

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DISKRIMINACI
PARAZITICKÝCH VAJEC JEJICH HOSTITELI**

Bakalářská práce

Jana Weiszensteinová

B1501: Biologie - Geologie a ochrana životního prostředí

Prezenční studium

Vedoucí práce: **Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.**

Olomouc 2009

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně za použití uvedených zdrojů a literatury.

V Olomouci dne

.....

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala především vedoucímu mé bakalářské práce, doc. Tomáši Grimovi, za odborné vedení, poskytnutí potřebné literatury a pomoc při zpracování samotného textu. Zvláště pak za jeho čas a energii, které investoval do veškerých úkonů, jimiž se na vzniku této práce podílel.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Jana Weiszensteinová

Název práce: Faktory ovlivňující diskriminaci parazitických vajec jejich hostiteli

Typ práce: bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2009

Abstrakt:

Během koevolučních závodů ve zbrojení se mezi hnízdními parazity a jejich hostiteli vytvořily vzájemné adaptace a protiadaptace. Nejdůležitějším obranným mechanismem hostitelů je odmítnutí parazitického vejce. V této práci jsem se zaměřila na faktory, jenž mohou mít vliv na odmítavé chování hostitelů vůči parazitickým vejcům kukačky obecné (*Cuculus canorus*). Je to typ hnízda, alopatrie či sympatrie s parazitem, mimikry vajec, vnitrosnůšková variabilita, tělesná velikost hostitele, velikost zobáku hostitele, velikost snůšky, habitat, délka hnízdního období hostitele a stadium hnízdního cyklu, ve kterém parazitická událost nastala. Na základě publikovaných prací jsem shrnula současné poznatky o vlivu jmenovaných faktorů se zaměřením na ty, které mají na diskriminaci hostitelů největší vliv a naopak.

Klíčová slova: hnízdní parazitismus, koevoluce, kukačka obecná, *Cuculus canorus*, frekvence odmítání

Počet stran: 32

Počet příloh: 0

Jazyk: český

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Autor's first name and surname: Jana Weiszensteinová

Title: Factors affecting discrimination of parasite eggs by their hosts

Type of thesis: bachelor thesis

Department: Department of Zoology

Supervisor: Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

The year of presentation: 2009

Abstract:

During the coevolutionary arms race between avian brood parasites and their hosts mutual adaptations and counteradaptations have evolved. The most important host defense is rejection of the parasitic egg. In this work, I focused on the factors which may affect the rejection behavior of hosts against parasitic eggs of Cuckoo (*Cuculus canorus*). It is a type of nest, aloptry or sympatry with parasite, egg mimicry, intraclutch variation, host body mass, bill length, clutch size, habitat, duration of breeding season and the stage of host laying at which parasitism occurs. On the basis of the published works, I have summarized the current knowledge on the influence of nominated factors focusing on those which have the greatest influence on host discrimination, and vice versa.

Key words: brood parasitism, coevolution, common cuckoo, *Cuculus canorus*, rejection rate

Number of pages: 32

Number of appendices: 0

Language: Czech

OBSAH:

1. Úvod.....	7
2. Hnízdní parazitismus	8
2.1. Adaptace hostitele	8
2.2. Adaptace parazita	10
2.3. Výběr hostitele kukačkou a frekvence parazitování.....	11
2.4. Obrana hostitele a frekvence odmítání.....	12
3. Faktory ovlivňující odmítání parazitických vajec.....	16
3.1. Sympatrie vs. alopatrie s kukačkou	16
3.2. Typ vejce: mimetické vs. nemimetické	17
3.3. Typ hnízda: dutinové vs. otevřené	17
3.4. Vnitrosnůšková variabilita	18
3.6. Délka hnízdního období	20
3.7. Velikost snůšky	20
3.8. Tělesná velikost hostitele	21
3.9. Načasování kladení	21
3.10. Habitat	22
4. Závěr.....	24
5. Literatura	26

1. Úvod

Vztah mezi hnízdními parazity a jejich hostiteli je klasickým příkladem koevoluce (Dawkins & Krebs 1979). Lze se na něj dívat z pohledu parazita, který se „snaží“ co nejvíce využít hostitele pro zvýšení svého fitness, nebo naopak z pohledu hostitele, který se „snaží“ zmírnit negativní dopady parazitismu na svůj reprodukční úspěch. V následující práci se zabývám faktory, které mohou mít vliv na odmítavé chování vůči parazitickým vejcům kukačky obecné (*Cuculus canorus*) ze strany jejích hostitelů. Cílem rešerše je odlišit faktory, které jsou za odmítání parazitických vajec odpovědné od těch, které hrají menší či bezvýznamnou roli v tomto důležitém aspektu koevoluce mezi hnízdním parazitem a hostitelem.

Kukačka obecná je nejlépe prozkoumaným hnízdním parazitem v Evropě (Davies 2000). Do hostitelova hnízda snáší vejce, která se obvykle podobají ve zbarvení vejcům hlavních hostitelských druhů. Na druhové úrovni, kukačky parazitují hnízda mnohých druhů pěvců, zatímco jednotlivé kukaččí samice jsou v zásadě hostitelsky specifické (Davies & Brooke 1989a). Nejčastějším hostitelem na území ČR i v Evropě je rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*). Dále bývá relativně často parazitována červenka obecná (*Erithacus rubecula*) a rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*) v ČR (Hudec et al. 2005), a pěnice slavíková (*Sylvia borin*) a konipas bílý (*Motacilla alba*) v měřítku celé Evropy (Moksnes & Røskaft 1995). V Evropě je kukačkou víceméně pravidelně parazitováno 15 až 20 hostitelských druhů, do jejichž hnízd klade vejce s různou úrovní mimikry (Moksnes & Røskaft 1995). Protože parazitismus výrazně redukuje rozmnožovací úspěch hostitelů vyvíjí se u nich řada antiparazitických obranných mechanismů (Davies & Brooke 1989a). Tato vzájemná evoluce adaptací a protiadaptací mezi druhy, které jsou ve vzájemných negativních interakcích, je známa jako koevoluční „závody ve zbrojení“ (Dawkins & Krebs 1979).

2. Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazitismus a predace představují dva nejdůležitější selekční tlaky, které ovlivňují evoluci chování hostitelů hnízdních parazitů (Rutla et al. 2006). Parazitismus snižuje fitness hostitelských druhů v mnoha různých směrech (Davies & Brooke 1988). Předtím, než parazit snese do hostitelova hnízda své vejce, odstraní z něj často některé z jeho vajec vlastních (Payne 1977), čímž snižuje reprodukční úspěch hostitelského druhu (Røskaft et al. 1990). Parazitická mláďata se často líhnou dříve než mláďata hostitele a bezprostředně poté vytlačují své nevlastní „sourozence“ z hnízda (Lack 1968). Parazitovaný hostitel tak většinou přichází o celou vlastní snůšku, a jeho reprodukční úspěch je tedy nulový. Parazitismus proto vytváří silný selekční tlak na hostitele, který u nich vede k evoluci mechanismů zabezpečujících redukci negativního dopadu tohoto parazitismu. Nejčastějšími způsoby obrany proti parazitismu jsou agresivní chování hostitele vůči dospělým parazitům (Sealy et al. 1998), odmítání cizích vajec (Davies & Brooke 1988) a odmítání parazitických mláďat (Grim 2006a). Jako nejvýhodnější stupeň rozmnožovacího cyklu pro zamítnutí parazita se jeví stadium vejce (Moksnes et al. 1990), a mnoho hostitelských druhů tento způsob obrany využívá. Na druhou stranu tato protiparazitická adaptace může vést k evoluci protiadaptací u parazitů, jako jsou mimikry vajec (Brooke & Davies 1988). Tyto evoluční závody ve zbrojení mezi hostiteli a jejich parazity vedou k vytváření stále dokonalejších adaptací a protiadaptací (Davies & Brooke 1989b).

2.1. Adaptace hostitele

Nejdůležitější, nejvíce rozšířenou a nejlépe prostudovanou adaptací hostitele bývá odmítavé chování vůči parazitickému vejci (Stokke et al. 2008). Diskriminace vůči cizím vejcům představuje nejefektivnější antiparazitickou strategii. Je to proto, že čím dříve hostitel parazita odmítne, tím vyšší je hostitelův reprodukční úspěch (Rothstein 1990). Vzhledem k tomuto důvodu a dále logisticky snadnějšímu studiu vajec než mláďat je odmítání cizích vajec nejčastěji studovanou obranou reakcí hostitele (Grim 2007).

Metoda odmítnutí nežádoucího vejce je výrazně variabilní mezi druhy. Nejčastějším způsobem odmítání parazitického vejce je jeho vyhození z hnízda (tzv. ejection). Některá vejce mohou být vyhozena v den nakladení kukačkou, avšak mnohá vejce mohou zůstat v hníždě i po několik dní. Toto zpoždění v odmítnutí může být zapříčiněno tím, že hostitel

blíže nekontroluje hnízdo předtím než začne inkubace, a tak cizí vejce dříve nerozpozná (Brooke & Davies 1988).

Dalším častým způsobem odmítnutí je opuštění celého hnízda (tzv. desertion). Ačkoli bývá deserce považována za hostitelovu odpověď na „napadení“ parazitem, může nastat i v mnoha odlišných situacích, jako je vyrušení hostitele, chladné počasí nebo přítomnost predátora (Davies 2000). U některých jedinců různých druhů může samotnému opuštění hnízda předcházet naklování vajec. Takovéto chování bývá u některých hostitelských druhů, jako je například rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*), pozorováno ve vysoké míře (Lotem et al. 1992). Mnohdy se stane, že hostitel po rozpoznání parazitického vejce rozebere stávající hnízdo a s použitím stejného materiálu začne stavět hnízdo nové v určité vzdálenosti od starého.

Třetí způsob odmítání cizího vejce je nákladnější než vyhození, ale asi méně nákladný než opuštění. Někteří hostitelé postaví nové hnízdo na vrcholu hnízda obsahujícího vejce kukaččí (Wyllie 1981). Staré hnízdo je tak jednoduše zastavěno novým (tzv. built-over). Možným vysvětlením tohoto chování může být snaha hostitele vyvarovat se dalšího kontaktu s kukačkou, zapamatuje-li si kukačka toto místo, může takové hnízdo považovat za již parazitované. Hnízdo na odlišném místě může být také kukačkou snadněji zpozorováno než nové na místě starém (Brooke & Davies 1988).

Pokud není parazitické vejce odmítnuto, bývá považováno za akceptované a stává se součástí snůšky. V takovém případě se po cca 11 dnech inkubace v hníždě vylíhne mladá kukačka (Davies 2000).

Častěji bývají odmítána vejce, která ve vzhledu méně odpovídají vejcům hostitelským než ta, která se jejich vlastním více podobají (Brooke & Davies 1988). U některých druhů se jedinci mohou individuálně naučit, jak jejich vlastní vejce vypadá (Victoria 1972). Lotem et al. (1992) ukázali, že jedinci hnízdící poprvé bývají mnohem přístupnější k akceptování vzhledově méně odpovídajících vajec než zkušení jedinci pěstounského druhu. Díky předchozímu hnízdění dokážou starší jedinci rozpoznat rozdíly ve vzhledu vlastních vajec, zatímco mladí jedinci potřebují určitou zkušenost k tomu, aby se obeznámili s jejich vzhledem (Lotem et al. 1992; Stokke et al. 2007). Odmítavé chování tak může být pozitivně korelováno s věkem, stejně jako s množstvím hnízdních pokusů (Lotem et al. 1992, 1995; Grim 2002). Zkušenější samice navíc mohou být schopné lépe ukrývat svá hnízda, a tak se vyhnout parazitům i predátorům (Brooker & Brooker 1996).

Významnou hostitelskou adaptací v pokročilém stupni evoluce závodů ve zbrojení je evoluce nižší vnitro-sněžkové a vyšší mezi-sněžkové variability ve vzhledu vajec. Ta

zpravidla usnadňuje hostiteli odhalit parazitické vejce a komplikuje parazitovi vývoj dokonalých mimikry (Stokke et al. 1999).

2.2. Adaptace parazita

Jako protiadaptace na odmítavé chování hostitele se u kukačky postupně vyvinula schopnost snášet vejce, která napodobují ta hostitelská (Brooke & Davies 1988). Vejce odpovídají hostitelským jak v základní barvě tak ve skvrnitosti. Mimetická vejce nemusí být hostiteli rozpoznána, čímž se zvyšuje pravděpodobnost jejich přijetí a následně i vylíhnutí. Udržování mimikry parazitických vajec je možné především proto, že kukaččí samice se specializuje na jeden nebo několik málo hostitelských druhů, které kladou vejce podobná jejich vlastním (Skjelseth et al. 2004).

Kukačka klade vejce během období kladení hostitele (Wyllie 1981). Vejce, která jsou nakladena až v období inkubace mohou být v nevýhodě. V takovém případě se totiž snižuje pravděpodobnost, že se mladá kukačka vylíhne dříve než mláďata hostitele, která by nepochybně bylo náročnější z hostitelova hnízda vyhodit (Rutila et al. 2002, Grim et al. 2009). Synchronizace kladení s hostitelem je tak dalším přizpůsobením, jenž zvyšuje šanci na úspěch parazita.

Většina pěvců snáší svá vejce v ranních hodinách, na rozdíl od kukačky obecné, upřednostňující kladení odpoledne, především mezi 14:00 hod a soumrakem (Chance 1940). Kukačky tak mohou využívat časté nepřítomnosti hostitelů ve svých hnízdech v tuto dobu (Davies & Brooke 1988). Honza et al. (2004) však zaznamenali, že rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) netráví ve svém hníždě více času ráno ve srovnání s odpoledními hodinami, což uvedenou hypotézu – alespoň u zmiňovaného druhu hostitele – nepodporuje.

Samotné snášení probíhá velmi rychle. Kukačka může strávit v hostitelském hníždě kladením dokonce jen 10 sekund (Chance 1940). Moksnes et al. (2000) však v dosud nejdetailnější studii kladení u kukačky zjistili, že u rákosníka obecného klade kukačka většinou delší dobu, i několik minut. Rychlé snášení může být preferované z toho důvodu, že se snižuje šance přilákání predátorů k hnízdu. Hostitelé také často kladoucí kukačky napadají. Rychlé snášení proto může redukovat možné škody, které by samice kukačky utrpěla při napadení hostitelem. Dalším možným vysvětlením tohoto chování může být hypotéza, že zahlédnutí kukačky v hostitelském hníždě by mohlo zvýšit možnost odmítnutí kukaččího vejce hostitelem (Davies & Brooke 1989).

Parazitické kukačky snášejí vejce o menší velikosti než hnízdící kukačky stejné velikosti těla (Payne 1940). Selektivním činitelem odpovědným za vývoj malých vajíček je odmítavé chování hostitelů. Protože velká vejce mají delší inkubační dobu, může platit, že menší kukaččí vejce je uzpůsobeno k dřívějšímu vylíhnutí a mladá kukačka tak může snadno vyhodit hostitelská vejce nebo malá mláďata (Brooke & Davies 1988).

Před vlastním kladením kukačka obvykle odstraňuje jedno nebo více hostitelských vajec. Může tak činit z důvodu lepšího oklamání hostitele tím, že se počet vajec v hníždě ani po parazitaci nezmění. U některých druhů rovněž platí, že hnízda s větším počtem vajec mívají vyšší poměr vajec nevylíhnutých. Při odstranění hostitelova vejce tedy může kukačka získat výhodu pro vylíhnutí vlastního mláděte. Během kladení kukačka často jedno hostitelské vejce zkonzumuje. Odstranění vejce tak může být zároveň využito jako snadno dostupná potrava. Z uvedených hypotéz se jeví jako nejpravděpodobnější ta poslední (Davies 2000).

2.3. Výběr hostitele kukačkou a frekvence parazitování

Ačkoli je kukačka obecná schopná parazitovat mnoho druhů pěvců, vyvíjí se v různých oblastech zřejmé preference pro parazitování určitých specifických druhů (Soler 1999). Pro každou geografickou oblast bývá zpravidla charakteristický jeden hlavní hostitelský druh (Davies & Brooke 1989a). Avšak ani jednotlivé hostitelské populace téhož druhu nejsou kukačkou parazitovány ve stejné míře a frekvence parazitismu se u těchto populací může výrazně lišit (Stokke et al. 2008).

Podle hypotézy prostorové struktury habitatu se frekvence parazitismu, vzájemné mimikry vajec parazitů a hostitelů a míra odmítání liší v závislosti na habitatu, ve kterém hostitel hnízdí (Roskaft et al. 2002, Stokke et al. 2008). Některé typy prostředí tak mohou kukačce napomáhat k úspěšnému parazitování hostitele. Jsou to zejména prostředí umožňující parazitovi vhodná pozorovací místa pro sledování hostitelů a lokalizování jejich hnízd (Alvarez 1993; Øien et al. 1996). Kukačky jsou tedy lépe adaptované k využívání těch hostitelských populací, které hnízdí v blízkosti stromů než k populacím hnízdícím v otevřených oblastech, které parazitům nejsou přístupné. Dalo by se proto očekávat, že u populací hnízdících blízko stromů bude vyšší frekvence parazitismu, ale zároveň u nich bude lépe vyvinuto odmítavé chování vůči parazitickým vejcům a vyšší stupeň mimikry vajec. Tuto hypotézu podpořili Roskaft et al. (2002).

Důležitým faktorem ovlivňujícím úspěšnost parazitování kukačkou je velikost a tvar hnízda. V hnízdech dutinových hnízdičů bývají kukaččí vejce nalezena velmi zřídka (např. sýkora modřinka *Parus caeruleus*, sýkora koňadra *Parus major*, špaček obecný *Sturnus vulgaris*). Pro mladou kukačku je totiž velice obtížné nebo nemožné hostitelské vejce z takového hnízda vyhodit (Moksnes et al. 1991). Diskriminační schopnosti u těchto druhů tedy bývají vyvinuty v mnohem menší míře než u hostitelů s otevřenými hnízdy (Davies & Brooke 1989a).

Potenciální hostitelé mohou být klasifikováni jako hostitelsky vhodní a nevhodní. Hostitelské druhy, jejichž hnízda jsou kukačce přístupná, krmí svá mláďata potravou pro kukaččí mládě stravitelnou a velikost jejich hnízd i vajec umožňuje mladé kukačce vyhodit obsah hnízda, jsou považovány za druhy vhodné. Za nevhodné jsou naopak pokládány druhy s hnízdy ukrytými a nepřístupnými a/nebo krmící svá mláďata semennou potravou. Dříve se předpokládalo, že kukaččí mládě vyžaduje výhradně potravu bohatou na hmyz (Davies & Brooke 1989a). Kukačka však prospívá i v hnízdech drozda zpěvného (*Turdus philomelos*) přestože je krmena výhradně žížalami a měkkýši (Grim 2006b). U hostitelů vhodných, s vyšší frekvencí parazitismu, se očekává lepší schopnost rozpoznávání parazitických vajec než u hostitelů nevhodných. Ti naopak nemusí vykazovat žádné odmítavé chování vzhledem k cizímu vejci. Jelikož se nesetkávají s parazitem, nejsou u nich zatím vyvinuty žádné protiadaptace (Øien et al. 1995).

Jednotlivá hostitelská hnízda si může kukačka vybírat na základě toho, zda se hostitelská vejce v hnízdech vzhledem podobají jejich vlastním vejcím. Vizuálně tímto způsobem může rozlišovat své vhodné potenciální hostitele (Cherry et al. 2007). Mimikry vajec tak mohou představovat selektivní faktor při výběru hostitele kukačkou. Parazituje-li hnízda obsahující podobná vejce, zvyšuje tak pravděpodobnost, že její vlastní bude akceptováno (Payne 1977).

2.4. Obrana hostitele a frekvence odmítání

V souvislosti s rozdílnou mírou parazitismu se u hostitelů pod různým tlakem parazitů projevují různé úrovně antiparazitické obrany. Stejně jako frekvence parazitismu, i frekvence odmítání se výrazně liší jak mezi druhy, tak i mezi populacemi stejného druhu (Rutila et al. 2006; Stokke et al. 2008). Každá hostitelská populace má svou vlastní evoluční historii interakcí s hnízdními parazity (Soler et al. 1998; Lindholm & Thomas 2000) a z toho vyplývá,

že schopnost rozpoznávání a odmítání parazitických vajec se u různých populací liší (Dyrce 2007). Předpokládá se, že odmítavé chování vzhledem k parazitickým vejcím může být geneticky fixováno (Stokke et al. 2008). Proto se u některých aktuálně neparazitovaných hostitelů vykazujících vyšší agresivitu vůči parazitům a vyšší frekvenci odmítnutých vajec odhaduje, že mohli být využívány hostiteli v dřívějších dobách a v současné době nejsou parazitováni, neboť svého parazita lokálně vyhubili (Davies 2000).

Nejdůležitější obrannou metodou je vlastní odmítání parazitických vajec. Kromě samotného odmítání však mohou hostitelé vykazovat i jiné obranné mechanismy, včetně obrany hnízda. Intenzivní obrana hostitelova hnízda může snižovat riziko parazitování, jelikož představuje důvod, proč se kukačky potenciálním hostitelským hnízdům vyhnou. Mnozí hostitelé jsou schopni kladoucí kukačku fyzicky napadnout (Røskaft et al. 2002). Velmi agresivní vůči kukačce u hnízda bývá např. pěnice černošedá (*Sylvia atricapilla*) (Moksnes et al. 1990). Hostitelé aktuálně parazitovaní vykazují vyšší agresivitu vůči vetřelcům než jedinci populací aktuálně neparazitovaných, což potvrzuje, že reakce hostitele se vyvinula v závislosti na předchozích zkušenostech (Payne 1977).

Jak už bylo uvedeno výše, hostitelé mohou taktéž minimalizovat riziko parazitismu hnízděním na bezpečných místech. Bezpečně ukryté hnízdo se může nacházet buď nízko ve vegetaci nebo na místech s vysokým okolním vegetačním krytem. Proto výška, ve které je hnízdo umístěno spolu s výškou vegetace v blízkosti hnízda, mohou představovat další důležité faktory ovlivňující koevoluci hostitele a parazita (Stokke 2008). U populací hnízdících na místech, jenž jsou kukačce nepřístupná dochází ke zpoždění ve vývoji hostitelských adaptací (Grim 2002). Proto mezi aktuálně parazitovanými a neparazitovanými populacemi kolísá jak míra odmítnutých vajec, tak vzájemné mimikry vajec. Vzhledem k tomuto zpožděnému vývoji adaptací se může stát, že mnohé neparazitované populace některých vhodných hostitelských druhů mohou akceptovat téměř všechna parazitická vejce experimentálně vložena do jejich hnízd (Davies & Brooke 1989; Røskaft et al. 2002).

Velká mezidruhoví variabilita v intenzitě obranného chování hostitelů vůči parazitům může být způsobena celou řadou faktorů. Jedním z nich je pravděpodobně i výskyt kukačky v konkrétní lokalitě. Je známo, že experimentálně parazitovaní hostitelé odmítnou cizí vejce častěji, pokud zahlédnou kukačku v blízkosti vlastního hnízda (Davies & Brooke 1988; Moksnes et al. 1993). Rovněž vyšší populační hustota kukaček v jednom místě může hostitele podněcovat k tomu, aby častěji kontrolovali svá hnízda, což také může vést k vyšší frekvenci odmítání (Lindholm & Thomas 2000). U populací žijících v sympatrii s parazitem, vykazujících vyšší stupeň specifické obrany proti parazitům, je tedy pozorováno vyšší

procento odmítnutých vajec než u populací alopatrických, kde se hostitelé s kukačkou nesetkávají (Davies & Brooke 1989a).

Poměr odmítnutých vajec je výrazně ovlivněn stupněm mimikry mezi vejci hostitele a parazita (Soler 1999). Je experimentálně ověřeno, že vejce s vyšším stupněm mimikry bývají méně často hostiteli odmítána než vejce vzhledově rozdílná. Je známo, že hostitelské druhy, které jsou v dlouhodobějším vztahu s kukačkou vykazují menší variabilitu ve vzhledu vajec v rámci vlastního hnízda. To může být považováno za další obranný mechanismus vyvíjený hostitelem ke zdokonalování jeho diskriminačních schopností. Menší variabilita mezi vejci umožňuje hostiteli snadněji rozpoznat cizí vejce mezi vlastními a následně je odmítnout. (Øien et al. 1995; Soler & Moller 1996).

Rozdíly v intenzitě obrany hnízda a ve frekvenci odmítání mezi hostiteli mohou být také vysvětlovány prostřednictvím rozdílů v „life history“ jednotlivých druhů. Mezi tyto parametry, jež mohou být důležité v ovlivňování stupně koevoluce mezi kukačkou a hostitelem, patří například tělesná hmotnost, trvání období hnízdění nebo velikost snůšky potenciálních hostitelských druhů (Brooker & Brooker 1996).

Taktéž velikost zobáku představuje důležitý parametr, který často ovlivňuje odpověď hostitele na parazitování. Malý zobák u menších hostitelských druhů může omezovat jejich schopnost uchopit parazitické vejce a následně je vyhodit z hnízda (Langmore et al. 2005). U těchto hostitelů navíc často dochází k poškození některého z vlastních vajec při manipulaci s vejcem parazitickým (Davies & Brooke 1989a; Stokke et al. 2002). Z tohoto důvodu může být pro takové hostitele podle teorie evoluční rovnováhy výhodnější přijmout parazitické vejce, jelikož náklady spojené s jeho vyhozením jsou příliš vysoké (Lotem et al. 1995). Velikostí zobáku bývá ovlivněn i způsob případného odmítnutí cizího vejce. Zatímco hostitelé s dlouhými zobáky jsou schopni vejce uchopit a vyhodit z hnízda, ti se zobákem střední velikosti vejce nejprve proděraví a poté z hnízda vynesou. U hostitelům se zobákem velmi malým bývá nejčastěji pozorovanou metodou opuštění celého hnízda (Moksnes et al. 1991).

I v souvislosti s tělesnou velikostí bývají pozorovány určité trendy v chování hostitelů. Kukačka obecná zpravidla parazituje druhy pěvců, jejichž tělesná hmotnost může být až 10x menší než hmotnost parazita samotného (Langmore et al. 2005). Pro velmi malé hostitele může být obtížnější a energeticky náročnější pečovat o kukaččí mládě, jehož hmotnost často přesahuje celkovou hmotnost vlastních hostitelových mláďat. V takovém případě mohou náklady na akceptování převyšovat náklady na odmítnutí a dalo by se předpokládat, že druhy s malou tělesnou hmotností budou odmítat parazitická vejce častěji než druhy s hmotností vyšší (Brooker & Brooker 1996).

Délka období hnízdění může vysvětlovat rozdílnou frekvenci parazitismu, protože druhy hnízdící déle bývají častěji parazitováni (Soler et al. 1999). Podle Brookera & Brookera (1996) však délka období hnízdění koreluje i s typem hostitelské strategie. Druhy s delším hnízděním mají sklon být akceptory, zatímco hostitelé s kratším hnízděním vejce častěji odmítají. Důvodem může být vyšší nákladnost úspěšného parazitismu pro druhy, které nemají možnost zahnízdit v dané sezoně opakovaně.

Také velikost snůšky může být významným prediktorem odmítání vajec hostiteli (Stokke et al. 2008). Pro parazita je výhodnější, vybírat si hostitele s menšími snůškami, jelikož tím mohou usnadnit mladé kukačce vyhození hostitelských vajec nebo mláďat. Tato aktivita totiž zpravidla bývá pro kukaččí mláďe velice vyčerpávající (Grim et al. 2009). Hostitele s menšími snůškami mohou parazité preferovat také proto, že mohou být fyzicky schopni zahnízdit stejnou sezonu opakovaně a nabídnout tak kukačkám novou příležitost k parazitování (Brooker & Brooker 1996). Pravděpodobně z důvodu možnosti opakovaného zahnízdění mohou hostitelské druhy s menšími snůškami častěji využívat strategii akceptování parazitických vajec. Naopak hostitelé s většími snůškami by měli mít tendenci parazitické vejce častěji odmítat. Pro tyto hostitele je totiž často fyzicky velice náročné nebo nemožné znovu zahnízdit. Parazitismus pro ně může představovat vyšší náklady, a proto by u nich měly být silněji vyvinuté diskriminační schopnosti (Brooker & Brooker 1996). K podobnému závěru dospěli Stokke et al. (2008). Vliv velikosti snůšky na odmítavé chování hostitelů na úrovni populací však vysvětlují věkově specifickými rozdíly mezi hostiteli. Protože snůšky u řady druhů bývají větší u starších jedinců než u těch mladších (Røskoft et al. 1983), mohou být zkušenější hostitelé lépe schopni rozpoznat a odmítnout cizí vejce než nezkušení jedinci s menšími snůškami (Lotem et al. 1995).

3. Faktory ovlivňující odmítání parazitických vajec

Tabulka 1.: Přehled vybraných faktorů, které mohou mít vliv na odmítání parazitických vajec hostiteli a jejich příkladových studií.

Faktor	Příkladové studie
Sympatrie vs. alopatrie	Davies & Brooke 1989a; Aviles & Møller 2004
Typ vejce: mimetické vs. nemimetické	Brooke & Davies 1988; Bartol et al. 2002
Typ hnízda: otevřené vs. dutinové	Davies & Brooke 1989a
Vnitrosnůšková variabilita vajec	Oien et al. 1995
Velikost zobáku hostitele	Rohwer & Spaw 1988; Moksnes et al. 1991
Délka hnízdního období hostitele	Brooker & Brooker 1996
Velikost snůšky	Brooker & Brooker 1996
Tělesná velikost	Langmore et al. 2005
Načasování parazitismu	Rothstein 1976
Habitat	Roskaft et al. 2002; Stokke et al. 2008

3.1. Sympatrie vs. alopatrie s kukačkou

Parazitace kukačkou pozitivně selektuje schopnost hostitele odmítat cizí vejce (Davies & Brooke 1988). V nepřítomnosti parazita (např. po místní extinkci populace parazita) však nemá schopnost odmítat cizí vejce žádnou výhodu (pokud ovšem u daného druhu také nedochází k vnitrodruhovému parazitismu). Naopak může přinášet nevýhody v podobě mylného odmítnutí vlastního vejce, které se méně podobá ostatním vejcům ve snůšce. Hostitel tak může chybně pokládat vlastní vejce za parazitické a odmítnout ho (tzv. recognition error). Z těchto dvou důvodů lze teoreticky předpokládat, že hostitelské populace žijící v alopatrii s parazitem (tj. mimo oblast výskytu parazita) buď nebudou na cizí vejce reagovat vůbec, nebo budou reagovat méně než populace sympatrické (tj. ty žijící v kontaktu s parazitem). Tuto hypotézu testovali experimentálně poprvé Davies & Brooke (1989a) na britských a islandských populacích lindušky luční. Skutečně se ukázalo, že alopatrická islandská populace vykazuje nižší schopnost odmítání cizích vajec. Tuto hypotézu podpořili také Soler

& Møller (1990) a později Aviles & Møller (2004) testováním populací různých hostitelů. Výrazně nižší frekvenci odmítání modelových vajec u neparazitovaných populací rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) ve srovnání s populacemi aktuálně parazitovanými zaznamenali též Lindholm & Thomas (2000). Moskát et al. (2002) zjistili vysokou schopnost odmítání i u alopatrických populací rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*). Zdá se tedy, že kontakt s parazitem má významný vliv na udržení hostitelských protiadaptací. Na druhé straně se zdá, že v alopatrii nedochází k úplnému vymizení reakcí na parazita, ale spíše jen k jejich zeslabení.

3.2. Typ vejce: mimetické vs. nemimetické

Proti-adaptací na odmítavé chování hostitelů je zdokonalování mimikry parazitických vajec (Davies & Brooke 1988). Tato adaptace by měla znesnadnit hostiteli rozpoznání kukaččího vejce v jeho vlastní snůšce. Parazitická vejce, která vzhledově napodobují vlastní vejce hostitele (tj. mimetická) bude pravděpodobně obtížnější odhalit. Naopak vejce rozdílná (tj. nemimetická) by měl hostitel snadněji mezi vlastními rozpoznat. Tuto předpověď experimentálně testovali Davies & Brooke (1988) vkládáním modelových vajec do hnízd různých potenciálních hostitelů kukačky obecné. Častější odmítnutí skutečně zaznamenali u vajec nemimetických. Totéž bylo potvrzeno v řadě dalších studií (např. Rutila 2002; Bartol et al. 2002; Moskát et al. 2004; Procházka & Honza 2004; Antonov 2006). Kukačky, jejichž vejce vykazují vyšší stupeň mimikry s hostitelskými tímto zřejmě získávají výhodu v podobě zvýšené šance na vylíhnutí vlastního mláděte. Naopak je zřejmé, že hostitelé, kteří jsou parazitováni kukačkou kladoucí mimetická vejce bývají ve srovnání s vejci nemimetickými značně znevýhodněni při jejich rozpoznávání. Vzhled parazitických vajec tedy může být významným prediktorem diskriminace vajec hostiteli.

3.3. Typ hnízda: dutinové vs. otevřené

Dutinové hnízdění některých druhů pěvců znesnadňuje kukaččí samici kladení vajec do těchto hnízd a znemožňuje mladé kukačce vyhození vajec hostitelských (Aviles et al. 2005). Pro parazita je navíc často velice obtížné takové hnízdo vůbec objevit. Z těchto důvodů bývají dutinová hnízdička považována za hostitele nevhodné a riziko parazitování je pro ně ve srovnání s otevřeně hnízdícími hostiteli menší. Odmítnutí „podezřelého“ vejce může těmto hostitelům přinášet vzhledem k nízké pravděpodobnosti parazitice vyšší náklady v podobě chybného

označení vlastního vejce za cizí. Mohlo by tedy platit, že akceptování parazitického vejce může převážit nevýhody spojené s chybným rozpoznáním a desercí hnízda, a tito hostitelé budou parazitická vejce častěji akceptovat. Davies & Brooke (1989a) testováním populací dutinově hnízdících hostitelů zaznamenali, že na rozdíl od příbuzných populací hnízdících otevřeně, nevykazují tito hostitelé žádné nebo pouze slabé odmítavé chování. Moksnes et al. (1991) pozorovali u dutinově hnízdících druhů téměř absolutní míru akceptování parazitických vajec experimentálně vložených do jejich hnízd. Taktéž Aviles et al. (2005) testováním populací rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) ve Finsku potvrdili, že tento hostitel, preferující dutinové hnízdění, dává přednost akceptování modelového vejce před odmítnutím. Nižší frekvence odmítání u dutinových hnízdičů může být taktéž vysvětlována slabě vyvinutou schopností diskriminace, která je spojená s nedostatečnými zkušenostmi těchto hostitelů s parazity (Davies & Brooke 1989a). Schopnost odmítat cizí vejce se tedy spíše vyvíjí u druhů, které jsou kukačkou více využívány. Dutinové hnízdění zpravidla redukuje míru odmítavých projevů hostitelů a typ hnízda tedy může do jisté míry vypovídat o diskriminačních schopnostech hostitelů.

3.4. Vnitrosnůšková variabilita

Nižší vnitrosnůšková variabilita ve vzhledu hostitelských vajec je adaptace, které se vyvíjí jako reakce na zdokonalování mimikry parazitických vajec v pokročilém stupni koevoluce (Soler 1999). Nižší variabilita ve vzhledu vajec by měla hostitelům umožnit lépe rozpoznat cizí vejce mezi vlastními – na homogenním "pozadí" vlastních vajec bude cizí vejce více "bít do očí". Naopak větší variabilita ve snůšce by měla diskriminační schopnosti hostitelů spíše omezovat. Navíc by mohla hostitelům přinášet vyšší náklady spojené s odmítnutím v důsledku chybného označení vlastního vejce za cizí. Hostitelé s vyšší vnitrosnůškovou variabilitou by tak měli být pravděpodobněji akceptory oproti hostitelům s nižší variabilitou snůšky, kteří by měli vejce častěji odmítat. Tuto hypotézu ověřili Øien et al. (1995) porovnáním frekvencí odmítání u řady evropských hostitelských druhů s různou variabilitou snůšky. Výsledky však ukázaly pouze slabou podporu předpovědi. Lotem et al. (1995) testováním rákosníka velkého pozorovali, že variabilita v rámci snůšky je skutečně nižší u jedinců, kteří více odmítají a naopak. Totéž zaznamenali Stokke (1999) u rákosníka obecného a Soler et al. (2000) u hostitelů kukačky chocholaté (*Clamator glandarius*). Nicméně některé studie (Lotem et al. 1995; Karcza et al. 2003; Procházka & Honza 2003) neprokázaly, že snížená vnitrosnůšková variabilita vždy značí lepší diskriminační schopnosti

hostitele. Moskát et al. (2008) v první studii svého druhu testovali vliv experimentálně zvýšené variability snůšky u rákosníka velkého na jeho reakci. Zjistili že v případě zvýšení variability dochází k častějšímu akceptování. Vnitrosnůšková variabilita tedy může do jisté míry napomáhat diskriminační schopnosti hostitelů. Na druhou stranu se zdá, že ne všichni hostitelé tuto výhodu využívají.

3.5. Velikost zobáku hostitele

Pokud náklady na odmítnutí parazitického vejce převýší náklady na jeho akceptování, může se akceptování jevit jako výhodnější strategie (Brooker & Brooker 1996). To může platit u hostitelů s malými zobáky (např. strnad rákosní *Emberiza schoeniclus*, pěnkava jikavec *Fringilla montifringilla*), kteří nemusí být schopni uchopit a odstranit parazitické vejce ze svého hnízda, aniž by nepoškodili některé z vajec vlastních (Davies & Brooke 1989a; Rohwer & Spaw 1988). Z tohoto důvodu lze předpokládat, že hostitelé s většími zobáky, pro něž je vyhození parazitického vejce relativně snazší, budou strategii odmítání více využívat. Tuto hypotézu poprvé testovali Rohwer & Spaw (1988) na hostitelích vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*). Skutečně zaznamenali, že hostitelé s menšími zobáky jsou pravděpodobnějšími akceptory než ti, se zobáky většími. Akceptování parazitického vejce se pro ně může zdát výhodnější, než opuštění celého hnízda, protože u těchto parazitů se mládě často vyvíjí spolu s některými z mláďat hostitelových. To však nemusí platit u hostitelů kukačky obecné, jejíž mládě vždy odstraní hostitelská vejce nebo mláďata, což hostiteli nepřináší vůbec žádný reprodukční úspěch (Davies & Brooke 1989a). Následným testováním potenciálních hostitelských druhů kukačky nezjistili Davies & Brooke (1989a) výraznější rozdíly ve frekvencích odmítání mezi hostiteli s rozdílnými délkami zobáků. Zaznamenali pouze to, že druhy s menšími zobáky mají tendenci celé hnízdo opouštět, zatímco ti se zobáky většími jsou častěji schopni vejce do zobáku uchopit a poté z hnízda vyhodit. Korelace velikosti zobáku s typem hostitelské strategie odmítnutí byla následně potvrzena v dalších studiích (Moksnes et al. 1991; Brooker & Brooker 1996), sklon k častějšímu akceptování u druhů s malými zobáky však pozorován nebyl. Ani Langmore et al. (2005) původní hypotézu nepotvrdili. Zdá se, že délka zobáku tak může ovlivňovat spíše metodu odmítnutí než samotnou reakci na cizí vejce.

3.6. Délka hnízdního období

Hostitelské druhy s dlouhým obdobím hnízdění bývají schopny zahnízdít opakovaně stejnou sezonu (Brooker & Brooker 1996). Parazitismus tedy může být nákladnější pro hostitele s krátkým hnízděním, kteří tuto možnost často nemají. U těchto druhů by se proto daly očekávat silněji vyvinuté schopnosti odmítat cizí vejce. Tuto hypotézu navrhli Brooker & Brooker (1996). Srovnáváním údajů o frekvencích odmítání u řady hostitelských druhů se známou délkou hnízdního období zjistili, že frekvence odmítání má skutečně tendenci růst se zkracující se délkou hnízdění. V jiných studiích však vliv délky hnízdění na odmítání potvrzen nebyl (Langmore et al. 2005; Soler 1999). Soler (1999) ve své srovnávací studii zaznamenal, že trvání hnízdního období teoreticky odpovídá pouze za frekvenci parazitování. Hostitelé, jenž jsou schopni opakovaně zahnízdít tak bývají parazitováni častěji. Nemusí tedy platit, že limitovanější doba hnízdění vždy přináší hostitelům vyšší náklady spojené s parazitováním. Délka hnízdního období tak nemusí diskriminační schopnosti hostitelů výrazněji ovlivňovat.

3.7. Velikost snůšky

Někteří jedinci s většími snůškami investují více do své aktuální reprodukce než jedinci se snůškami menšími (Stokke et al. 2008). Proto by se dalo předpokládat, že větší snůška může hostitele podněcovat k větší „snaze“ redukovat dopady parazitismu. Větší snůšku mívají obecně starší a zkušenější jedinci, zatímco u jedinců hnízdících poprvé bývá snůška menší (Røskaft et al. 1983). V některých případech může navíc velká snůška omezovat hostitele v opakovaném zahnízdění (Brooker & Brooker 1996). Z těchto důvodů by se dalo předpokládat, že u jedinců s většími snůškami bude silněji vyvinuto odmítavé chování, a tato strategie pro ně bude výhodnější. Jako první ověřovali tuto hypotézu Brooker & Brooker (1996) porovnáváním údajů o frekvencích odmítání u 18 evropských hostitelských druhů kukačky obecné. Skutečně zaznamenali vyšší frekvenci odmítání u hostitelů, u nichž je známo, že mívají větší snůšky. Soler (1999) následně reanalyzoval tatáž data s použitím vhodnější metody. Nenašel však žádný zjevný vztah mezi velikostí snůšky a frekvencí odmítání. Langmore et al. (2005) dospěli k obdobným výsledkům a rovněž vliv velikosti snůšky na reakci hostitele neprokázali. Naopak Stokke et al. (2008) testováním 14 populací rákosníka obecného napříč Evropou zjistili nejlepší odmítavé schopnosti u starších jedinců s většími snůškami. Podpořili tímto hypotézu o věkově specifických rozdílech mezi jedinci

v rámci populací jednoho druhu, a potvrdili, že zkušenější jedinci jsou lépe schopni ohodnotit riziko parazitismu a odmítnout cizí vejce. Zdá se tedy, že jedinci s většími snůškami mohou mít silněji vyvinutou schopnost odmítat cizí vejce v závislosti na předchozích zkušenostech. Na druhou stranu se zdá, že větší snůška obecně nemusí pro hostitele představovat podnět k silnější obraně a velikost snůšky sama o sobě tak nemusí výrazněji ovlivňovat jejich odpověď na parazitování.

3.8. Tělesná velikost hostitele

Kukačka obecná může mít až desetkrát vyšší tělesnou hmotnost než samotný hostitel (Langmore et al. 2005). Pro velmi malé hostitelské druhy mohou být energetické výdaje při péči o mládě kukačky zvláště vysoké. Dalo by se tedy předpokládat, že u těchto hostitelských druhů bude selekce směřovat k vývoji silnějších diskriminačních schopností než u hostitelů tělesně větších, pro které je méně náročné se s těmito náklady vypořádat. Brooker & Brooker (1996) tyto náklady vyjádřili jako relativní rozdíl hmotností mezi mládětem kukačky a hostitelem. Zjistili, že vyšší frekvenci odmítání skutečně vykazují hostitelé, pro něž „výchova“ kukačky představuje větší energetické náklady, tedy hostitelé tělesně menší vzhledem k parazitovi. Soler (1999) následně reanalyzoval jejich data s použitím údajů týkajících se pouze kukačky obecné, a na rozdíl od předešlé studie se zaměřil pouze na tělesnou hmotnost hostitelů ve vztahu k jejich frekvenci odmítání. Nezjistil však žádný vztah mezi těmito dvěma faktory. Langmore et al. (2005) zaznamenali pouze obecně vyšší frekvenci odmítání u hostitelů parazitovaných větším druhem kukačky (*Cuculus canorus*) ve srovnání s hostiteli, jež jsou parazitováni druhem menším (*Chalcites* spp). Oproti studii první však nenašli zjevný vztah mezi poměrem hmotností parazita a hostitele a frekvencí odmítání. Zdá se, že rozdíly ve velikostech obou aktérů mohou hrát určitou roli ve vývoji hostitelských adaptací. Není však zcela jasné do jaké míry jsou hostitelé v odpovědi na parazitaci ovlivněni svou tělesnou hmotností. Objasnění této role by mohly napomoci další studie zahrnující větší variabilitu hostitelských i parazitických druhů.

3.9. Načasování kladení

Kukačka klade vejce během období, kdy klade hostitel (Wyllie 1981). Parazitická vejce snesená v tomto období mají větší šanci na vylíhnutí než vejce snesená později (Grendstad 1999). Riziko parazitismu tedy bývá vyšší během počátečních fází hnízdění, a dalo by se

proto očekávat, že ve fázi kladení budou hostitelé vykazovat silnější obranné reakce. Tendence odmítat častěji cizí vejce v období kladení oproti období inkubace byla pozorována u některých hostitelů parazitovaných vlhovcem hnědohlavým (*Molothrus ater*) (Rothstein 1976; Goguen & Mathews 1996). Grendstad (1999) zaznamenali, že v období kladení hostitel vyazuje větší agresivitu vůči vycpané atrapě umístěné v blízkosti jeho hnízda. V některých studiích však nebyly zaznamenány významnější rozdíly v odmítání cizích vajec mezi obdobími kladení a inkubací (Davies & Brooke 1989a; Moksnes et al. 1993; Lawes & Kirkman 1996; Marchetti 2000). Davies & Brooke (1988) zaznamenali pouze stoprocentní odmítnutí u vajec vložených do hnízda předtím, než začal hostitel klást. Rozdíly v odmítání mezi obdobími kladení a inkubací však také nepotvrdili. Zdá se, že hostitelé mohou být nejlépe schopni odmítnout cizí vejce před počátkem vlastního kladení, kdy se v hníždě nachází parazitické vejce samotné. Ve fázi kladení však hostitel vejce neodmítá významně více než v období inkubace. Odpověď hostitelů tedy většinou neovlivňuje, zda parazitice nastala v některé z těchto dvou fází hnízdního cyklu.

3.10. Habitat

Kukačka je při vyhledávání vhodného hnízda závislá na výchozích bodech, ze kterých pozoruje potenciální hostitele (Alvarez 1993) z důvodu synchronizace nakladení svého vejce s kladením hostitele. Populace hnízdící v blízkosti těchto výchozích bodů bývají častěji parazitovány (Øien et al. 1996; Moskát & Honza 2000; Antonov et al. 2006). Hostitelé hnízdící v blízkosti stromů, jenž tyto výchozí body kukačkám nejčastěji poskytují, by tak měli mít silněji vyvinuté diskriminační schopnosti než méně parazitovaní hostitelé hnízdící v otevřených oblastech. Øien et al. (1996) však zaznamenali, že rákosník obecný je schopen se hnízdění v blízkosti stromů vyvarovat. Rákosníci hnízdící v otevřených oblastech vykazovali znaky typické pro starší a zkušenější jedince. Mohlo by tedy platit, že někteří hostitelé se mohou vyhnout parazitování hnízděním na bezpečných místech. Roskaft et al. (2002) porovnávali existující data o frekvencích odmítání u vhodných hostitelů ve vztahu k jejich habitatu, který tyto druhy ke svému hnízdění preferují. Ukázalo se, že vyšší frekvenci odmítání vykazují hostitelé vyhledávající lesní prostředí či hnízdí v blízkosti stromů. Stokke et al. (2008) testováním 14 evropských populací rákosníka obecného nezaznamenali žádnou výraznou tendenci k odmítání v souvislosti s habitatem. Ačkoli může být frekvence odmítání značně variabilní mezi stanovišti, nedá se jednoznačně určit, který habitat přináší hostitelům

větší výhody. V tomto případě mohou hrát důležitou roli i některé další skutečnosti, jako je věk a jiné rozdíly spojené se schopnostmi jednotlivých hostitelů odmítat cizí vejce.

4. Závěr

Hostitelé bývají při procesu rozpoznávání a odmítání cizího vejce ovlivněni řadou faktorů. Rozpoznávání cizích vajec hostiteli je vlastnost vyplývající z interakcí hostitele a parazita v závislosti na trvání koevoluce mezi parazity a hostitelskými populacemi (Davies & Brooke 1989b; Øien et al. 1995; Soler & Møller 1996). Kontakt s parazitem se výrazně podílí na schopnosti hostitelů odmítat. U alopatických populací, jež nemají žádnou koevoluční historii s parazitem nedochází k vývoji této adaptace. Naopak u hostitelů aktuálně neparazitovaných, kteří tento kontakt ztratili, se diskriminační schopnosti mohou udržet (Rothstein 2001).

Schopnost odmítat cizí vejce je silně závislá na stupni mimikry parazitických vajec. Tento výrazný vztah naznačuje, že mimikry se vyvíjí jako zpětná reakce na diskriminaci (Brooke & Davies 1988). Dokonalé mimikry kukaččích vajec a vysoce vyvinutá schopnost hostitele odmítat parazitická vejce značí pokročilejší stupeň závodů ve zbrojení (Antonov et al. 2006).

Typ hnízda je důležitým faktorem ovlivňujícím samotné riziko parazitování. Rozmnožovací úspěšnost kukaček parazitujících druhů, jež preferují dutinový způsob hnízdění bývá velice malá (Rutila et al. 2002). Protože hostitel může zakládat své rozhodnutí o odmítnutí vejce na základě vnímání rizika parazitismu (Aviles et al. 2005), může u dutinových hnízdičů docházet k častějšímu akceptování parazitických vajec.

Mezi hostitelskými druhy se výrazně liší metody odmítání (Davies & Brooke 1989a), jenž mohou být často ovlivněny velikostí jejich zobáku (Spaw & Rohwer 1987; Moksnes et al. 1991).

Frekvence odmítání i obrana hnízda u hostitelů bývá variabilní během celého hnízdního cyklu (Moskat 2005). V období před začátkem kladení je pro hostitele pravděpodobně nejsnazší označit vejce ve vlastní snůšce za parazitické. (Davies & Brooke 1988).

Vývoj nižší vnitrosnůškové variability by měl zlepšovat diskriminační schopnost hostitele, jelikož znesnadňuje parazitovi vývoj mimetických vajec (Soler 1999). Snížená variabilita však vždy nesouvisí s větší pravděpodobností odmítnutí cizího vejce a ve vztahu k diskriminaci tedy nemusí vždy přinášet hostiteli výraznější výhodu.

V případě, že náklady spojené s přijetím parazitického vejce převáží výhody může být akceptování parazitických vajec podle teorie evoluční rovnováhy upřednostněno před odmítnutím (Takasu et al. 1993). Taková situace může nastat, pokud energetické náklady hostitelů na péči o mládě kukačky jsou malé (Brooker & Brooker 1996) nebo u nezkušených

jedinců, u nichž náklady spojené s chybným rozpoznáním převáží náklady na akceptování (Lotem et al. 1992).

Rozdíly v „life history“ znacích nemusí představovat primární vysvětlení rozdílných frekvencí odmítání mezi hostiteli (Langmore et al. 2005). Tyto rozdíly mohou být často podmíněny i jinými faktory, jako je věk jedinců a s tím spojené hnízdní zkušenosti nebo různé frekvence parazitismu u jednotlivých hostitelských populací.

Rozdíly mezi hostiteli v odmítavém chování však odráží především různá stadia koevolučních závodů ve zbrojení mezi hostiteli a parazity (Davies & Brooke 1989b), kdy v ranných stádiích vykazují hostitelé slabé odmítavé chování, ale postupným zdokonalováním adaptací se diskriminační schopnosti zlepšují. U parazita se naopak zdokonaluje strategie parazitování.

Závěrem lze shrnout, že některé faktory jsou v podstatě vlastní koevolucí hostitelů s parazity neovlivnitelné. Patří sem například způsob hnízdění, velikost hostitele nebo velikost jeho zobáku. Jsou to faktory, které mohou ovlivňovat hostitelskou diskriminaci, ale vzájemný vztah hostitele s parazitem na ně nijak nepůsobí. Zatímco u jiných faktorů dochází v důsledku působení selekčního tlaku během koevoluce ke změnám. Na straně hostitele se například mění snůšková variabilita, na straně parazita mimikry vajec.

5. Literatura

- Alvarez, F. 1993: Proximity of trees facilitated parasitism by cuckoos *Cuculus canorus* on rufous warblers *Cercotrichas galactotes*. Ibis 135: 331-331.
- Alvarez, F. 2000: Response to common cuckoo *Cuculus canorus* model egg size by a parasitized population of rufous bush chat *Cercotrichas galactotes*. Ibis 142: 683-686.
- Alvarez, F. 2003: Parasitism rate by the common cuckoo *Cuculus canorus* increases with high density of host's breeding pairs. Ornis Fennica 80: 193-196.
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskft, E. 2006: Egg rejection in Marsch warblers (*Acrocephalus palustris*) heavily parasitized by common cuckoos (*Cuculus canorus*). The Auk 123: 419-430.
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskft, E. 2008: Getting rid of the cuckoo *Cuculus canorus* egg: why do hosts delay rejection? Behavioral Ecology 19: 100-107.
- Avilés, J. M., Møller, A. P. 2004: How is host egg mimicry maintained in the cuckoo (*Cuculus canorus*)? Biological Journal of the Linnean Society 82: 57-68.
- Avilés, J. M., Rutila, J., Møller, A. P., 2005: Should the redstart *Phoenicurus phoenicurus* accept or reject cuckoo *Cuculus canorus* eggs? Behavioral Ecology and Sociobiology 58: 608-617.
- Bartol, I., Karcza, Z., Moskát, C., Røskft, E., Kisbenedek, T. 2002: Responses of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to experimental brood parasitism: the effects of a cuckoo *Cuculus canorus* dummy and egg mimicry. Journal of Avian Biology 33: 420-425.
- 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 exibility of reed warblers in a changing world. Proceedings of the Royal Society 265: 1277-1282.
- Broker, M., Broker, L. 1996: Acceptance by the splendid fairy-wren of parasitism by Horsfield's bronze-cuckoo: further evidence for evolutionary equilibrium in brood parasitism. Behavioral Ecology 7: 395-407.
- Davies, N. B. 2000: Cuckoos, cowbirds and other cheats. London: Academic Press.

- Davies, N. B., Brooke, M. de L. 1988: Cuckoos versus reed warblers: adaptations and 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.
- Dawkins, R., Krebs, J. R. 1979: Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society* 205: 489-511.
- Dyrce, A., Halupka, K. 2007: Why does the frequency of nest parasitism by the cuckoo differ considerably between two populations of warblers living in the same habitat? *Ethology* 113: 209-213.
- Goguen, C. B, Mathews, N. E. 1996: Nest desertion by blue-gray gnatcatchers in association with brown-headed cowbird parasitism. *Animal Behaviour* 52: 613-619.
- Grendstad L. C., Moksnes, A., Røskaft, E. 1999: Do strategies against conspecific brood parasitism occur in redwings *Turdus illiacus*? *Ardea* 87: 101-111.
- Grim, T. 2002: Why is mimicry in cuckoo eggs sometimes so poor? *Journal of Avian Biology* 33: 302-305.
- Grim, T. 2006a: The evolution of nestling discrimination by hosts of parasitic birds: why is rejection so rare? *Evolutionary Ecology Research* 8: 785-802.
- Grim, T. 2006b: Cuckoo growth performance in parasitized and unused hosts: not only host size matters. *Behavioral Ecology And Sociobiology* 60: 716-723.
- Grim, T. 2007: Equal rights for chick brood parasites. *Annales Zoologici Fennici* 44: 1-7.
- 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.
- Grim, T., Rutila, J., Cassey, P. 2009: Experimentally constrained virulence is costly for common cuckoo chicks. *Ethology* 115: 14-22.
- Hale, K., Briskie, J. V. 2007: Response of introduced European birds in New Zealand to experimental brood parasitism. *Journal of Avian Biology* 38: 198-204.

- Hauber, M. E., Moskát, C. 2007: Conflict between egg recognition and egg rejection decisions in common cuckoo (*Cuculus canorus*) hosts. *Animal Cognition* 4: 377-386.
- Honza, M., Grim, T., Čapek, M. 2004: Nest defence, enemy recognition and nest inspection behaviour of experimentally parasitized reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Bird Study* 51: 256-263.
- Honza, M., Moskát, C. 2008: Egg rejection behaviour in the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*): the effect of egg type. *Journal of Ethology* 26: 389-395.
- Honza, M., Procházka, P., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., Čapek, M., Mrlík, V. 2004: Are blackcaps current winners in the evolutionary struggle against the common cuckoo? *Journal of Ethology* 22: 175-180.
- Hudec, K., Šťastný, K. a kol. 2005: Fauna ČR. Ptáci 2/II. Academia. Praha.
- Chance, E. 1940: The Truth about the Cuckoo. Country Life. London.
- Cherry, M. I., Bennett, A. T. D., Moskát, C. 2007: Do cuckoos choose nests of great reed warblers on the basis of host egg appearance? *Journal of Experimental Biology* 20: 1218-1222.
- Karcza, Z., Moskát, C., Cherry, M. I., Kisbenedek, T. 2003: Experimental manipulation of intraclutch variation in the great reed warbler shows no effect on rejection of parasitic eggs. *Ethology* 109: 15-22.
- Lack, D. 1968: Bird migration and natural selection. *Oikos* 19: 1-8.
- Langmore, N. E., Kilner, R. M., Butchart, S. H. M., Maurer, G., Davies, N. B., Cockburn, A., Macgregor, N. A., Peters, A., Magrath, M. J. L., Bowling, D. K. 2005: The evolution of egg rejection by cuckoo hosts in Australia and Europe. *Behavioral Ecology* 16: 686-692.
- Lawes, M. J., Kirkman S. 1996: Egg recognition and interspecific brood parasitism rates in red bishops. *Animal Behaviour* 52: 553-563.
- 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., Nakanuta, H., Zahavi, A. 1992: Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behavioral Ecology* 3: 128-132.

- Lotem, A., Nakanuta, H., Zahavi, A. 1995: Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *Animal Behaviour* 49: 1185-1209.
- Marchetti, K. 2000: Egg rejection in a passerine bird: size does matter. *Animal Behaviour* 59: 877-883.
- Moksnes, A., Røskft, E. 1989: Adaptations of meadow pipits to parasitism by the common cuckoo. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 25-30.
- Moksnes, A., Røskft, E. 1992: Response of some rare cuckoo hosts to mimetic model cuckoo eggs and to foreign conspecific eggs. *Ornis Scandinavica* 23: 17-23.
- Moksnes, A., Røskft, E. 1995: Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology* 236: 625-648.
- Moksnes, A., Røskft, E., Bičík, V. 1993: Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism on acrocephalus warblers in Southern Moravia in the Czech Republic. *Journal of Ornithology* 134: 425-434.
- Moksnes, A., Røskft, E., Braa, A. T. 1991: Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. *The Auk* 108: 348-354.
- Moksnes, A., Roskft, E., Hagen, L. G., Honza, M., Mork, C., Olsen, P. H. 2000: Common cuckoo *Cuculus canorus* and host behaviour at reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* nests. *Ibis* 142: 247-258.
- Moskát, C. 2005: Nest defence and egg rejection in great reed warblers over the breeding cycle: are they synchronised with the risk of brood parasitism? *Annales Zoologici Fennici* 42: 579- 586.
- Moskát, C., Hauber, M. E. 2007: Conflict between egg recognition and egg rejection decisions in common cuckoo (*Cuculus canorus*) hosts. *Animal Cognition* 10: 377-386.
- 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., Csörgő, T. 2003: Egg rejection in European Blackbirds (*Turdus merula*): the effect of mimicry. *Ornis Fennica* 80: 86-91
- Moskát, C., Szentpéteri, J., Barta, Z. 2002: Adaptations by great reed warblers to brood parasitism: a comparison of populations in sympatry and allopatry with the common cuckoo. *Behaviour* 139: 1313-1329.

- Moskát, C., Székely, T., Cuthill, I. C., Kisbenedek, T. 2008: Hosts' responses to parasitic eggs: Which cues elicit hosts' egg discrimination? *Ethology* 114 : 186-194.
- Møller, A. P. 1989. Intraspecific nest parasitism in the Swallow, *Hirundo rustica*: the importance of neighbours. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 33-38.
- Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A., Røskft, E. 1996: The risk of parasitism in relation to the distance from reed warbler nests to cuckoo perches. *Journal of Animal Ecology* 65: 147-153.
- Øien, I. J., Moksnes, A., Røskft, E. 1995: Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo, *Cuculus canorus*. *Behavioral Ecology* 6: 166-174.
- Øien, I. J., Moksnes, A., Røskft, E., Honza, M. 1998: Cost of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism to reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology* 29: 209-215.
- Payne, R. B. 1977: The ecology in brood parasitism in Birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 8: 1-28.
- Procházka, P., Honza, M. 2003: Do common Whitethroast (*Sylvia communis*) discriminate against alien eggs? *Journal of Ornithology* 144: 354-363.
- Procházka, P., Honza, M. 2004: Egg discrimination in the Yellowhammer. *The Condor* 106: 405-410.
- Rohwer, S., Spaw, C. D. 1988: Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 2: 27-36.
- 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. 1976: Experiments on defences Cedar waxwingh use against cowbird parasitism. *The Auk* 93: 675-691.
- Rothstein, S. I. 1990: A model system for coevolution - avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481-508.
- Røskft, E., Espmark, Y., Jarvi, T. 1983: Reproductive effort and breeding success in relation to age by the Rook *Corvus-frugilegus*. *Ornis Scandinavica* 14: 169-174.
- Røskft, E., Moksnes, A., Stokke, B. G. 2002: Aggression to dummy cuckoos by potential European cuckoo hosts. *Behaviour* 139: 613-628.
- Røskft, E., Orians, G. H., Beletsky, L. D. 1990: Why do Red-winged blackbird accept eggs of Brown-headed cowbirds. *Evolutionary Ecology* 4: 35-42.

- Rutla, J., Jokimäki, J., Avilés, J. M., Kaisanlahti- Jokimäkim M. L. 2006: Responses of parasitized and unparasitized common redstart (*Phoenicurus phoenicurus*) populations against artificial cuckoo parasitism. *The Auk* 123: 259-265.
- Rutla, J., Latja, R., Kostela, K. 2002: The common cuckoo *Cuculus canorus* and its cavity nesting host, the redstart *Phoenicurus phoenicurus*: a peculiar cuckoo-host system? *Journal of Avian Biology* 33: 414-419.
- Sealy S.G., Neudorf D.L., Hobson K.A., Gill S.A. 1998: Nest defense by potential hosts of the Brown-headed Cowbird: methodological approaches, benefits of defense, and coevolution. In *Parasitic Birds and Their Hosts* (S.I. Rothstein and S.K. Robinson, eds.), pp.194-211. New York: Oxford University Press.
- Skjelseth, S., Moksnes, A., Roskaft, E., Gibbs, H. L., Taborsky, M., Taborsky, B., Honza, M., Kleven, O. 2004: Parentage and host preference in the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Journal of Avian Biology* 35: 21-24.
- Soler, J. J. 1999: Do life-history variables of European cuckoo hosts explain their egg-rejection behavior? *Behavioral Ecology* 10: 1-6.
- Soler, J. J., Møller, A. P 1996: A comparative analysis of the evolution of variation in appearance of eggs of European passerines in relation to brood parasitism. *Behavioral Ecology* 7: 89-94.
- Soler, J. J., Møller, A. P., Soler, M. 1999: A comparative study of host selection in the European cuckoo *Cuculus canorus*. *Oecologia* 118: 265-276.
- Soler, M., Martin-Vivaldi, M., Pérez-Contreras, T. 2002: Identification of the sex responsible for recognition and the method of ejection of parasitic eggs in some potential common cuckoo hosts. *Ethology* 108: 1-10.
- Soler, M., Møller, A. P. 1990: Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Letters to Nature* 342: 748-750.
- 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., Hafstad, I., Rudolfsen, G., Moksnes, A., Moller, A. P., Røskaft, E., Soler, M. 2008: Predictors of resistance to brood parasitism within and among reed warbler populations. *Behavioral Ecology* 19: 612-620.
- Stokke, B. G., Honza, M., Moksnes, A., Røskaft, E., Rudolfsen, G. 2002: Costs associated with recognition and rejection of parasitic eggs in two european passerines. *Behaviour* 139: 629-644.

- Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskft, 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*). *Proceedings of the Royal Society* 266: 1483-1488
- Stokke, B. G., Takasu, F., Moksnes, A., Røskft, E. 2007: The importance of clutch characteristics and learning for antiparasite adaptations in hosts of avian brood parasites. *Evolution* 61: 2212-2228.
- Victoria, J. K. 1972: Clutch characteristics and egg discriminative ability of african Village Weaverbird *Ploceus-cucullatus*. *Ibis* 114: 367-&.
- Wyllie, I. 1981: *The Cuckoo*. Batsford. London.