužické rybníky. Jeho data se od našich významně neliší. Rákosník obecný zde akceptoval vejce kukačky v 63 % případů (naše výsledky 56 %) a opustil 30 % parazitovaných hnízd (naše výsledky 25%).

Hudec (1975) studoval parazitizmus u rákosníků obecných a velkých v letech 1959-1968. Rákosník obecný byl parazitován v 5.6 % hnízd, pro rákosníka velkého

uvádí hodnotu 15.7 %. Hudec zjistil, že populace rákosníka obecného a rákosníka velkého jsou asi stejně velké. Rákosník velký byl tedy jako hostitel kukačkou obecnou preferován více, zřejmě proto, že je schopen vykrmit parazitické mládě lépe (viz také Kleven et al. 1999). V dalších letech došlo ke zmenšování populace rákosníka velkého, takže kukačka obecná začala více využívat jako hostitele rákosníka obecného.

Brooke a Davies (1988) zjistili na několika lokalitách v Cambridgeshiru (Anglie) v roce 1985 stupeň parazitace u rákosníka obecného 22.5 % a v roce 1986 9.1 %. Brooke et al. (1998) zjistil v roce 1985 na lokalitě Wicken Fen v Anglii úroveň parazitace rákosníka obecného 26 %, v roce 1995-1997 2-6 %. Došlo zde tedy ke snížení velikosti populace kukačky obecné. Brooke et al. (1998) následně doložili také pokles frekvence odmítání parazitických vajec rákosníkem obecným. Snížená frekvence parazitace tedy pravděpodobně vedla ke sníženému užívání hostitelských obranných mechanismů. Na lokalitě Lužické rybníky zůstává parazitace zhruba na stejné úrovni a to je pravděpodobně důvodem, proč stejná zůstává také intenzita hostitelské obrany (Øien et al. 1998, předložená práce).

Celkově ve většině srovnávaných údajů naše výsledky korespondují s daty získanými v dřívějších letech a to jak na mnou sledované lokalitě Lužické rybníky, tak na nedalekých Lednických rybnících.

5. ZÁVĚR

Během měsíců června a července 2003 jsem prováděla výzkum kukačky obecné a jejích dvou hostitelů – rákosníka obecného a velkého – na lokalitě Lužické rybníky.

V tomto období byla pravidelně kontrolována hnízda dvou dominantních druhů pěvců hnízdících v litorální vegetaci těchto rybníků rákosníka obecného a rákosníka velkého. Tyto dva druhy jsou obecně považovány za jedny z nejčastějších hostitelů kukaček.

Bylo nalezeno 220 hnízd rákosníka obecného, která byla parazitována ve 32 případech (14.5 %). Hnízd rákosníka velkého jsme našli 35, z nichž bylo parazitováno 6 (17.1 %). Oba druhy hostitelů se proti parazitaci bránili vyhozením vejce parazita, opuštěním nebo zastavěním parazitované snůšky. Frekvence predace hnízd rákosníka obecného (15.4 %), rákosníka velkého (10.3 %) a hnízd parazitovaných kukačkou obecnou (18.4 %) se od sebe významně nelišily.

Srovnání s literaturou naznačuje, že po zmenšení populace často parazitovaného hostitele rákosníka velkého začala kukačka obecná využívat ve větší míře rákosníka obecného.

Nedostatky práce spočívají v nedostatečném vzorku hnízd rákosníka velkého a v nedůsledné kontrole hnízd obou druhů, které neumožňují vyvodit silnější závěry.

Směr další práce vidím v pokračování sběru dat o parazitaci kukačky obecné na hnízdech rákosníka obecného a rákosníka velkého. Kontroly hnízd by měly být prováděny pečlivěji. V diplomové práci bych ráda shrnula výsledky pozorování za roky 2003 a 2004 a dále testovala hypotézy o potenciálních diskriminačních mechanismech hostitele rákosníka obecného proti mláďatům kukačky obecné (viz Grim et al. 2003).

6. LITERATURA

- Bouchner M. 1972: Atlas obratlovců 3- Ptáci. SPN, Praha.
- Brooke M. de L. & Davies N. B. 1991: A failure host imprinting in the Cuckoo (*Cuculus canorus*) and alternative hypotheses for the maintenance of egg mimicry. *Ethol.* 89: 154-166.
- Brooker M. G. & Brooker L. C. 1991: Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. *Ibis* 133: 406-413.
- Brooker L. C. & Brooker M. G. 1990: Why are cuckoos host specific? *Oikos* 57: 301-309
- 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.
- 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. R. Soc. Lond.* 265: 1277-1282.
- Davies N. B. & Brooke M. de L. 1988: Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Anim. Behav.* 36: 262-284.
- Davies N. B. & Brooke M. de L. 1989a: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *J. Anim. Ecol.* 58: 207-224.
- Davies N. B. & Brooke M. de L. 1989b: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *J. Anim. Ecol.* 58: 225-236.
- Davies N. B., Kilner R. M. & Noble D. G. 1998: Nestling cuckoos, *Cuculus canorus*, exploit hosts with begging calls that mimic a brood. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 673-678.
- Dawkins R. & Krebs J. R. 1979: Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205: 489-511.
- Demek J. 1987: Zeměpisný lexikon ČSR. Hory a nížiny. Academia, Praha.
- Duckworth J. W. 1991: Responses of breeding reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* to mounts of sparrowhawk *Accipiter nisus*, cuckoo *Cuculus canorus* and jay *Garrulus glandarius*. *Ibis* 133: 68-74.

- Gibbs H. L., Sorenson M. D., Marchetti K., Brooke M. de L., Davies N. B. & Nakamura H. 2000: Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407: 183-186.
- Grim T. 1999: Potrava mlád'at rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*). *Sylvia* 35: 93-99.
- Grim T. 2002: Why is mimicry in cuckoo eggs sometimes so poor? *J. Avian Biol.* 33: 302-305.
- Grim T. & Honza M. 1996: Effect of habitat on the diet of reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) nestlings. *Folia Zool.* 45: 31 - 34.
- Grim T. & Honza M. 1997: Differences in parental care of reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) in its own nestlings and parasitic cuckoo (*Cuculus canorus*) chicks. *Folia Zool.* 46: 135-142.
- Grim T. & Honza M. 2001a: Does supernormal stimulus influence parental behaviour of the cuckoo's host? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 322-329.
- Grim T. & Honza M. 2001b: 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.
- Grim T., Kleven O. & Mikulica O. 2003: Nestling discrimination without recognition: a possible defence mechanisms for hosts against cuckoo parasitism? *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)* DOI 10.1098/rsbl.2003.0017.
- Hamilton W. J. & Orians G. H. 1965: Evolution of brood parasitism in altricial birds. *Condor* 67: 361-382.
- Honza M., Moksnes A., Røskaft E. & Stokke B.G. 2001a: How are different common cuckoos *Cuculus canorus* egg morphs maintained? An evaluation of different hypotheses. *Ardea* 89: 341-352.
- Honza M., Picman J., Grim T., Novák V., Capek M. & Mrlík V. 2001b: How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the common cuckoo. *J. Avian Biol.* 32: 249-255.
- Hudec K., 1975: Density and breeding of birds in the reed swamps of southern Moravian ponds. *Acta Sc. Nat. Brno*, 9(6): 1 - 40.
- Hudec K. (ed.) 1983: Fauna ČSSR - Ptáci 3/I. Academia, Praha.
- Janzen D. H. 1980: When is it co-evolution? *Evolution* 34: 611-612.
- Kleven O., Moksnes A., Røskaft E. & Honza M. 1999: Host species affects the growth rate of cuckoo (*Cuculus canorus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 41-46.

- Kruger O. & Davies N. B. 2002: The evolution of cuckoo parasitism: a comparative analysis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 375-381.
- Krejčí M. 1993: Hnízdní parazitismus kukačky obecné *Cuculus canorus canorus* L. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta UP Olomouc.
- Langmore N. E., Hunt S. & Kilner R. M. 2003: Escalation of a coevolutionary arms-race through host rejection of brood parasitic young. *Nature* 422: 157-160.
- Lotem A. & Rothstein S. I. 1995: Cuckoo host coevolution - from snapshots of an arms-race to the documentation of microevolution. *Trend Ecol. Evol.* 10: 436-437.
- Lorenzana J. C. & Sealy S. G. 1998: Adult brood parasites feeding nestlings and fledglings of their own species: A review. *J. Field Ornitol.* 69: 364-375.
- Lotem A. 1993: Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature* 362: 743 - 745.
- Lotem A., Nakamura H. & Zahavi A. 1992: Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: A possible evolutionary equilibrium. *J. Behav. Ecol.* 3: 128-132.
- Lotem A., Nakamura H. & Zahavi A. 1995: Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *J. Anim. Behav.* 49: 1185-1209.
- Marchetti K. 1992: Costs to host defense and the persistence of parasitic cuckoos. *Proc. R. Soc. Lond. B* 248: 41-45.
- Marchetti K., Nakamura H. & Gibbs H. L. 1998: Host-race formation in the common cuckoo. *Science* 282: 471-472.
- Moksnes A. & Røskaft E. 1989: Adaptations of meadow pipits to parasitism by the common cuckoo. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 25-30.
- Moksnes A. & Røskaft E. 1995: Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *J. Zool.* 236: 625-648.
- Moksnes A., Røskaft E., Bičík V., Honza M. & Øien I. J. 1993: Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism on *Acrocephalus* warblers in southern Moravia in The Czech Republic. *J. Ornithol.* 134: 425-434.
- Moksnes A., Røskaft E., Braa A.T., Korsnes L., Lampe H.M. & Pedersen H.C. 1990: Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behav.* 116: 64-89.
- Moksnes A., Røskaft A., Hagen G. L., Honza M., Mork C. & Olsen P. H. 2000: Common cuckoo *Cuculus canorus* and host behaviour at reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* nests. *Ibis* 142: 247-258.

- Øien I. J., Honza M., Moksnes A., & Røskaft E. 1996: The risk of parasitism in relation to distance from reed warbler nests to cuckoo perches. *J. Anim. Ecol.* 65: 147 - 153.
- Øien I. J., Moksnes A. & Røskaft A. 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., Moksnes A., Røskaft E. & Honza M. 1998: Costs of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism to reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *J. Avian Biol.* 29: 209-215.
- Redondo T. 1993: Exploitation of host mechanisms for parental care by avian brood parasites. *Etología* 3: 235 - 297.
- Røskaft E., Moksnes A., Stokke B. G., Bičík V. & Moskát C. 2002: Aggression to dummy cuckoos by potential european cuckoo hosts. *Behav.* 139: 613-628.
- Rothstein S. I. 1990: A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481 - 508.
- Rothstein, S. I. 1992: Brood parasitism, the importance of experiments and host defences of avifaunas on different continents. *Proc. VII Pan-Afr. Orn. Congr.* 521-535.
- Rothstein S. I. 2001: Relic behaviours, coevolution and the retention versus loss of host defences after episodes of avian brood parasitism. *J. Anim. Behav.* 61: 95-107.
- Rothstein S. & Robinson S. 1998: The evolution and ecology of avian brood parasitism. Oxford University Press, Oxford.
- Sealy S.G. & Lorenzana J.C. 1997: Feeding of nestling and fledgling brood parasites by individuals other than the foster parents: a review. *J. Zool.* 75: 1739-1752.
- Soler J. J., Martínez J. G., Soler M. & Møller A. P. 1999: Genetic and geographic variation in rejection behavior of cuckoo eggs by european magpie populations: An experimental test of rejecter-gene flow. *Evolution* 53: 947-956
- 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.* 1: 89-94.
- 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., Martínez J.G. & Soler J. J. 1999: Nest defence by Magpies (*Pica pica*) and the brood parasitic Great Spotted Cuckoos (*Clamator glandarius*) in parasitized and unparasitized nests. *J. Ornithol.* 140: 199-205.
- Soler M. & Møller A. P., 1990: Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie hosts. *Nature* 343: 748 - 750.

- Stokke B. G., Moksnes A., Røskoft E., Rudolfsen 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. 266: 1483-1488.
- Vošlajerová K. & Honza M. 2003: Vyhazovací chování kukačky obecné. Živa 2/2003: 79-81.
- Wyllie I. 1981: The cuckoo. London, Batsford.

PŘÍLOHY



Obr. 1. Hnízdo rákosníka obecného se snůškou (převzato z Krejčí M. 1993)



Obr. 2. Hnízdo rákosníka velkého se snůškou (převzato z Krejčí M. 1993)



Obr. 3. Parazitované hnízdo rákosníka obecného (autor O. Mikulica)



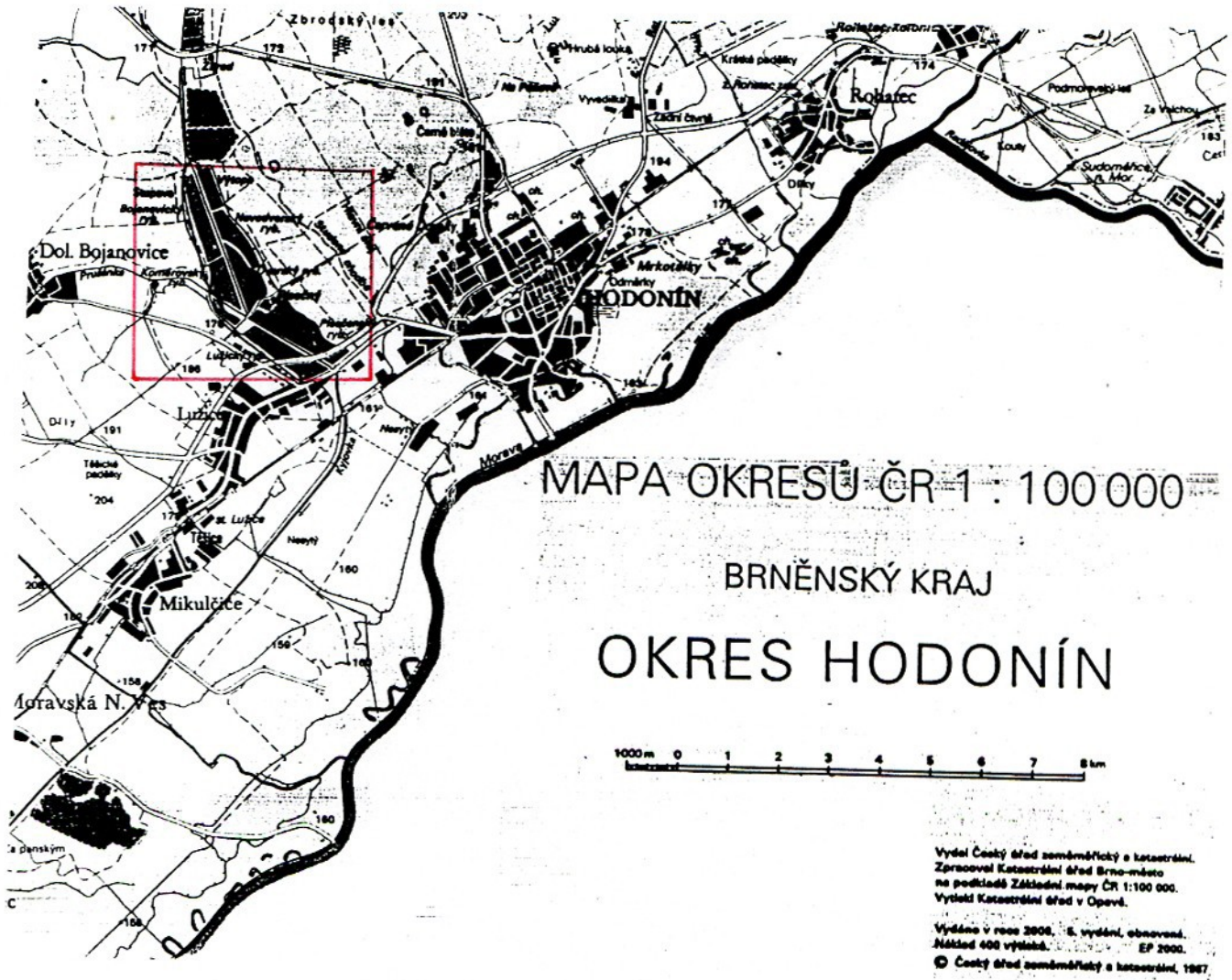
Obr. 4. Mládě kukačky vyhazuje vejce rákosníka obecného (autor O. Mikulica)



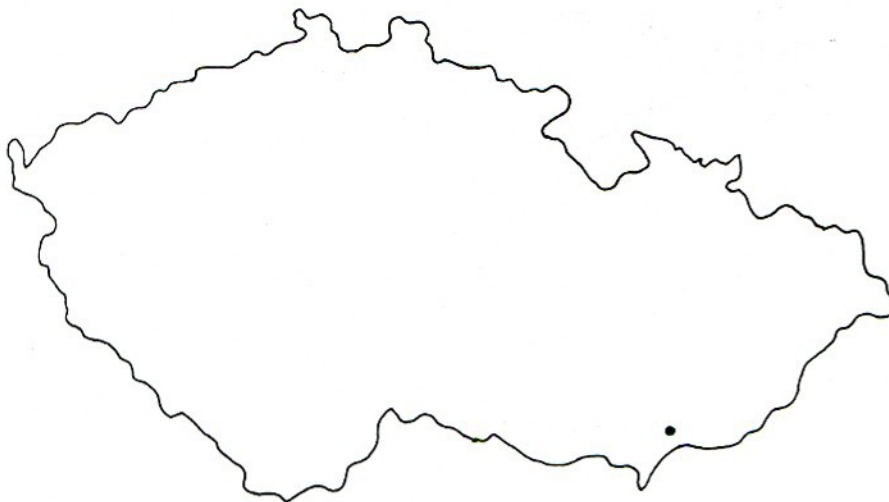
Obr. 5. Rákosník obecný krmící mládě kukačky (autor O. Mikulica)



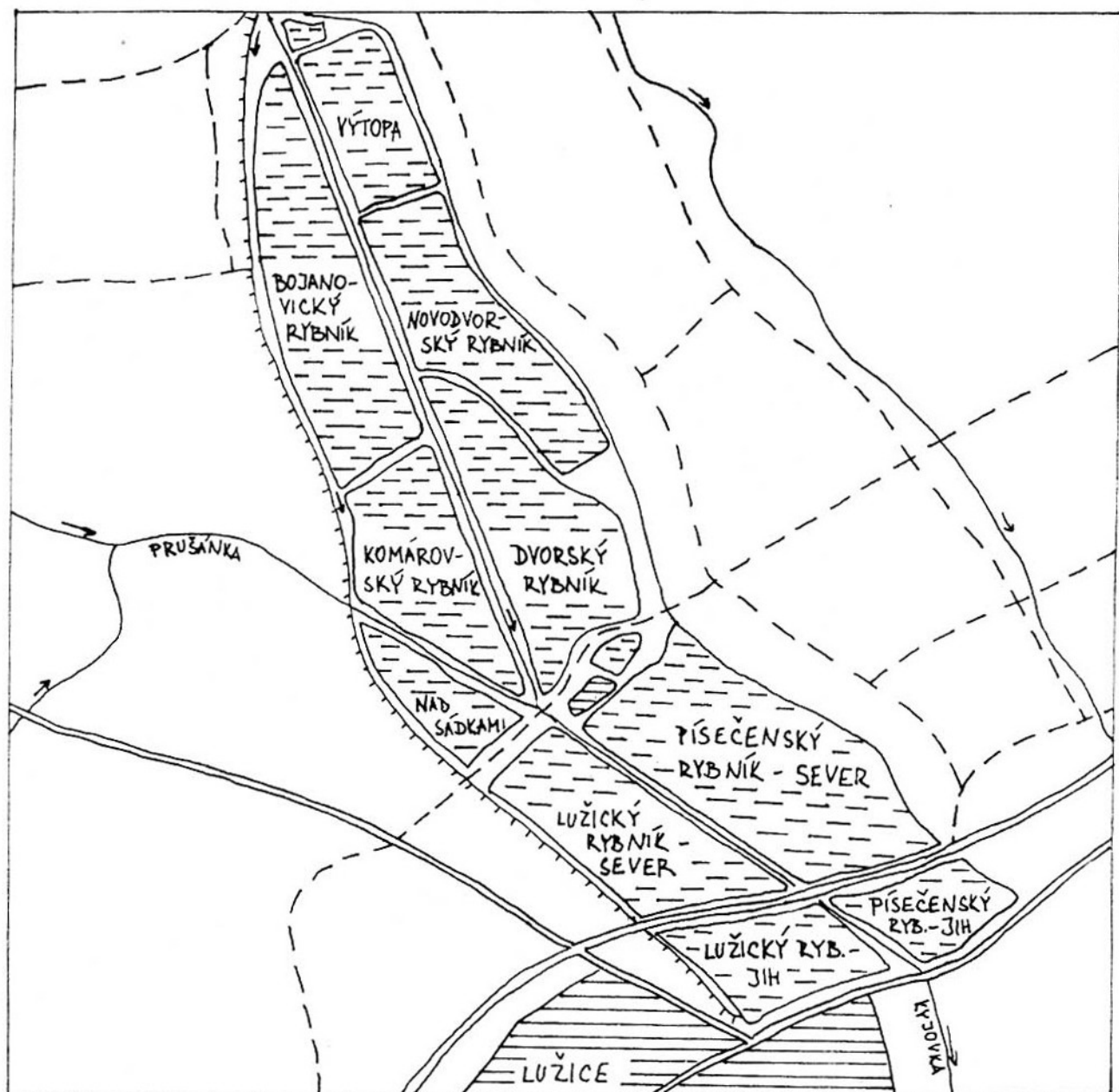
Obr. 6. Dospělá kukačka obecná (autor O. Mikulica)



Obr. 7. Mapa okresu Hodonín s vyznačenou lokalitou



Obr. 8. Umístění studované lokality v ČR



Obr. 9. Nákres lokality Lužické rybníky

-  vodní plocha
-  město, obec
-  vodní tok
-  umělý vodní tok
-  komunikace