

Globální experiment s ptačí ekologií: co se stane, když se evropský pták ocitne na Novém Zélandu?

Mezi nepřehlédnutelné druhy naší opeřené fauny patří i kos černý (*Turdus merula*) a drozd zpěvný (*T. philomelos*). Na tyto zcela běžné druhy jsme natolik zvyklí, že většinu z nás ani nenapadne, že by se jejich výzkumem dalo zjistit něco nového. Na obou zástupcích tohoto rodu však ukážeme, že studium jejich původních populací u nás a vysazených populací u protinožců poskytuje řadu zajímavých pohledů na obecně ekologické a evoluční otázky.

Rozšíření a introdukce

S kosem i drozdem se dnes nejčastěji setkáme v městském prostředí. Ještě před dvěma stoletími byste však žádné synantropizované zástupce rodu *Turdus* nenašli. První pravidelné kolonizace měst kosem proběhly ve 20. letech 19. stol. (první písemný doklad párů kosa v německých městech Bamberg a Erlagen je však už z r. 1782). Až do r. 2009 zůstávalo záhadou, zda kos kolonizoval další města opakovaně z blízkých lesů (model nezávislé kolonizace), nebo se naopak kosi adaptovaní na městské prostředí šířili do nových měst z lidských sídel obsazených dřívě (tzv. leapfrog pattern čili model skokové kolonizace). K. L. Evans se spolupracovníky (2009, 2010) ukázali, že pravděpodobnější je nezávislá kolonizace.

Přirozeně se s oběma druhy lze setkat v Eurasii. Oba však byly introdukovány na Nový Zéland (také do Austrálie a Tasmánie), kde se úspěšně usadily a rozšířily.

Nechtěný experiment

Ptačí hnízdní biologie se dramaticky liší mezi severním mírným (temperátním) pásem a tropy spolu s jižním mírným pásem (ptačí ekologie jižního temperátního pásu je ekologicky podobnější tropům než severnímu temperátu – snad kvůli více oceánskému klimatu). U našich pěvců na rozdíl od jejich tropických příbuzných pozorujeme např. vyšší snůšky, kterých je ale méně v průběhu roku, kratší hnízdní období nebo mnohem výraznější odlišení pohlavních rolí (Grim a Remeš 2006).

Řada prací z posledních let jednak potvrdila dlouhodobé podezření, že tropičtí ptáci se opeřencům temperátního pásu prakticky v ničem nepodobají, a jednak poukázala na možná vysvětlení těchto zásadních rozdílů v ptačí ekologii v globálním měřítku (Martin 1996). Prubiřským kamenem každé ekologické „pravdy“ je však experiment a ten bohužel v globálním měřítku většinou provést nelze – at

z důvodů logistických, finančních nebo etických.

Naši předkové však na etiku příliš nehlédli. Poté, co bezohledně zlikvidovali původní novozélandské biotopy a faunu, bylo už mnohem snazší provést (z dnešního pohledu) experiment monstrózních rozměrů. Během posledních 160 let lidé na Nový Zéland úspěšně introdukovali 80 druhů živočichů a neuvěřitelných 1 800 druhů rostlin! Přitom spolu s neúspěšnými introdukcemi by toto číslo bylo výrazně vyšší: např. z celkem 130 druhů ptáků vypuštěných do zbytků novozélandské přírody tam dnes dnes můžeme vidět pouze 39 (Wilson 2004).

Proč tak nízká úspěšnost? Od různých druhů bylo vypuštěno značně rozdílné množství jedinců a právě počet introdukčních pokusů spolu s počtem vypuštěných jedinců (tzv. propagule pressure) jsou nejdůležitějšími faktory, které ovlivňují dopad introdukce (např. Blackburn a kol. 2009). Úspěšné zavlečení kosa je výsledkem 16 nezávislých introdukcí na různá místa Nového Zélandu v celkovém počtu přes 600 jedinců. U drozda byla intenzita vysazování podobná – 14 případů s více než 400 jedinci – a stejně tak úspěšná (Thomson 1922). Ovšem až likvidace původních společenstev uvolnila prostor pro nechtěné vetřelce: většina prvních introdukčních pokusů před narušením původních biotopů skončila neúspěchem.

Díky této ekologické tragédii se však Nový Zéland stal ideální přírodní laboratoří pro ekology. Pokud se totiž ptačí obyvatel mírného pásu ocitne v tropech či na jižní polokouli, můžeme očekávat posuny v jeho ekologii, fyziologii, morfologii a chování – ty by měly směřovat k charakteristikám původních druhů. Otázkou ovšem zůstává, zda je 130–150 let dostatečně dlouhá doba na pozorování výsledků mikroevoluční změny. Překvapivě se zdá, že ano.

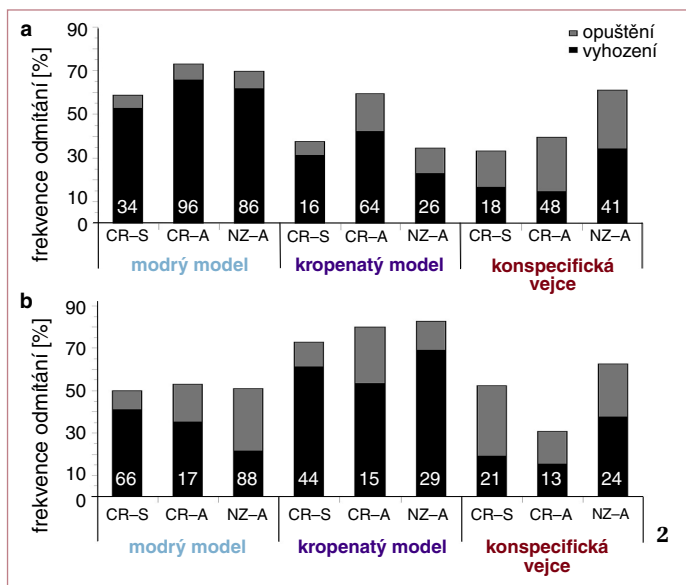
Městští versus lesní kosi: mikroevoluce chycená při činu

Už před desítkami let byly odhaleny rozdíly v reprodukčních parametrech mezi evropskými a novozélandskými kosem a drozdy, které odpovídaly výše uvedeným teoretickým předpokladům (Gurr 1954, Niethamer 1970). Na Novém Zélandu ve srovnání s Evropou už tehdy měly oba druhy menší průměrné snůšky (3,4 oproti 3,9 pro kosa a 3,9 proti 4,1 u drozda), kterých bylo v průběhu roku více (čtyři až pět versus dvě až tři pro oba druhy).

Tyto rozdíly nelze vzhledem k obrovskému počtu vysazených jedinců opominout jako důsledek efektu zakladatele (kdy nová populace je nereprezentativním vzorkem populace zdrojové). V souladu s tím se u novozélandských kosů nepodařilo prokázat žádný efekt hrdla lahve (bottleneck effect – zúžení genetické diverzity zmenšené populace; Briskie a Mackintosh 2004) a u drozdů je vzhledem k podobně velkému počtu vysazených jedinců prakticky vyloučen. Stejně tak lze s vysokou pravděpodobností odmítnout možnost, že pozorované rozdíly jsou odrazem fenotypové plasticity

1 Typická snůška drozda zpěvného (*Turdus philomelos*) v severním mírném pásmu má čtyři mláďata.





(tedy schopnosti daného genotypu exprimovat se různě v závislosti na měnících se podmínkách prostředí). Proč?

K vytvoření geneticky podmíněných rozdílů v chování nebo fyziologii kosů totiž může docházet i v mnohem menším prostorovém měřítku než mezi kontinenty. Je pozoruhodné, že ačkoli kosi strávili v evropských městech jen několik desítek generací, stačili se odlišit fyziologicky, chováním a hnízdní biologii od svých lesních bratranců a tyto rozdíly mají genetickou komponentu. Městští kosi jsou mnohem usedlejší, což se projevuje nižší zásobou tuku a nižším migračním neklidem (Partecke a Gwinner 2007). Pohlavní orgány kosů ve městech se vyvíjejí o tři týdny dříve než u jejich lesních protějšků, ale období jejich zmenšování se již shodují (Partecke a kol. 2005). Také se u nich vylučuje méně stresového hormonu kortikosteronu při zátěžových situacích (Partecke a kol. 2006), jsou méně plaší a úniková vzdálenost je menší (Møller 2009), dožívají se vyššího věku atd.

Tyto rozdíly mezi biologii městských a lesních kosů se projevily v měřítku pohybů několika desítek kilometrů. Ovšem opravdu ideálním místem ke studiu mikroevoluce v relativně krátkém časovém úseku je již zmíněný Nový Zéland. Zatímco v citovaných německých studiích neznáme ani míru, ani délku izolace městských a lesních kosů (nelze vyloučit matoucí vlivy genového toku mezi sledovanými populacemi), geografickou a genetickou izolaci evropských a novozélandských kosů si můžeme být naprosto jisti a navíc známe přesně míru i délku této izolace. Důvodem je extrémní filopatrie – věrnost místu vylíhnutí a vyhnízdění. Kosi nejenže netáhnou mezi severní a jižní polokoulí (jako mnozí jiní pěvci), ale vykazují vysokou sedentárnost vůbec, jak ukazují zmíněná data zahraniční i naše. Např. individuálně značení kosi se v Olomouci přesunuli v další hnízdní sezoně v průměru jen o pár desítek až stovek metrů od původního hnízdiště. Drozd je podobně filopatrický jako kos (Cepák a kol. 2008).

Kromě faktu, že genový tok mezi původními a introdukovanými populacemi je roven nule, máme i přesnou informaci o době izolace: kos byl na Nový Zéland

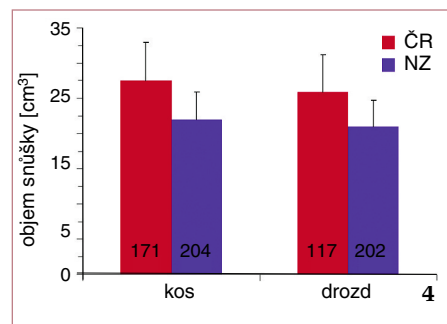
vysazován v letech 1862–79 a drozd v období 1865–72 (k žádným dalším introdukcím už nedošlo). Novozélandské populace obou druhů tedy prožily v izolaci od svých původních zhruba 140 let. Podobně přesná data pro jiné organismy jsou velmi vzácná.

Evropa versus Nový Zéland: reprodukční biologie

Podmínky v mírném pásu jsou obecně proměnlivější než v tropech. Vyšší sezonalita vede k proměnlivé potravní nabídce – ta bývá zpravidla nejvyšší uprostřed hnízdního období. Temperátní druhy tedy kladou největší snůšky uprostřed hnízdní sezony, což potvrdila i naše data z Olomouce. Naopak v tropech a jižním mírném pásu jsou podmínky během sezony stabilnější, takže vztah mezi velikostí snůšky a datem v sezoně nebývá zpravidla patrný (Evans a kol. 2005). Na Novém Zélandu jsme u kosa žádné významné změny ve velikosti snůšky v průběhu hnízdní sezony nepozorovali, ale u drozda se velikost snůšky s postupující sezonou zmenšovala (viz také Evans a kol. 2005). Příčinou může být snížená potravní nabídka pro drozdi mláďata během sušších měsíců v pokročilejším jaru a létě (Gruar a kol. 2003). Žízaň, hlavní složka potravy mláďat, jsou hlouběji v půdě, a proto hůře přístupné.

Nejdůležitějším faktorem, který je odpovědný za evoluci velikosti snůšky, je mortalita mláďat a dospělců. Relativně vysoké přežívání hnízd (~50 %) a naopak nízké přežívání dospělců v mírném pásu „tlačí“ na evoluci velkých snůšek. V tropech je to obráceně: relativně nízké přežívání hnízd (~25 %) a naopak vysoké přežívání dospělců „tlačí“ na evoluci malých snůšek. S tím souvisí větší velikost vajec v tropech než v mírném pásu – viz kompromis (trade-off) mezi počtem a velikostí vajec ve snůšce. Z toho plyne jasný předpoklad: novozélandští kosi a drozdi by měli mít menší snůšky, ale větší vejce než příslušníci těchto druhů u nás v Evropě.

Skutečně, velikosti snůšek byly u obou druhů významně menší na Novém Zélandu než u nás (Samaš a kol., v přípravě). Co se týče velikosti vajec, nezjistili jsme žádné významné rozdíly. Kvůli menší velikosti snůšek však oba druhy celkově investovaly do reprodukce více v Evropě než



2 Frekvence odmítání cizích vajec u kosa černého (*Turdus merula*; a) a drozda zpěvného (*T. philomenos*; b) pro sympatrické (Česká republika; CR-S), mikro- (CR-A) a makroalopatrické (Nový Zéland; NZ-A) populace. Počty experimentů jsou uvedeny uvnitř sloupců. Blíže v textu. Orig. P. Samaš
3 Vejce kosa černého (nahore) a drozda zpěvného (dole) spolu s modrým (vlevo) a kropenatým (vpravo) modelem kukaččích vajec. Foto P. Samaš
4 Průměrná investice kosů a drozdů do snůšky (průměr + směrodatná odchylka) v České republice a na Novém Zélandu. Orig. P. Samaš

u protinožců (obr. 4), jak předpokládá teorie. To by mohlo být způsobeno právě nutností vměstnat rodičovské úsilí do menšího počtu snůšek v našich podmínkách.

Zcela geneticky izolované novozélandské populace s přesně známou dobou introdukce jsme však využili i k zodpovězení další, poměrně netradiční otázky.

Proč kosi a drozdi odmítají cizí vejce?

Kdo by neznal jediného obligátního hnízdního parazita v naší ptačí fauně, kukačku obecnou (*Cuculus canorus*). Úspěch kukačky znamená reprodukční apokalypsu pro hostitele. To vede k evoluci obranného chování, především schopnosti rozpoznat a odmítnout parazitické vejce. Jenže stejná protiadaptace vzniká i působením vnitrodruhového parazitismu, kdy se navzájem parazitují jedinci stejného druhu.

Kosi i drozdi mají velmi dobře vyvinutou schopnost cizí vejce odmítat (Polačiková a Grim 2010). Dříve se věřilo, že u kosa a drozda jde o adaptaci proti parazitaci



kukačkou, jenže kukačka obecná ptáky rodu *Turdus* dnes neparazituje. To ovšem nevylučuje možnost dřívějšího parazitismu – dnes by schopnost odmítat cizí vejce přetrvávala jako tzv. duch evoluční minulosti. Proto jsme zjišťovali, zda za schopnost kosů a drozdů odmítat cizí vejce může kukačka nebo vnitrodruhový parazitismus.

Teoretické modely předpokládají a pozorování dokládají, že udržení schopnosti rozlišovat cizí vejce je často velmi nákladné. Např. hostitel chybně vyhodí vlastní netypické vejce, které mylně pokládá za cizí, nebo rozbije vlastní vejce při pokusu odmítnout vejce, které je opravdu cizí. Při absenci hnízdního parazitismu pak schopnost odmítat cizí vejce nepřináší žádné výhody, ale pouze nevýhody. Proto by mělo odmítání vajec po zániku parazitického tlaku zeslábnout a nakonec zaniknout. Tento předpoklad potvrzuje řada studií chování hostitelů žijících v sympatrii (tedy v kontaktu) či alopatrii (v izolaci) s hnízdním parazitem (např. Røskaft a kol. 1990, Lindholm 2000).

Všechny tyto a podobné práce však trpí zásadním nedostatkem: neexistují žádné informace o tom, jak dlouhá je sympatrie nebo alopatrie s kukačkou – jednoduše nevíme, zda populace, kde kukačka dnes nežije, nebyla běžně parazitována třeba jen před pár lety (a naopak!). Proto jsou kosí a drozdí populace na Novém Zélandu skutečným evolučním požehláním: máme 100% jistotu, že jsou zhruba 140 generací v naprosté izolaci od kukačky – ta na ostrovy dovezena nebyla. Na Novém Zélandu sice žijí dva původní parazitické druhy, kukačka nádherná (*Chalcites lucidus*); dřívě *Chrysococcyx*, obr. na str. 198) a kukačka dlouhoocasá (*Eudynamis taitensis*), ale ani jedna podle dosavadních pozorování nejeví výrazný zájem o parazitaci introdukovaných druhů.

Při naší práci jsme si sami zahráli na kukačku a vkládali jsme modely vajec do hnízd kosů a drozdů u nás v lesním prostředí (sympatrie s kukačkou), v městském prostředí (mikroalopatrie – kontakt s kukačkou není, ale existuje riziko genového toku mezi městskými a lesními populacemi) a na Novém Zélandu (makroalopatrie – genový tok s populacemi hostitelů sym-

patrických s kukačkou nepřipadá vůbec v úvahu). Pokud je za evoluci a udržení schopnosti odmítat cizí vejce odpovědný mezidruhový parazitismus, budou novozélandské makroalopatrické populace odmítat méně než populace sympatrické. Mikroalopatrické populace by měly odmítat s frekvencí mezi sympatrickými a makroalopatrickými. Podle hypotézy vnitrodruhového parazitismu (ten by mohl zůstat přítomný i u novozélandských populací) by se populace neměly lišit, nebo by se odmítání mělo v alopatrii dokonce zvýšit, protože městské alopatrické populace (ať u nás nebo na Zélandu) mají vyšší hnízdní hustoty než populace lesní. S vyššími hnízdními hustotami riziko vnitrodruhového parazitismu roste.

Použili jsme dva různé typy modelu vajec a jedno konspicivní (stejně druhu) skutečné vejce. Modely věrně napodobovaly velikost, váhou i zbarvením dva rozšířené typy kukaččích vajec (obr. 3). Hypotéza mezidruhového parazitismu by byla podpořena, kdyby hostitelé konspicivní vejce nevyhazovali. Schopnost vyhazovat cizí vejce téhož druhu by se totiž působením mezidruhového parazitismu nemohla vyvinout bez dlouhodobé intenzivní koevoluce mezi hostitelem a parazitem, který by kladl vysoce mimetická (napodobující) vejce. Kukaččí vejce se však kosím a drozdím vůbec nepodobají – už jen velikostně jsou poloviční. Proto je v principu nemožné, aby takto nepodobná vejce „vypilovala“ rozlišovací schopnosti hostitelů do takové míry, že by rozeznali a odmítali konspicivní vejce téměř k nerozeznání podobná vlastním vejcím (viz teorie conspecific acceptance threshold, Reeve 1989).

Dohromady jsme uvedeným způsobem úspěšně parazitovali 745 hnízd. Frekvence vyhazování u populací obou druhů na Novém Zélandu se nesnížily, ale u některých typů modelových vajec se dokonce mírně (i když ne statisticky významně) zvýšily (obr. 2). Takový experimentální důkaz je velmi důležitou částí do celé mozaiky řešící otázku, zda protiparazitické adaptace u obou druhů jsou výsledkem mezi- nebo vnitrodruhového parazitismu. Mírné zvýšení frekvence vyhazování vajec může být způsobeno např. vyšším parazi-

5 Samice nepůvodního kosa černého na hnízdě postaveném v nepůvodním blahočetu (*Araucaria*). Novozélandský Auckland

6 V potravě mládat kosa černého se objevují kromě živočišné složky i plody třešně ptačí. Pecky mláďata vyvrhují. Snímky T. Grima, není-li uvedeno jinak

tickým tlakem ze strany vlastního druhu. To je možné, neboť hustoty populací – a snad i interakce mezi jedinci – na Novém Zélandu jsou u obou druhů vyšší než v ČR. Pozorovaný směr rozdílu však nelze vysvětlit mezidruhovým kukaččím parazitismem.

Dalším argumentem ve prospěch vnitrodruhové a proti mezidruhové hypotéze je vysoká frekvence vyhazování konspicivních vajec. Ta bývá u ptačích druhů, které nejsou pravidelně parazitovány, rovna nule. Ovšem i u parazitovaných druhů bývá typicky velice nízká (např. Lyon 2003). Odmítání až 50 % vajec vlastního druhu (obr. 2) nelze vysvětlit jako vedlejší produkt schopnosti poznat cizí vejce v důsledku koevoluce s kukačkou.

Zdá se tedy, že schopnost odmítat „divná“ vejce se vyvinula jako reakce na vnitrodruhový a nikoli mezidruhový parazitismus. Tento závěr je v souladu s našimi dalšími výsledky, které naznačují, že kukačka nikdy neparazitovala ani u kosa, ani u drozda.

Všechno zlé je k něčemu dobré

Zavlečení (nejen) kosů a drozdů na Nový Zéland je z hlediska ochrany přírody katastrofa. Naopak z hlediska behaviorální ekologie a evoluční biologie je darem. Tyto introdukce poskytly možnost studovat ve velkém časoprostorovém měřítku mnohé otázky, které bychom jinak nemohli experimentálně testovat, nebo jen ve velmi omezené míře. Námi zjištěné odlišnosti v hnízdní biologii, protiparazitickém chování nebo morfologických charakteristikách jsou však jistě jen zlomkem rozdílů, které teprve čekají na své objevení.

Na výzkumu se dále podílely A. Dvorská, L. Polačiková, L. Turčoková a Z. Strachoňová. Financován byl z Human Frontier Science Program Award.