

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Metody odmítání parazitických vajec u hostitelů
hnízdících parazitů**

Diplomová práce

Autor: Jana Weizensteinová

N1501 - Zoologie
prezenční studium

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

Olomouc 2012

Prohlášení:

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

V Olomouci dne:

Poděkování

Na prvním místě bych chtěla poděkovat svému školiteli Tomáši Grimovi za odborné vedení, aktivní přístup, kritiku i cenné rady během zpracovávání mojí diplomové práce a pomoc se statistickou analýzou dat. Velký dík také patří Peteru Samašovi za zasvěcení do terenních prací a pomoc se zpracováním výsledků. Za pomoc při sběru dat v terénu dále děkuji Lucii Turčokové, Aleně Dvorské, Milanu Fictumovi a Tomáši Koutnému. Dále bych na tomto místě ráda poděkovala Jaroslavu Kolečkovi za podporu mého zájmu o ornitologii a cenné rady při neformálních konzultacích.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Jana Weiszensteinová

Název práce: Metody odmítání parazitických vajec u hostitelů hnízdních parazitů

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie

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

Rok obhajoby práce: 2012

Abstrakt

Během koevolučních závodů ve zbrojení se mezi hnízdními parazity a jejich hostiteli vytvářejí vzájemné adaptace a protiadaptace. Nejdůležitějším obranným mechanismem hostitelů je odmítání parazitických vajec, přičemž metoda odmítnutí cizího vejce je u hostitelů variabilní (opuštění hnízda, proklonutí vejce či vynesení neporušeného vejce v zobáku). Tato práce je zaměřená na studium odmítavého chování a zjištění metod používaných k odstraňování cizích vajec z hnízda u kosa černého (*Turdus merula*) na základě video-nahrávání experimentálně parazitovaných hnízd různými typy vajec. Typ použitého experimentálního vejce (umělý model, přirozené vejce) neměl vliv na chování hostitele (frekvence, latence a metoda odmítnutí). Kosi používali k odstraňování cizích vajec z hnízda obě metody odmítnutí, uchopení i proklonutí. Odmítnutí proklonutím se zdá být nákladnější metoda, protože je spojena se škodami na vlastních vejcích hostitele. U kosů inkubuje vejce pouze samice, a proto jen samice odmítaly cizí vejce. Samec se věnoval převážně strážení hnízda za nepřítomnosti samice.

Klíčová slova: hnízdní parazitismus, odmítání vajec, vyhození uchopením, vyhození proklonutím, kos černý, *Turdus merula*

Počet stran: 54

Počet příloh: 0

Jazyk: český

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Autor's first name and surname: Jana Weiszensteinová

Title: Methods of egg rejection by hosts of brood parasites

Type of thesis: Diploma thesis

Department: Department of Zoology

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

The year of presentation: 2012

Abstract

During the coevolutionary arms races between avian brood parasites and their hosts mutual adaptations and counteradaptations have evolved. The most important host defense is rejection of the parasitic egg, but method of rejection is variable (nest desertion, puncture ejection or grasp ejection). The present work focused on rejection of foreign eggs and rejection methods used by the blackbird (*Turdus merula*). The work was based on videorecording of nest experimentally parasited with different types of eggs. Type of experimental egg (artificial model, natural egg) did not affect host behaviour (frequency, latency and method of ejection). Blackbirds used both grasp and puncture ejection. The data also suggest that puncture ejection is more costly than grasp ejection because it is associated with the damage to hosts own eggs. In blackbirds only females incubate and thus only females rejected parasitic eggs. The male was primarily responsible for guarding the nest in the absence of female.

Key words: brood parasitism, egg rejection, grasp-ejection, puncture-ejection, blackbird, *Turdus merula*

Number of pages: 54

Number of appendices: 0

Language: Czech

OBSAH

ÚVOD	7
<i>Hnízdní parazitismus</i>	7
<i>Frekvence parazitismu</i>	8
<i>Obrana proti hnízdním parazitům</i>	8
<i>Faktory ovlivňující odmítnutí vejce</i>	9
<i>Akceptace parazitického vejce</i>	10
<i>Metody odmítnutí</i>	11
<i>Náklady na odmítnutí („rejection costs“)</i>	12
<i>Latence k odmítnutí</i>	13
<i>Vliv pohlaví</i>	14
<i>Cíle</i>	15
<i>Hypotézy</i>	15
MATERIÁL A METODY	17
<i>Vyhledávání hnízd</i>	17
<i>Modelový druh</i>	17
<i>Manipulace na hnízdě</i>	18
<i>Typy experimentálních vajec</i>	18
<i>Video-záznam chování hostitelů na hnízdě</i>	20
<i>Analýza nahrávek</i>	21
<i>Statistická analýza</i>	22
VÝSLEDKY	23
<i>Frekvence odmítání</i>	23
<i>Metoda odmítnutí</i>	24
<i>Náklady na odmítnutí</i>	26
<i>Latence k odmítnutí</i>	26
<i>Vliv pohlaví</i>	26
<i>Doba inspekce</i>	27
<i>Frekvence klovaní</i>	28
<i>Chování samce</i>	28
DISKUZE	30
<i>Frekvence odmítání</i>	30
<i>Akceptace parazitických vajec</i>	32
<i>Metoda odmítnutí</i>	33
<i>Náklady na odmítnutí</i>	35
<i>Latence k odmítnutí</i>	37
<i>Vliv pohlaví</i>	38
ZÁVĚR	41
LITERATURA	42

ÚVOD

Hnízdní parazitismus

Vzájemný vztah mezi parazity a jejich hostiteli představuje jeden z nejznámějších a nejlépe studovaných příkladů koevoluce (Rothstein & Robinson 1998; Davies 2000), což je evoluce dvou druhů ovlivněná jejich vzájemnými biologickými vazbami. Hnízdní parazitismus označuje rozmnožovací strategii ptáků, která spočívá v přenechání péče o vlastní potomstvo cizím pěstounům. Parazit se tak zřekne veškerých rodičovských povinností a další osud mláďat je tak plně „v rukou“ hostitelského druhu (Payne 1998). Pro hostitele samotné je však toto parazitování značně nevýhodné, jelikož snižuje jejich vlastní reprodukční úspěch. Dochází u nich proto k evoluci řady obranných mechanismů, které negativní dopady parazitismu redukuje. V „zájmu“ parazita je však na druhé straně co nejlépe využít hostitele ke zvýšení vlastního fitness. Hostitelské a parazitické druhy jsou tedy ve vzájemných negativních interakcích a během evoluce se mezi nimi postupně vyvíjejí adaptace a protiadaptace, které mají svého majitele zvýhodnit. Tento mechanismus vzniku a zdokonalování vzájemných adaptací je znám jako koevoluční „závody ve zbrojení“ (tzv. arms-races; Dawkins & Krebs 1979; Rothstein & Robinson 1998).

Péči o mláďata mohou živočichové přenechat jak příslušníkům jiného druhu, tak i jedincům druhu vlastního. S vnitrodruhovým parazitismem se můžeme často setkat např. u hmyzu a poměrně běžný je také u ptáků. Dodnes byl zjištěn u 234 (2,4 %) ptačích druhů (Yom-Tov 2001). Vzácnější je parazitismus mezidruhový, vyskytující se asi u 100 druhů ptáků.

Nejlépe prozkoumaným mezidruhovým hnízdním parazitem v Evropě je kukačka obecná (*Cuculus canorus*; Davies 2000). Je to obligátní parazit kladoucí svá vejce do hnízd různých druhů ptáků, nejčastěji drobných pěvců. Ačkoli byla kukaččí vejce nalezena v hnízdech více než 100 druhů ptáků (Moksnes & Røskaft 1995), pravidelně bývá parazitováno pouze několik hostitelských druhů. V Evropě je to nejčastěji rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*), rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*) nebo pěnice slavíková (*Sylvia borin*). Jednotlivé kukaččí samice jsou hostitelsky specifické a tvoří poddruhy, kladoucí po celý život vejce s různou úrovní mimikry (tj. adaptivní podobnost vajec hostitele a parazita zprostředkovaná diskriminačními schopnostmi hostitele; Mason 1986) do hnízd konkrétního hostitelského druhu (Baker 1942; Lack 1968; Wyllie 1981; Brooke & Davies 1988; Moksnes & Røskaft 1995; Gibbs et al. 2000).

Frekvence parazitismu

Frekvence parazitování je hlavní determinantou potenciální selekce obranného chování u hostitelů a je mezi druhy velmi proměnlivá. Lokální parazitismus může v některých případech dosahovat až 50 % (Moskát & Honza 2002), „globální“ míry jsou však obvykle mnohem nižší. Ačkoli je parazitismus méně častý než predace, může na hostitele kvůli prodloužené péči o parazitické potomstvo vytvářet podobný selekční tlak (Rothstein 1990).

Některé druhy nejsou v současnosti parazitem využívány, ale i přesto disponují schopností odmítat cizí vejce, což může být důsledkem například vnitrodruhového parazitismu (Grendstad et al. 1999; Grim & Honza 2001; Grim et al. 2011; Soler et al. 2011) nebo dřívějšího kontaktu s mezidruhovým parazitem (Honza et al. 2004), přičemž schopnost odmítat zůstala u hostitelského druhu zachována.

Obrana proti hnízdním parazitům

Hlavními způsoby obrany proti parazitismu jsou agresivní chování hostitele vůči dospělým parazitům (Sealy et al. 1998), odmítání parazitických vajec (*egg rejection*) nebo odmítání parazitických mláďat (Grim 2006). Odmítnutí cizího vejce zahrnuje jeho vyhození (*ejection*; Rothstein 1975; Davies & Brooke 1988), opuštění hnízda (*desertion*; Langmore et al. 2005) a jeho zastavění (*built-over*; Sealy 1995).

Odmítání parazitických vajec je nejpoužívanějším a nejefektivnějším obranným mechanismem hostitelů proti parazitům (Rothstein 1975; Sealy 1996; Winfree 1999; Underwood & Sealy 2006), protože čím dříve hostitel parazita odmítne, tím vyšší je jeho reprodukční úspěch (Rothstein 1990). Rozpoznání a odmítnutí cizího vejce je součástí diskriminačního chování, které má podobu rozhodovacího procesu, při kterém hostitel reaguje na kognitivní podněty z hnízda. Za předpokladu, že vizuální percepce hraje důležitou roli v procesu diskriminace (Langmore et al. 2005), by měly být při tomto rozhodování obzvláště důležité faktory, jako jsou mimikry parazitických vajec s hostitelskými (Brooke & Davies 1988) nebo vnitrosněšková variabilita ve vzhledu hostitelských vajec (Lotem et al. 1995). Ačkoli výhody spojené s odmítnutím parazitického vejce jsou patrné, vyskytují se mezi populacemi i v rámci jedné populace značné rozdíly v odpovědi na cizí vejce (Davies & Brooke 1989b; Moksnes et al. 1990; Martín-Gálvez et al. 2007; Stokke et al. 2008). Možným vysvětlením by mohla být diskriminace závislá na věku či zkušenostech, získaných u populací v sympatrii s parazitem (Lotem et al. 1992; Stokke et al. 2005; Røskaft et al. 2006).

Nejčastějším způsobem odmítání parazitického vejce je jeho vyhození či vynesení z hnízda (ejection). Metoda samotného vyhození je variabilní mezi druhy a může se lišit i v rámci jednoho druhu (viz níže).

Za další způsob odmítnutí se považuje i opuštění celého hnízda. Ačkoli bývá deserce pokládána za hostitelovu odpověď na „napadení“ parazitem, může nastat i v mnoha odlišných situacích, jako je vyrušení hostitele, chladné počasí nebo přítomnost predátora (Kosciuch et al. 2006). Někdy může samotnému opuštění hnízda předcházet naklování vejce (Moskát et al. 2011). U některých hostitelských druhů, jako je například rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*), bývá takovéto chování 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. Někteří hostitelé postaví nové hnízdo na vrcholu hnízda obsahujícího vejce parazitické (Wyllie 1981) a staré hnízdo je tak jednoduše zastavěno novým.

Významnou hostitelskou adaptací v pokročilém stupni evoluce závodů ve zbrojení je také vývoj nižší vnitrosněškové a vyšší mezisněškové variability ve vzhledu vajec hostitele (Øien et al 1995; Soler & Møller 1996). Ta zpravidla usnadňuje hostiteli odhalit parazitické vejce a komplikuje parazitovi vývoj dokonalých mimikry (Stokke et al. 1999).

Faktory ovlivňující odmítnutí vejce

Častěji bývají odmítána vejce, která ve vzhledu méně odpovídají vejcům hostitelským (tj. nemimetická) než ta, která se jejich vlastním podobají (tj. mimetická), což bylo potvrzeno řadou studií (např. Brooke & Davies 1988; Rutila et al. 2002; Bártol et al. 2002; Moskát et al. 2003; Procházka & Honza 2004; Antonov et al. 2006).

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 zkušenější jedinci téhož hostitelského 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 (Lotem et al. 1992, 1995).

Významným faktorem ovlivňujícím diskriminační schopnosti hostitele je kontakt s parazitem. U hostitelů žijících sympatricky (tj. v kontaktu s parazitem) jsou pozitivně selektovány schopnosti odmítat parazitické vejce (Davies & Brooke 1988). U hostitelských populací žijících alopatricky (tj. mimo oblast výskytu např. kukačky) nemá schopnost odmítat cizí vejce žádnou výhodu, pokud ovšem nedochází k vnitrodruhovému parazitismu, v jehož důsledku se také mohou diskriminační schopnosti udržovat (Soler et al. 2011). Vysoká frekvence odmítnutých parazitických vajec však byla prokázána i u alopatricky žijících hostitelů (Moskát et al. 2002), u kterých se předpokládá, že byli parazitováni v minulosti a schopnost odmítat cizí vejce si udrželi. Ať už jsou tedy diskriminační schopnosti výsledkem dávné interakce s kukačkou či vnitrodruhového parazitismu, dokládají existenci selekce vyvolané parazitismem na tuto vlastnost.

Většina teoretických modelů koevoluce mezi hnízdními parazity a jejich hostiteli předpokládá konzistentní chování jedinců v odpovědích na cizí vejce, kdy odmítači cizí vejce vždy odmítnou zatímco akceptoři vždy akceptují. U některých hostitelských druhů byla za pomoci opakovaného experimentálního parazitování stejných jedinců zjištěna vysoká opakovatelnost (repeatability) v odmítání cizích vajec (Lotem et al. 1995; Honza et al. 2007; Peer & Rothstein 2010; Samaš et al. 2011), přičemž při druhém parazitování dochází k rychlejšímu odmítnutí (Honza et al. 2007; Samaš et al. 2011), protože ptáci mohou být na základě přítomnosti a rozpoznání prvního cizího vejce v hnízdě vnímavější k parazitování. Někteří jedinci však mohou své rozhodnutí o odmítnutí během krátkého období změnit (Alvarez 1996; Honza et al. 2007; Samaš et al. 2011) a druhé vejce po prvním odmítnutém akceptovat nebo naopak odmítnout druhé po prvním akceptovaném.

Akceptace parazitického vejce

Pokud není parazitické vejce odmítnuto, bývá považováno za akceptované a stává se součástí snůšky. Někteří hostitelé parazitická vejce či mláďata akceptují navzdory výhodám spojeným s jejich odmítnutím (Rothstein 1975; Peer & Sealy 2004). Akceptace bývá vysvětlována pomocí dvou evolučních hypotéz: evolučního zpoždění (*evolutionary lag*; Dawkins & Krebs 1979; Rothstein 1982) a evoluční rovnováhy (*evolutionary equilibrium*; Zahavi 1979; Rohwer & Spaw 1988; Lotem et al. 1992, 1995; Lotem & Nakamura 1998). Předpokladem hypotézy evolučního zpoždění je, že hostitelé akceptují parazitické vejce, protože nebyli parazitováni

dost dlouho nebo v dostatečných frekvencích k tomu, aby došlo k rozšíření alel pro odmítání cizích vajec v populaci (Rothstein 1975; Davies & Brooke 1989b). Hypotéza rovnováhy předpokládá, že akceptace je u jistých hostitelů selektovaná proto, že náklady na odmítnutí cizího vejce jsou větší než náklady na jeho přijetí. Nevýhody spojené s odmítnutím tak mohou převážit ztrátu reprodukčního úspěchu spojenou s přijetím a výchovou parazitického mláděte (Rohwer & Spaw 1988; Lotem & Nakamura 1998). Tato hypotéza s větší pravděpodobností vysvětluje akceptaci mimetického vejce hostitelem s vysokými náklady na odmítnutí vejce a nízkou pravděpodobností parazitace (Davies et al. 1996).

Metody odmítnutí

Hostitelské druhy, u nichž je vyvinuto odmítavé chování vůči parazitickým vejcím, mohou využívat dvou rozdílných metod jejich odmítnutí vyhozením (opuštění hnízda jako metoda odmítnutí viz výše). Ty bývají často spjaté s fyzickými předpoklady a ekologickými nároky konkrétních hostitelských druhů. Metoda samotného vynesení vejce z hnízda bývá často ovlivněna především velikostí zobáku hostitele (Rohwer & Spaw 1988; Marchetti 1992; Underwood & Sealy 2006) a přímo souvisí s náklady spojenými s jeho odmítnutím (Rohwer & Spaw 1988; Moksnes et al. 1991).

Metoda odstranění celého neporušeného vejce prostřednictvím uchopení do zobáku a vynesení z hnízda (*grasp-ejection*) bývá využívána především většími hostiteli s většími zobáky (Rothstein 1975; Rohwer & Spaw 1988), kteří jsou schopni bez problémů vejce uchopit. Menší hostitelé nemusejí být pevného uchopení do zobáku schopni, a tato metoda pro ně tudíž nemusí být realizovatelná. Tyto druhy častěji vaječnou skořápku nejprve zobákem proděraví a vzniklý otvor pak umožní uchopení a vynesení vejce z hnízda (*puncture-ejection*). Podle Rasmussena et al. (2010) může velikost zobáku zabraňovat evoluci „grasp ejection“ u hostitelů vlhověce hnědohlavého (*Molothrus ater*), kteří mají zobáky kratší než 16 mm, přičemž velikost vlhovčích vajec je v průměru 21,1 x 16,4 mm (Underwood & Sealy 2006). Zatímco velikost zobáku tedy dovoluje využívání metody vyhození uchopením pouze větším druhům, odstranění cizího vejce rozkloubáním by měli být teoreticky schopni všichni hostitelé (ale viz Antonov et al. 2009). Přesto však u diskriminujících druhů často dochází k jeho akceptování (Peer & Sealy 2004), což může podle hypotézy evoluční rovnováhy souviset s náklady na odmítnutí.

Náklady na odmítnutí („rejection costs“)

Odmítnutí cizího vejce může být pro hostitele v některých případech nákladné (Davies & Brooke 1988, 1989a; Rohwer et al. 1989; Røskaft et al. 1990; Marchetti 1992). Náklady spojené s rozpoznáváním a odmítáním cizího vejce zahrnují poškození některého z vlastních vajec při manipulaci s vejcem parazitickým nebo samotný energetický a časový výdej související s jeho odstraněním (Spaw & Rohwer 1987; Davies et al. 1986; Røskaft et al. 2002). Řadíme sem i rozpoznávací omyly (*recognition errors*), což je vyhození vlastního vejce, které je hostitelem chybně označeno za parazitické (Davies & Brooke 1988). Kromě mimikry, mohou činit odmítnutí obzvláště nákladným neobvykle silné skořápky parazitických vajec (Davies & Brooke 1988, 1989a; Rohwer et al. 1989; Igic et al. 2011), zvláště pak u hostitelů s menšími zobáky, kteří se snaží vejce rozklovat nebo opustí celou snůšku (Moksnes et al. 1991; Røskaft et al. 1993; Antonov et al. 2006).

Jak už bylo řečeno, náklady na odstranění vejce často souvisejí s metodou jeho odmítnutí. Vyhození uchopením dává možnost odstranit parazitické vejce s menším rizikem poškození některého z vlastních vajec hostitele, zatímco při naklování častěji dochází k náhodnému poškození některého z nich (Rohwer & Spaw 1988; Moksnes et al. 1991). Tento způsob odmítnutí se tedy zdá být nákladnější (Rohwer & Spaw 1988; Underwood & Sealy 2006). Pro některé menší hostitele, neschopné uchopení vejce do zobáku, mohou být náklady spojené s odstraněním cizího vejce příliš vysoké a činit tak adaptivním jeho akceptování, zvláště pak v případě, kdy je pravděpodobnost parazitování malá. Akceptování se tedy může jevit jako výhodnější strategie, pokud náklady na odmítnutí vejce převýší náklady na jeho přijetí (Brooker & Brooker 1996). Někteří menší ptáci navíc nemusejí být naklování tvrdé skořápky parazitického vejce vůbec schopni. Mohlo by u nich tedy častěji docházet k akceptaci. Tato hypotéza však byla potvrzena pouze u hostitelů vlihovce hnědohlavého (Rohwer & Spaw 1988). Akceptování parazitického vejce se pro ně může zdát výhodnější, než opuštění celého hnízda, protože parazitické mládě se často vyvíjí spolu s některými z mláďat hostitele, který tak nepřichází o celou snůšku. To však nemůže platit u hostitelů kukačky obecné, jejíž mládě vždy odstraní hostitelova vejce nebo mláďata (Anderson et al. 2009), což mu nepřináší žádný reprodukční úspěch (Davies & Brooke 1989a). Røskaft et al. (1993) experimentálně kvantifikovali náklady na odmítnutí a přijetí parazitického vejce testováním vlihovčího hostitele, odmítajícího cizí vejce rozklováním (trupiál baltimorský *Icterus galbula*). Zjistili, že náklady na parazitování a výchovu

parazitických mláďat jsou větší než náklady na odmítnutí vejce touto metodou. Lorenzana & Sealy (2000) srovnávali náklady na odmítnutí a přijetí parazitismu u druhů odmítajících oběma metodami a došli k podobným závěrům. Zjistili, že náklady na akceptaci jsou mnohonásobně vyšší než na odmítnutí a škody vzniklé rozklováním jsou několikanásobně vyšší než při odmítnutí uchopením. Potvrdili tedy, že náklady související s parazitismem vysvětlují u zkoumaných druhů typ odmítavého chování.

Z důvodu vyšší nákladnosti metody vyhození naklováním očekáváme u hostitelů, schopných celé vejce pevně uchopit do zobáku (což jsou obecně hostitelé tělesně větší), využívání spíše této druhé metody, méně nákladné energeticky, časově i z hlediska škod způsobených vlastním vyhozením. Na základě experimentů s modelovými vejci se však ukázalo, že některé druhy využívají metodu vyhození naklováním navzdory faktu, že jsou schopné vejce do zobáku uchopit. U některých hostitelských druhů bylo identifikováno používání obou způsobů odmítnutí současně (Rasmussen et al. 2009). Jednou z možných hypotéz vysvětlení tohoto chování může být skutečnost, že metoda odmítnutí naklováním se u hostitelů během evoluce vytváří jako první, což působí selekčně na vývoj pevnější skořápky vajec parazitů. Méně nákladný způsob vyhození vejce uchopením by tak ještě nemusel být u některých hostitelů fixován (Underwood & Sealy 2006).

Latence k odmítnutí

Některá vejce mohou být vyhozena ihned po naklazení parazitem, avšak mnohá zůstávají v hníždě déle, někdy i po několik dní. Některé studie (Moksnes et al. 1993; Soler et al. 2002; Honza et al. 2007) dokumentují velkou variabilitu v načasování odmítnutí mezi druhy i v rámci jednoho druhu, s rychle i pomaleji reagujícími jedinci v populaci (viz opakovatelnost latencí u stejných jedinců v opakovaných pokusech, Samaš et al. 2011).

Jednou z možných příčin může být skutečnost, že hostitel blíže nekontroluje hnízdo předtím, než začne inkubovat, a tak cizí vejce v hníždě dříve nerozpozná. Experimentálně přidaná vejce před dokončením snůšky bývají odmítána pomaleji než ta, která jsou do hnízda vložena až po jejím dokončení (Gärtner 1982; Davies & Brooke 1989a; Marchetti 2000; Procházka & Honza 2003). Na druhou stranu, riziko parazitování bývá větší během počáteční fáze hnízdění, protože parazit synchronizuje klazení svých vajec s hostitelem (Grendstad 1999). Hostitelé by tedy v tomto období mohli být vůči parazitování vnímavější.

Mnozí autoři dávají zpoždění v odmítnutí do souvislosti se stupněm mimikry parazitických vajec s hostitelskými (Lotem et al. 1995; Antonov et al. 2008). U vajec mimetických je zpoždění vysvětlováno existencí určité doby potřebné k uvolnění odmítavého chování z důvodu problémů s jejich rozpoznáním. Motivace hostitele, konfrontovaného s mimetickým vejcem, musí dosáhnout určitého prahu k tomu, aby došlo k uvolnění chování vedoucího k jeho odmítnutí, což pravděpodobně minimalizuje riziko rozpoznávacích omylů (Rodríguez-Gironés & Lotem 1999; Antonov et al. 2008).

Někdy však dochází i ke zpoždění v odmítnutí vajec nemimetických a to i u hostitelů, kteří jinak taková vejce odmítají rychleji (Lotem et al. 1995; Lindholm 2000), což naznačuje, že kromě mimikry mohou načasování odmítnutí ovlivňovat i jiné faktory, jako je např. tvrdost skořápky vejce (Antonov et al. 2008). Hnízdní parazité kladou vejce s neobvykle pevnou skořápkou (Picman 1989; Brooker & Brooker 1991; Picman & Pribil 1997; Igic et al. 2011), což může potenciálně hostitelům způsobovat mechanické obtíže v jejich odstranění, zvláště pak u těch s relativně malými zobáky (Rohwer & Spaw 1988; Moksnes et al. 1991; Antonov et al. 2006).

Požgayová et al. (2011) zjistili, že samice, které věnují více času kontrole snůšky, vyhazují vejce podstatně rychleji než ty, které experimentálně parazitovanou snůšku prohlížejí pouze krátce. Hostitelé tedy bývají citliví hlavně na vizuální podněty z hnízda (Langmore et al. 2005) a potřebují vhodné množství času k tomu, aby tyto podněty zpracovali. Doba, kterou hostitel věnuje inspekci hnízda, tedy může hrát důležitou roli ve formování jejich odpovědi na parazitování.

Vliv pohlaví

Pokud jsou za odmítání parazitických vajec odpovědná obě pohlaví, pak se schopnost odmítat šíří v populaci rychleji, než když je za odmítání odpovědné pouze jedno z pohlaví (Rothstein 1975; Sealy & Neudorf 1995). Obvykle se předpokládá, že pouze samice odmítají cizí vejce, což bylo u některých hostitelů podpořeno přímým pozorováním za přirozených nemanipulovaných podmínek (Rothstein 1977; Rohwer et al. 1989; Moksnes et al. 1994) i experimenty (Palomino et al. 1998). Existují však i pozorování samců odmítajících vejce experimentálně vložené do hnízda hostitele (Sealy & Neudorf 1995) a dokonce i u špačků, u kterých dochází k vnitrodruhovému (konspecifickému) parazitismu (Pinxten et al. 1991). Protože samice kladou vejce a obvykle je i inkubují, lze očekávat, že je budou také odmítat,

protože ve srovnání se samci tráví více času v hnízdě pečováním o snůšku. U druhů, u kterých se samci nepodílejí nebo jen málo podílejí na inkubaci lze očekávat, že nebudou mít vyvinuté diskriminační schopnosti z důvodu nedostatku zkušeností s odmítáním cizích vajec.

Navzdory celé řadě studií zabývajících se adaptacemi proti hnízdnímu parazitismu, zůstávají role obou rodičů na obraně hnízda často neodhalené, protože autoři jen zřídka rozlišují mezi pohlavími (ale viz Soler et al. 2002; Honza et al. 2007; Požgayová et al. 2009). Většina hypotéz, které se snaží vysvětlit mechanismus rozpoznávání cizích vajec u hostitelských druhů, bývá formulována právě na základě chování samic (Rothstein 1975; Lotem et al. 1992), protože pouze ony inkubují a starají se o snůšku. Role samce tak často zůstává nejasná.

Cíle

Diskriminační chování je jednou z nejčastěji studovaných obranných reakcí hostitelů vůči parazitům. Mechanismus samotného rozpoznávání a odmítání parazitických vajec je však zatím málo známý a prozkoumaný i přesto, že jeho znalost je důležitá pro pochopení evoluce diskriminačního chování a koevoluce vztahu parazit- hostitel. Hlavním záměrem mé práce bylo prozkoumat tento mechanismus u konkrétního hostitelského druhu kosa černého a na základě videonahrávek zjistit používané metody odmítání cizích vajec a kvantifikovat případné náklady spojené s jejich vyhozením. Dále jsem chtěla zjistit, jak se liší odpovědi hostitelů na různé typy modelových vajec, rozdílné velikosti (mimikry) a tvrdosti (odolnost vůči proklonutí), za předpokladu, že opakovatelnost odmítání u kosů není 100 % (Samaš et al. 2011). Kromě toho jsem sledovala, jak rozšířené je naklování parazitických vajec u větších hostitelů, u kterých se předpokládá jejich vyhození uchopením. Nakonec jsem věnovala pozornost také roli samce v diskriminačním procesu.

Hypotézy

1. Častěji budou odmítána vejce méně podobná kosím. Rehčí modely (viz Materiál a metody) budou „hostitelé“ vyhazovat ve vyšší frekvenci než modely konspecifické.
2. Vzhledem k tělesné velikosti a velikosti zobáku zkoumaného druhu budou kosi odmítat cizí vejce uchopením do zobáku („grasp ejection“).

3. Protože je vyhození uchopením považováno za metodu méně nákladnou, nemělo by při něm docházet k poškození vlastních vajec (tj. nemělo by docházet k „rejection costs“).
4. Méně podobná modelová vejce (rehčí) budou odmítána rychleji než konspecifické modely, velikostně napodobující skutečná kosí vejce, a konspecifická přirozená vejce. Konsecifická umělá vejce by měla v hnízdě zůstat déle než vejce skutečná, jelikož by mělo být náročnější je z hnízda odstranit (za předpokladu, že budou kosi využívat metodu odmítnutí proklovnutím). Podobně skutečná vejce odstraňována z hnízda proklovnutím by měla být odmítána s větším zpožděním než ta, odmítána uchopením.
5. Samice budou na hnízdo přilétat dříve než samci a budou věnovat více času inspekčnímu chování a prohlížení experimentálně parazitované snůšky.
6. Pouze samice budou experimentální vejce odmítat.

MATERIÁL A METODY

Vyhledávání hnízd

Terénní práce probíhaly v hnízdních sezonách 2010 a 2011 v Olomouci. Hnízda jsem hledala spolu s terénními spolupracovníky (viz Poděkování) metodou přímého vyhledávání v olomouckých parcích (Čechovy sady, Bezručovy sady) a na sídlištích (především Neředín, Nová Ulice, Povel). V těchto lokalitách jsem během hnízdní sezony (přibližně od poloviny března do června) opakovaně systematicky prohledávala vhodný porost a potenciální místa k hnízdění. Dále jsem sledovala jen hnízda nalezená ve fázi kladení a rané inkubace. Pro každé nalezené hnízdo jsem založila hnízdní kartu, do které jsem zaznamenávala základní informace o hnízdě (lokalizace hnízda, datum nálezu a jednotlivých pokusů, výška nad zemí, velikost snůšky, fáze inkubace atd.) a jednotlivé kroky experimentální procedury. Hnízda byla kontrolována denně, aby se dala následně zjistit konečná velikost snůšky a začátek kladení.

Modelový druh

Jako modelový druh jsem vybrala kosa černého, který se řadí mezi nejběžnější ptáky u nás i v Evropě. Obývá široké spektrum biotopů a hojně se nachází i ve městech. Hnízdí tedy jak v sympatrii (lesy) tak alopatrii (města) s kukačkou. Má poměrně snadno naležitelná a dostupná hnízda, což umožňuje následnou manipulaci na hnízdě a provádění kontrolovaných experimentů. Jako hostitelé bývají kosi kukačkou využíváni jen výjimečně (Moksnes & Røskaft 1995), avšak schopnost rozpoznávat a odmítat cizí vejce je u nich silně vyvinuta (Davies & Brooke 1989a; Grim & Honza 2001; Moksnes et al. 1990; Polačiková & Grim 2010), což by mohl být důsledek např. vnitrodruhového parazitismu (Grendstad et al. 1999; Grim & Honza 2001; Grim et al. 2011). Davies & Brooke (1989a) klasifikovali tento druh jako „vhodného, ale vzácného“ hostitele, u něhož se schopnost odmítat cizí vejce mohla vyvinout během koevolučního závodu ve zbrojení s kukačkou. Grim & Honza (2001) u kosů zjistili velmi vysokou úroveň agresivity vůči kukaččí atrapě, což může přispívat k tomu, že se kukačky těmto hostitelům vyhýbají.

Kos patří mezi větší pěvce s průměrnou délkou zobáku 17,3 mm (Soler 1999) a měl by tedy být považován za druh typicky odmítající cizí vejce pomocí uchopení do zobáku.

Manipulace na hnízdě

Ve většině hostitelských populací část jedinců cizí vejce přijímá (Rothstein 1974; Davies & Brooke 1989a; Moksnes 1993; Hale & Briskie 2007). Tak tomu je i u kosa černého (Polačiková & Grim 2010, Samaš et al. 2011). Jedince, kteří cizí vejce přijímají, samozřejmě nelze použít pro sledování a kvantifikaci odmítacího chování. Abych dosáhla co největšího vzorku a vyhnula se neproduktivnímu nahrávání hnízd „akceptorů“ nebo pomalých „odmítačů“, provedla jsem na celkem 180 hnízdech kosa nejprve pilotní experiment (rehčí model, viz níže), který měl ukázat, zda daný hostitelský jedinec je či není rychlým „odmítačem“. Téměř u 50 % hnízd nedošlo k rychlému odmítnutí vejce (tj. do následujícího dne) a tato hnízda jsem proto z další práce vyloučila (tj. hnízda, u kterých došlo k odmítnutí vejce později, než následující den jsem dále nevyužívala). Pouze hnízda, kde došlo k rychlému odmítnutí prvního vejce, jsem použila k následnému video-experimentu (viz níže).

Rehčí modely jsem do nalezených hnízd vkládala během kladení nebo inkubace. Všechna experimentální vejce jsem přidávala, aniž by došlo k odstranění některého z vajec hostitele (k napodobení přirozeného parazitování kukačkou), protože pokusné odstranění hostitelových vajec nemá žádný vliv na frekvenci odmítání těch modelových (Davies & Brooke 1989a). Pokud došlo k rychlému odmítnutí prvního vloženého vejce (do následujícího dne), bylo po jednodenní pauze do hnízda přidáno druhé experimentální vejce (různých typů, viz níže), čímž se zvyšovala pravděpodobnost rychlého odmítnutí modelu a zachycení jeho vyhození z hnízda na kameru. Odpověď na toto druhé vložené vejce jsem zaznamenávala videokamerou.

Pokud nedošlo k odmítnutí druhého experimentálního vejce během video-nahrávání, hnízdo jsem navštívila následující den (a poté denně), abych získala alespoň hrubý odhad času, kdy bylo z hnízda vyneseno. Pokud během šesti dnů nedošlo k jeho odmítnutí, bylo vejce označeno jako akceptované a z hnízda jsem jej vyjmula. Toto šestidenní období je standardně považováno za dostačující k tomu, aby se zjistilo, zda je vejce hostitelem přijaté či odmítnuté (Davies & Brooke 1989a; Moksnes et al. 1991).

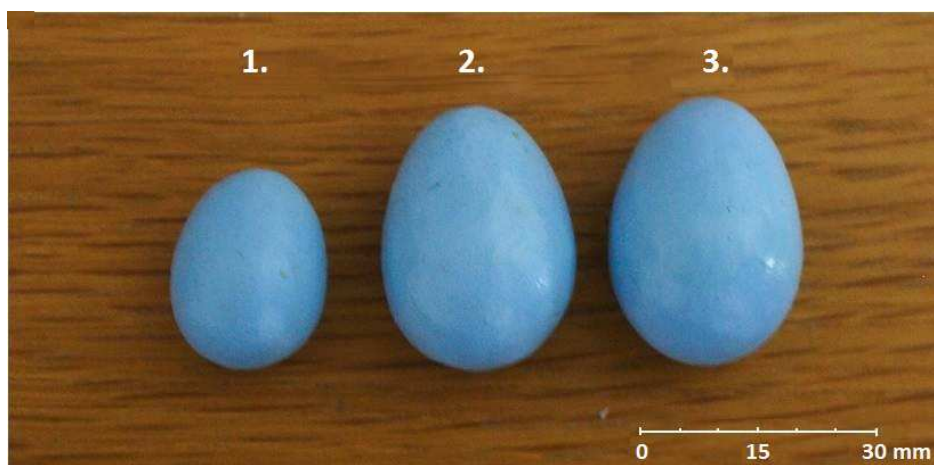
Typy experimentálních vajec

Používala jsem tři různé typy experimentálních vajec, lišící se ve velikosti a tvrdosti. Dva různé typy modelů, vyrobené ze syntetického materiálu a vejce skutečná. Do hnízd jsem je vkládala randomizovaně. Všechna experimentální vejce jsem přebarvila jedním typem světle

modré akrylové barvy (reflektanční křivka viz Fig. 1 v práci Samaš et al. 2011), čímž jsem odfiltrovala potenciální účinek rozdílných barev (Cassey et al. 2008) a vejce se tak lišila pouze svou velikostí a tvrdostí, což jsou faktory ovlivňující odmítnutí vejce, které mě v této studii zajímaly. Odpovědi hostitelů na tyto různé typy vajec jsem následně srovnávala.

- 1. Rehčí model** = umělý model modře přebarvený, bez skvrnění, který velikostí, tvarem i barvou odpovídá kukaččímu vejci kladenému do hnízd rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*). Jde o nejčastěji používaný nemimetický model ve studiích zabývajících se hnízdním parazitismem v Evropě (Davies 2000). Délka (průměr \pm SD) tohoto typu modelového vejce byla $22,7 \pm 0,54$ a šířka $17,4 \pm 0,48$ mm ($n = 10$).
- 2. Konecifiký model** = umělý model bez skvrnění odpovídající velikostí skutečnému vejci kosa, přebarvený na modro. Délka vejce činila $29,6 \pm 0,26$ mm a šířka $21,5 \pm 0,80$ mm ($n = 10$).
- 3. Konecifiké skutečné vejce** = skutečné kosí vejce (vyjmuté z čerstvě opuštěného hnízda), přebarvené na modro. Délka vejce je $29,9 \pm 0,71$ a šířka $21,8 \pm 0,58$.

Obr. 1. Použitá experimentální vejce, přebarvená na modro: (1) rehčí model, (2) konecifiký model, (3) konecifiké skutečné vejce.



Video-záznam chování hostitelů na hnízdě

Před parazitováním hnízda experimentálním vejcem jsem v blízkosti nainstalovala CCD kameru připevněnou na stativu tak, aby bylo hnízdo a jeho nejbližší okolí po celou dobu nahrávání zřetelně v záběru. Kamera byla umístěná nad horizontální úroveň hnízda, ale v bezpečné vzdálenosti (2 až 5 m podle struktury vegetace a přístupnosti hnízda) od něj z důvodu vyvarování se rizika, že se budou ptáci kamery obávat. Nahrávání jsem započala ihned po umístění kamery na vhodné místo, bez předchozí habituace, jelikož městské populace ptáků bývají zvyklé na rušení. Po celou dobu nahrávání jsem hnízdo z určitého odstupu sledovala, jednak z důvodu střežení kamery, ale také kvůli přehledu o dění na hnízdě. Pokud pták do 30-ti minut na hnízdo nepřiletěl, nahrávání jsem přerušila, aby nedošlo ke zbytečné deserci. Toto etické „pravidlo 30 min.“ bylo používáno i v předešlých pracích, např. při prezentacích vycpaných atrap u hnízd hostitelů (např. Grim et al. 2011). Jinak jsem hnízdo nahrávala až do vyhození vejce, minimálně však po dobu 60-ti minut i v případech, kdy došlo k okamžitému odmítnutí vejce po prvním přiletu ptáka na hnízdo.

Ke každému natočenému hnízdě jsem pořizovala ještě vlastní kontrolní nahrávku. Kontrola představovala totéž hnízdo točené po dobu 60-ti minut bez přítomnosti modelu. Nahrávání kontroly bylo načasováno ve stejnou denní dobu jako natáčení experimentu (+/- 60 minut). Tuto kontrolu jsem randomizovaně pořizovala buď 24 hodin před nebo po experimentu (tzn. u cca poloviny hnízd jsem točila nejprve kontrolu, druhý den pak ve stejnou denní dobu experiment a naopak). Predovaná či opuštěná hnízda nebyla už znovu nahrávána, stejně jako hnízda, u kterých došlo v době mezi oběma natáčeními k vylíhnutí mláďat. Některá hnízda, u kterých nedošlo k odmítnutí vejce do 24 hodin, jsem opakovaně nahrávala ve stejnou denní dobu následující dny až do vyhození vejce (nebo jeho akceptace po šesti dnech přítomnosti v hnízdě) a teprve potom jsem pořizovala kontrolní nahrávku (pokud nedošlo k vylíhnutí, opuštění nebo predaci hnízda). V případě nepřízně počasí, což znemožňovalo video-nahrávání, jsem kontrolu (nebo experiment) točila o den později ve stejnou denní dobu. Po skončení filmování bylo nutné zkontrolovat, zda nedošlo k rozbití některého z vajec nebo se na některém neobjevily praskliny, abych mohla určit náklady na odmítnutí u použitých typů experimentálních vajec.

Analýza nahrávek

Pořízené nahrávky kontrol i experimentů jsem následně analyzovala. Sledovala jsem následující parametry chování ptáků na hnízdě.

Frekvence odmítání (%) – U jednotlivých typů experimentálních vajec jsem na základě počtu těch odmítnutých a akceptovaných stanovila frekvenci odmítání.

Metoda odmítnutí – Jako metodu odmítnutí jsem uvažovala odmítnutí rozklováním nebo uchopením. V prvním případě bylo experimentální vejce nejprve naklované a poté pomocí vzniklého otvoru z hnízda vyneseno. Vejce, která byla neporušená uchopena do zobáku a vynesena z hnízda jsem klasifikovala jako odmítnutá uchopením.

Latence k odmítnutí (s) – Latenci k odmítnutí jsem určovala jako dobu od přiletu ptáka na hnízdo po uchopení neporušeného vejce do zobáku nebo uchopení pomocí vyklovaného otvoru a následné vynesení z hnízda. Z videonahrávek byla latence určována s přesností na sekundy. U hnízd, kde nedošlo k zaznamenání odmítnutí na kameru, byla latence (nejčastěji v hodinách) odhadována na základě údajů z pravidelných každodenních kontrol hnízda.

Vliv pohlaví:

Latence k přiletu (s) – Latenci k přiletu jsem zaznamenávala zvlášť u samců a samic. Určovala jsem ji jako dobu od začátku nahrávky po přilet jedince na hnízdo s přesností na sekundy.

Doba inspekce hnízda (s) – Dobu inspekce jsem sledovala jak u samců tak samic. Inspekce vyjadřuje veškeré aktivity, během nichž má pták vizuální kontakt s vejcem, jako pozorování snůšky nebo klování v hnízdě. Doba inspekce byla určována u kontrolních a experimentálních nahrávek s přesností na sekundy.

Délka pobytu na hnízdě (s) – Celkovou délku pobytu jsem sledovala u samců i samic.

Vyjadřuje dobu, kterou pták stráví inkubací, inspekci či jinou činností, při které je fyzicky přítomen na hnízdě (uvnitř hnízdní kotlinky nebo na jejím okraji).

Počet klovaní – Zaznamenávala jsem počet klovnutí ve vlastním hnízdě a čas strávený klovaním.

Chování samce – Kromě výše uvedených parametrů jsem u samců zaznamenávala chování na hnízdě (např. krmení samice, strážení hnízda za její nepřítomnosti).

Statistická analýza

Veškeré statistické výpočty byly provedeny ve statistickém programu JMP 8.0.1. Pro zjištění a porovnání frekvence odmítání u jednotlivých modelových vajec jsem použila chi-kvadrát test. Latenci k odmítání jsem testovala neparametrickým Kruskal-Wallisovým testem. Vliv pohlaví jsem testovala pomocí lineárního mixovaného modelu. Náhodnou proměnnou bylo ve všech modelech proměnná „hnízdo“. Fixní vysvětlující proměnné (pohlaví, načasování nahrávání v rámci hnízdního cyklu [kladení, inkubace] a jejich interakce) byly z globálního modelu eliminovány pomocí zpětného odstraňování nevýznamných proměnných kromě proměnné hlavního zájmu „pohlaví“ (Grafen & Hails 2002). Ve všech těchto modelech byly fixní vysvětlující proměnné nevýznamné, a tudíž po vyloučení nevystupovaly ve finálním modelu.

VÝSLEDKY

Dohromady jsem natáčela 90 hnízd. U 37 (41 %) z nich jsem natáčení ukončila po 30-ti minutách, protože samice do této doby nepřiletěla na hnízdo, což mohlo být způsobeno přítomností kamery či pozorovatele v jeho blízkosti (samice se většinou pohybovala v blízkosti hnízda, ale na hnízdo se vrátila až po odstranění kamery). Dalších 6 (11,3 %) natáčených hnízd bylo v průběhu sledovacího období predováno a nebylo u nich možné určit reakci na parazitické vejce (hnízda byla predována v době mimo natáčení, takže nebylo možné určit identitu predátora). Celkový počet úspěšně sledovaných hnízd je 47, v případě, že i deserci hnízda považujeme za reakci hostitele na přítomnost cizího vejce (Grim & Honza 2001). Dohromady byla v průběhu pokusu opuštěna 4 hnízda (8,5 %).

Frekvence odmítání

Frekvence odmítání mezi třemi použitými typy parazitických vajec se nelišila ($\chi^2=2.05$, $df=2$, $p=0.36$; $N=47$; Obr. 1). Rehčí model byl odmítnut ve všech případech ($n=15$). Konspecifický model byl odmítnut v 88 % případů ($n=16$). Konspecifické skutečné vejce bylo odmítnuto se stejnou frekvencí (88 %; $n=16$). Frekvence odmítání mezi třemi typy parazitických vajec se nelišila ani v případě vyloučení opuštěných hnízd ($\chi^2=2.40$, $df=2$, $p=0.30$; $N=43$; Obr. 1).

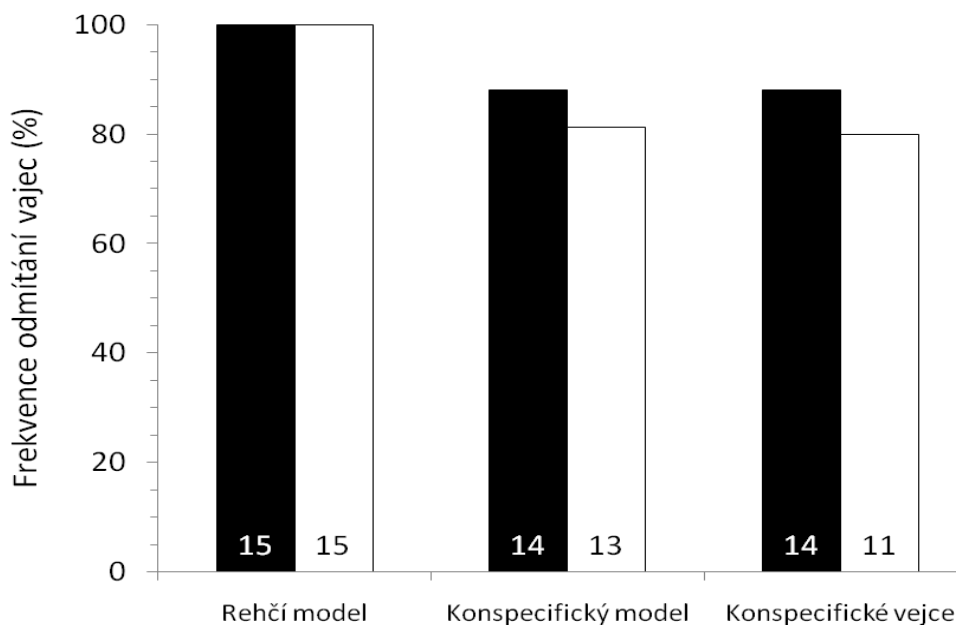
Frekvence odmítání velkých parazitických vajec (konspecifický model a konspecifické vejce) a malých parazitických vajec (rehčí model) se nelišila ($\chi^2=2.05$, $df=1$, $p=0.15$; $N=47$). Podobně ani vyloučení hnízd s desercí tento výsledek neovlivnilo ($\chi^2=2.36$, $df=1$, $p=0.12$; $N=43$).

Frekvence odmítání mezi umělými modely a skutečným konspecifickým vejcem (viz Materiál a metody) se nelišila ($\chi^2=0.50$, $df=1$, $p=0.48$; $N=47$). Vyloučení hnízd s desercí frekvence vyhazování opět neovlivnilo ($\chi^2=0.81$, $df=1$, $p=0.37$; $N=43$). Dva konspecifické modely a dvě konspecifická skutečná vejce byla po šesti dnech přítomnosti v hníždě akceptována (ačkoli je samice klovaly).

Tab. 1. Frekvence odmítnutých modelů (%) podle velikosti a materiálu se zahrnutím resp. vyloučením desercí. Výsledky statistického srovnání.

Kategorie	Odmítnutí včetně desercí		Odmítnutí bez desercí	
	%	N	%	N
Velikost				
Malý	100	15	100	15
Velký	88	32	86	28
Materiál				
Umělý	94	31	93	30
Skutečný	88	16	85	13

Obr. 1. Frekvence odmítání jednotlivých typů experimentálních vajec včetně desercí (černý sloupec) a bez desercí (bílý sloupec). Čísla uvnitř sloupců udávají velikost vzorku.



Metoda odmítnutí

Zaznamenala jsem používání obou metod odmítnutí (Tab. 2). Kosi vyhodili pomocí uchopení do zobáku celkem 37,5 % všech koncepifických skutečných vajec, u kterých bylo odmítnutí zaznamenáno na kameru (n= 8). Zbylá odmítnutá skutečná vejce (62,5 %) byla samicí nejprve naklovaná a poté z hnízda vynesena. Rozklovaná vejce byla vynášena buď vcelku

(n= 2) a nebo po částech (n= 3). Zbývající dva typy modelů nebylo možné proklovnout, byly tedy odmítány výhradně pomocí uchopení do zobáku (příp. deserce). K opuštění došlo během experimentu u celkem 4 filmovaných hnízd, ve všech případech při použití velkých modelů (Tab. 2).

Tab. 2. Způsoby odmítnutí jednotlivých typů experimentálních vajec. „Uchopení“ označuje vynesení vejce pomocí uchopení do zobáku (grasp-ejection). „Klováno - vyneseno“ je rozklování a následné vynesení vejce z hnízda (puncture-ejection; viz Úvod). „Klováno - akceptováno“ označuje akceptovaná vejce (po 6 dnech přítomnosti v hnízdě), u kterých byl zaznamenán pokus o jejich naklování. Velikosti vzorků jsou menší než v Tab. 1, protože u části hnízd bylo vejce hostitelem odmítnuto mimo dobu video-nahrávání.

Typ vejce	Uchopení	Klováno - vyneseno	Klováno - akceptováno	Deserce
Rehčí model (n= 12)	12	-	-	0
Konspicivní model (n= 10)	7	-	2	1
Konspicivní vejce (n= 13)	3	5	2	3

Obr. 2. Samice kosa odstraňuje experimentálně vložené konspicivní vejce z hnízda prostřednictvím (A) uchopení neporušeného vejce do zobáku, (B) naklování a vynesení pomocí vzniklého otvoru. Fotografie jsou vystřižené z nahrávky.



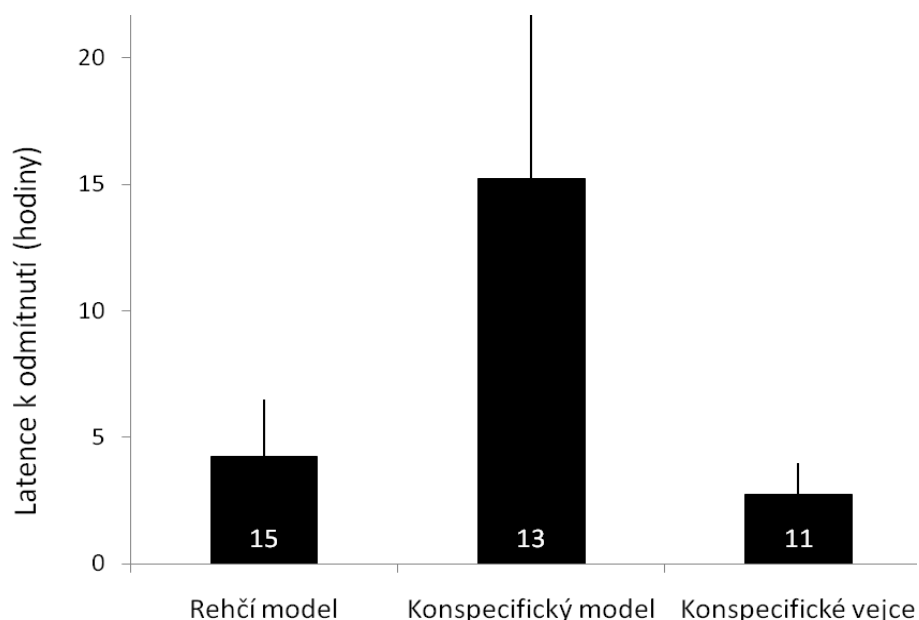
Náklady na odmítnutí

Při použití metody vyhození uchopením jsem nezaznamenala žádný případ poškození vlastního vejce (n= 22). Při užití metody odmítnutí proklonutím došlo u jednoho z hnízd k rozbití vlastního vejce (n= 5), které i nadále zůstalo v hnízdě. U žádného ze sledovaných hnízd jsem nepozorovala ani jeden případ chybného rozpoznání a odmítnutí vlastního vejce namísto parazitického (*recognition error*), tj. na žádném z hnízd během sledovacího období (6 dní od vložení experimentálního vejce) nebyla jiná než vyhozená experimentální vejce.

Latence k odmítnutí

Latence k odmítnutí se mezi třemi typy experimentálních vajec nelišila (Kruskal-Wallisův test $\chi^2=0.31$, $df=2$, $p=0.52$). Podobně jsem nezjistila žádný statistický rozdíl mezi latencemi k odmítnutí uchopením ($23,3 \pm 31$ min; $n=22$) a proklonutím (82 ± 303 min; $n=5$; $U = 0.04$, $p = 0.86$).

Obr. 3. Latence k odmítnutí (průměr \pm SE) u jednotlivých typů parazitických vajec (bez deserce). Velikost vzorku je uvedena uvnitř sloupců.



Vliv pohlaví

Experimentálně vložená vejce byla odmítána pouze samicemi. Po začátku experimentu se samice vracely k hnízdu rychleji než samci (viz Tab. 3) ($F_{1,107}=30.68$, $p<0.0001$). Samci si však při návratu déle prohlíželi obsah hnízda než samice

($F_{1,107} = 34.19$, $p < 0.0001$). Celkově však samci strávili na hnízdě výrazně méně času než samice (včetně inkubace) ($F_{1,95} = 112.41$, $p < 0.0001$).

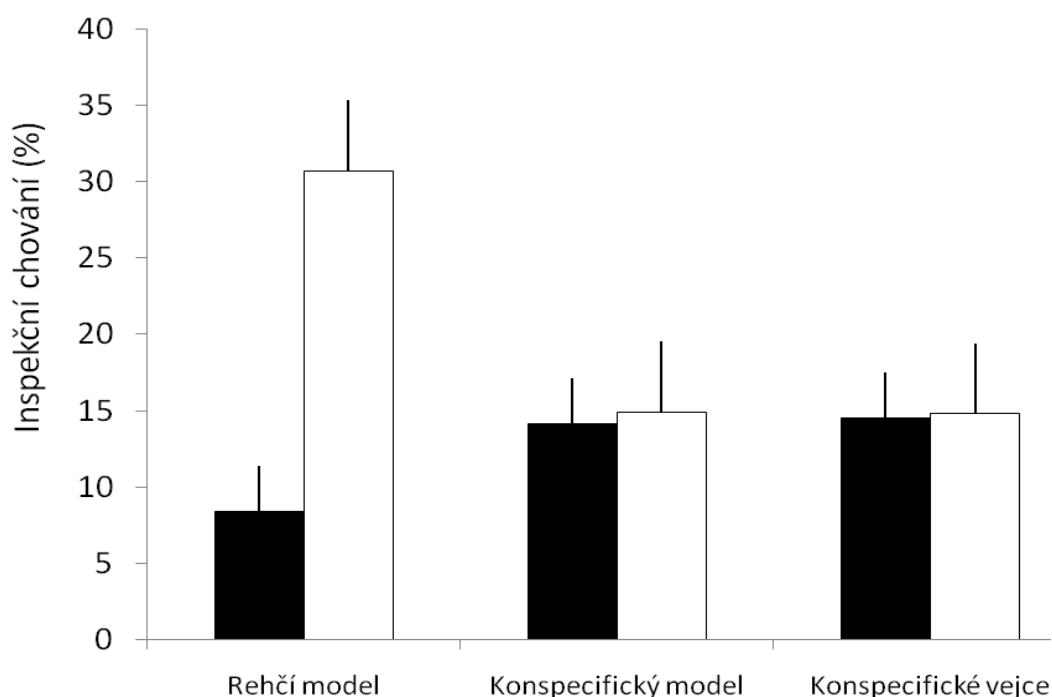
Tab. 3. Srovnání chování na hnízdě podle pohlaví (průměr ± SE).

Parametr chování	Samec	Samice
Latence k přiletu (min)	25,2 ± 4,75	7,8 ± 0,75
Doba inspekce (% času na hnízdě)	14,4 ± 2,4	45,1 ± 4,8
Délka pobytu (min)	1,0 ± 4,55	1,8 ± 2,40

Doba inspekce

U samic jsem zjistila různou intenzitu inspekčního chování mezi kontrolou a experimentem, ale tento vliv se lišil mezi různými experimentálními vejci (interakce kontrola/experiment vs. typ experimentu: $F_{2,81} = 5,41$, $p = 0,006$). Konkrétně u experimentů s konspecifickými modely a konspecifickými přirozenými vejci nebyl rozdíl v proporcí času, který samice věnovaly prohlížení obsahu hnízda, v době, kdy model byl resp. nebyl v hnízdě. Naopak v experimentech s rehčím modelem došlo k výraznému navýšení inspekčního chování oproti kontrole na stejných hnízdech.

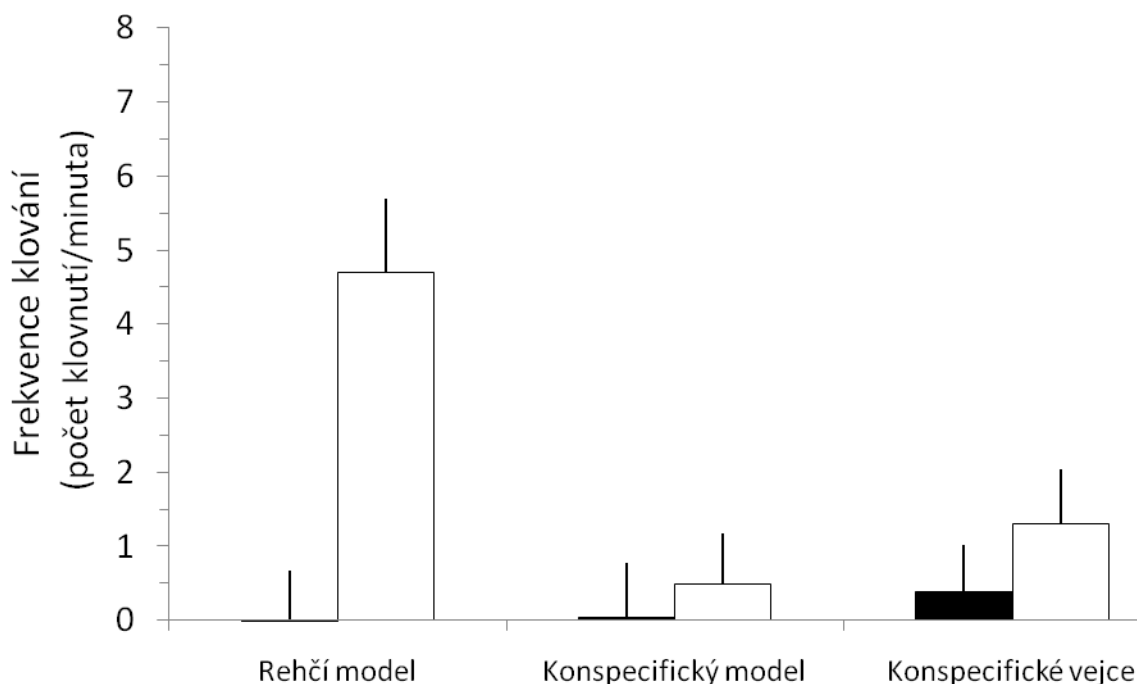
Obr. 4. Proporce času (průměr ± SE), který samice trávily inspekčním chováním u kontrol (černé sloupce) a experimentů (bílé sloupce) u jednotlivých typů experimentálních vajec.



Frekvence klovaní

Klování v hnízdě jsem zaznamenala pouze u samic. Zjistila jsem významnou interakci ve frekvenci klovaní mezi přítomností (kontrola vs. experiment) a typem experimentálního vejce ($F_{2, 75,89} = 4,22, p = 0,018$). Nejvíce samice klovaly do rehčích modelů. Post-hoc srovnání všech kombinací ukázalo, že frekvence klovaní do rehčích modelů se významně lišila od všech ostatních skupin (Tukey-HSD test, $\alpha = 0,05$), které se pak mezi sebou už nelišily. Ke klovaní v hnízdě docházelo především za přítomnosti experimentálního vejce, ale také u hnízd bez jeho přítomnosti, přičemž nejvíce u těch s konspicivním vejcem (po jeho odmítnutí).

Obr. 5. Frekvence klovaní (počet klovnutí za minutu) na hnízdě (průměr \pm SE) bez přítomnosti experimentálního vejce (černé sloupce) a za jeho přítomnosti (bílé sloupce). Černé sloupce zahrnují jak kontrolní nahrávky, tak hnízda po vyhození experimentálního vejce.



Chování samce

Celkově jsem u samců zaznamenala 27 návštěv na 19 hnízdech (někteří samci navštívili hnízdo opakovaně). Ve většině případů návštěv samce na hnízdě (74 %) se věnoval strážení hnízda v nepřítomnosti samice, zejména pak po jejím vyplašení pozorovatelem. Většina strážících samců (85 %) se alespoň po určitou dobu věnovala i inspekci hnízda nebo měla

přinejmenším vizuální kontakt s vejci. Nejdéle samec prohlížel obsah hnízda přes 5 min. V porovnání se samicemi trávili samci na hnízdě kratší dobu, avšak věnovali relativně více času inspekci snůšky (Tab. 3). Hnízdo navštěvovali převážně v období inkubace (12 ze 14 hnízd, u kterých je při návštěvě samce známé stáří hnízda, se nacházelo ve fázi inkubace). V pěti případech přítomnosti samce na hnízdě (19 %) jsem zaznamenala krmení inkubující samice, kdy samec přiletěl na hnízdo s potravou v zobáku (hmyz, žížaly), podal ji samici a bez dalšího zdržení odlétal. Ani jeden ze samců se nepodílel na inkubaci. V jednom z případů stál při strážení hnízda uvnitř hnízdní kotlinky, což však nelze považovat za inkubaci, poněvadž nebyl v tělesném kontaktu se snůškou. Dále jsem podle předpokladů nezaznamenala žádný případ odmítnutí vloženého vejce samcem. Na jedné z nahrávek se však samec podílel na odklizení (konzumaci) zbytků konspecifického skutečného vejce, které bylo rozklováno a z větší části vyneseno samicí. Z nahrávek je dále patrné, že se mohou podílet na úpravách hnízda nebo odklizení zbytků skořápek.

DISKUZE

Na základě mých experimentů se ukázalo, že použitý typ modelu neměl vliv na žádný ze sledovaných parametrů chování (frekvenci odmítání, latenci k odmítnutí, metodu odmítnutí). U některých druhů vložených vajec (koncepční model a skutečné vejce) došlo k akceptování navzdory tomu, že první vložený rehcí model byl odmítnut. Někteří jedinci tedy změnili své chování z odmítnutí na akceptování v rámci jednoho hnízdního pokusu, což potvrzuje zjištění z jiné populace kosa černého (Samaš et al. 2011). Kosi odstraňovali experimentálně vložená vejce za použití obou metod odmítání (uchopením i rozklováním). Používání metody odmítnutí rozklovnutím bylo nákladnější. Na hnízdo se dříve vracela samice, která byla také odpovědná za veškerá odmítnutí vložených vajec a klovení v hnízdě. Ačkoli samec trávil na hnízdě méně času než samice, po návratu se relativně déle věnoval prohlížení obsahu hnízda. Jeho role pravděpodobně spočívá především ve strážení hnízda za nepřítomnosti samice.

Frekvence odmítání

Frekvence odmítání mezi použitými typy modelových vajec se u kosů příliš nelišila. Přesto však byla oproti prvnímu testu s rehcím vejcem (kde došlo vždy k odmítnutí) nižší, protože některá vejce byla hostiteli akceptována. Někteří jedinci tedy změnili své původní rozhodnutí z odmítnutí vejce na jeho na přijetí.

Obvykle se u hostitelů vyskytuje střední frekvence odmítání, tj. 40-80 % (Davies & Brooke 1988, 1989a; Moksnes et al. 1990, 1991), což platí i pro kosa (Tab. 1 v práci Polačiková & Grim 2010). Pouze u několika hostitelů je pozorována frekvence odmítání dosahující 100 % (např. budníček menší *Phylloscopus collybita*). Některé druhy naopak přijímají velkou většinu nebo téměř všechna vejce, jak mimetická, tak nemimetická (např. pěvuška modrá *Prunella modularis*; Davies & Brooke 1989a) bez jakékoli variace v odpovědích na cizí vejce. Akceptace může být selektována u malých hostitelů, neschopných vejce vyhodit, což však není případ kosů. Přesto ale byla 4 velká vejce přijata a inkubována s ostatními. Významnou roli by zde mohly hrát i faktory, jako jsou individuální zkušenosti nebo věk konkrétních samic, které se zatím dostatečně neobeznámily se vzhledem vlastních vajec a nedokážou tak odhalit cizí vejce v hnízdě (Lotem et al. 1992; Honza et al. 2007).

Tímto mechanismem by se dala vysvětlovat akceptace u jedinců, kteří přijímají všechna vejce v hnízdě. Já jsem však testovala jedince, kteří první vložené vejce odmítli a jsou tedy „odmítači“ nikoli „akceptoři“. Dalším faktorem, který by mohl mít vliv na takovou změnu v chování jedince, je hnízdní stadium, ve kterém se hnízdo nacházelo v průběhu pokusů. Riziko parazitismu bývá vyšší během počáteční fáze hnízdění, protože parazit obvykle klade vejce v době, kdy klade je hostitel (Grendstad 1999). Hostitelé by tedy v tomto období mohli vykazovat silnější obranné reakce. Tendence k častějšímu odmítání cizích vajec v době kladení oproti inkubaci byla pozorována u některých hostitelů parazitovaných vlhovcem hnědohlavým (Rothstein 1976; Goguen & Mathews 1996). Grendstad et al. (1999) zaznamenali, že v období kladení hostitel vykazuje větší agresivitu vůči vycpané atrapě umístěné v blízkosti jeho hnízda. V jiných studiích však nebyly zaznamenány významnější rozdíly v odmítání cizích vajec mezi obdobími kladení a inkubací (Moksnes et al. 1991; Marchetti 2000; Peer & Rothstein 2010) a to se týká i řady studií na kosu černém (Davies & Brooke 1989a; Samaš et al. 2011; Grim et al. 2011). Tři ze čtyř testovaných hnízd, u kterých došlo ke změně odpovědi na vložené vejce, se nacházela v průběhu obou pokusů (v pre-testu i filmovaném experimentu) ve fázi inkubace. Pouze jedno hnízdo bylo v průběhu prvního pokusu ve fázi kladení a v druhém ve fázi inkubace. Vliv rozdílné fáze hnízdění tedy nemohu potvrdit. Tyto vzorky jsou však pro statistickou analýzu příliš malé.

Změna v odpovědi na cizí vejce byla dokumentována i v jiných studiích v rámci testování repeatability (Honza et al. 2007; Peer & Rothstein 2010). Zaznamenána byla i u kosů na Novém Zélandu uvnitř hnízdního pokusu (Samaš et al. 2011). Některé samice změnilly své rozhodnutí nejen z odmítnutí na akceptaci, ale také naopak, z akceptace na odmítnutí. Takovou změnu v chování nelze přisuzovat získaným zkušenostem hostitelů (Rodríguez-Gironés & Lotem 1999), ani rozdílnému věku samic (Lotem et al. 1995), protože jedinci zde byli stejně jako v mých pokusech testováni jen několik málo dní po sobě. K objasnění, jak konzistentní je rozhodnutí o odmítnutí cizího vejce by mohlo napomoci další testování napříč hnízdními pokusy konkrétních jedinců a generacemi „akceptorek“ a „odmítaček“ (Hauber et al. 2004; Hoover & Hauber 2007). Dalo by se však potvrdit, že někteří jedinci jsou v odmítavém chování flexibilní i během krátkého časového období v rámci jednoho pokusu zahnízdit a reakci na cizí vejce v hnízdě tedy mohou pozměnit.

Akceptace parazitických vajec

Jak jsem uvedla v předchozí kapitole, u 4 sledovaných hnízd došlo k akceptaci experimentálně vloženého vejce, které zůstalo v aktivním hnízdě po dobu šesti dnů. Všechna vejce však byla s různou intenzitou ale neúspěšně klována (dvě intenzivně a opakovaně, dvě pouze slabě), avšak nakonec přijata. Což je pozoruhodný fakt, protože i přesto, že pták vejce zřejmě rozpoznal jako cizí, nadále je inkuboval společně se svými vejci. Tento výsledek naznačuje, že mezi snahou rozklovat vejce a rozhodnutím jej odmítnout (což může být provedeno i opuštěním hnízda) nemusí být jednoznačný vztah. O tom, že klovaná vejce byla samicemi rozpoznána jako cizí, svědčí i fakt, že u žádného z filmovaných kontrolních hnízd, kde nedošlo k přidání vejce experimentálního, jsem klování nepozorovala. Diskriminaci bez odmítnutí zdokumentovali také Antonov et al. (2009) u sedmihláska šedého (*Hippolais pallida*), jehož hnízda experimentálně parazitovali kukaččími vejci. Několik vajec bylo hostiteli akceptováno navzdory opakovaným pokusům o jejich rozklování. Tuto akceptaci označují jako „nucenou“, což je odůvodněno problémy s proklovnutím tvrdší skořápky parazitického vejce (autoři použili přirozená vejce kukačky obecné). Podpořili tak hypotézu, která nabízí vysvětlení adaptivního významu větší strukturální pevnosti skořápky vajec parazitů (Igic et al. 2011). „Nucená“ akceptace konspecifického skutečného vejce kosem černým je však v tomto ohledu neobvyklá, protože tvrdost skořápky odpovídá tvrdosti běžného neparazitického vejce (na druhé straně přemalování skořápky syntetickou barvou by mohlo její pevnost poněkud zvýšit). Z jiných nahrávek je patrné, že k proklovnutí konspecifického vejce je dostačující pouze několik silnějších úderů zobákem do skořápky.

Možné vysvětlení selhání pokusu o rozklování konspecifického vejce by mohl nabízet předpoklad existence určitého prahu potřebného k uvolnění diskriminačního chování hostitelů, což omezuje riziko chybného odmítnutí vlastního vejce (Rodríguez-Gironés & Lotem 1999; Antonov et al. 2008). Nedostatečná motivace k vyhození vejce, které je rozpoznáno jako parazitické, tak může být důvodem, proč zůstává v hnízdě spolu s ostatními vejci hostitele. Hostitelé mohou změnit své chování v případě, že mimikry parazitických vajec jsou velice dobré (Rodríguez-Gironés & Lotem 1999; Hauber et al. 2006). Akceptovaná konspecifická experimentální vejce jsou (alespoň co do velikosti) mimetičtější s kosími než první odmítnutý rehcí model v pilotním experimentu. Hostitel tak nemusel být k odmítnutí takového vejce dostatečně podněcován. Velikost však hraje roli spíše u vajec mimetických a primární vliv na odmítání těch nemimetických má barva (Rothstein 1982; Lawes & Kirkman

1996). Hostitelé by tedy měli vejce odlišné barvy snadno rozpoznat. Není však jasné, jak jednotliví jedinci vnímají barvu vajec použitých v mých experimentech (Cassey et al. 2008).

Akceptace se zdá být maladaptivní a proto je jednou z velkých otázek ve studiu hnízdního parazitismu (Winfrey 1999; Stokke et al. 2005). U hostitelů schopných vejce uchopit nebo použít jiné metody k jeho odmítnutí bývá akceptace nejčastěji vysvětlována pomocí teorie evolučního zpoždění (viz Úvod). Ta předpokládá, že hostitelé nebyli parazitováni dost dlouho (v evolučním čase) nebo v dostatečných frekvencích k tomu, aby se vhodné genetické varianty rozšířily po celé populaci. Rohwer & Spaw (1988) navrhli, že akceptace je selektována u menších hostitelů neschopných vejce uchopit do zobáku, kteří jsou proto omezeni na používání nákladnější metody odmítnutí. Naopak větší hostitelé vejce pravděpodobněji úspěšně odmítnou. Pattern malých akceptorů a velkých odmítačů by mohl být výsledkem častějšího parazitismu větších hostitelů v minulosti (Peer & Sealy 2004). Větší hostitelé mohou mít lepší schopnost nakrmit mláďata (Remeš 2010) a uchránit své hnízdo proti predátorům (Rothstein 1990; Peer & Sealy 2004). U některých v současnosti neparazitovaných hostitelů, což jsou například právě kosi, by se dal sklon odmítat cizí vejce přičítat nejen fyzickým schopnostem odstranit vejce, ale i vyšší frekvenci parazitismu v minulosti.

Metoda odmítnutí

Kosi používali k odstranění cizího vejce z vlastního hnízda obě metody odmítnutí - uchopení i proklovnutí. U konspicivních skutečných vajec, která jsou proklovnutelná, jsem zaznamenala větší frekvenci odmítnutí proklovnutím než uchopením do zobáku (Tab. 2), což nepodporuje tradiční předpoklad, že kos je čistý „grasp-ejecter“. Skutečná vejce, odmítnutá uchopením byla vynesena bez předchozího pokusu o naklování, což naznačuje, že ptáci jsou na druhou stranu bez problému schopni vejce uchopit.

Moksnes et al. (1991) navrhli, že ptáci, kteří odstraňují umělé modelové vejce bez poškození těch vlastních, jsou typičtí odmítači pomocí uchopení (grasp-ejecters). Zatímco ti, u kterých dochází během odstranění umělého vejce k poškození vajec vlastních, jsou odmítači rozklováním (puncture-ejecters). Tento předpoklad později potvrdili pro dva typické odmítače rozklováním na základě filmování experimentálně parazitovaných hnízd modelovými vejci (Moksnes et al. 1994). Aplikováním tohoto kriteria na zkoumaného kosa

při použití pouze umělých modelů by se dal tento hostitelský druh považovat za typického odmítače uchopením, protože při pokusu o odstranění žádného umělého vejce nedošlo k poškození některého z vlastních. Při použití skutečných vajec se však ukázalo, že kos se nejen snaží skutečné vejce rozklovat (u 5 hnízd, u zbývajících 3 hnízd bylo vejce odmítnuto bez předchozího pokusu o naklování) navzdory faktu, že je schopný jej uchopit, ale že u něj také dochází k poškození vajec vlastních (viz níže). Soler et al. (2002) zjistili, že jak hostitelé odmítající vejce uchopením, tak ti odmítající rozklováním klovou modelové vejce předtím, než jej vyhodí. Používání obou metod odmítnutí i přesto, že většina jedinců je schopná uchopení vejce do zobáku, bylo zaznamenáno i u některých hostitelů vlhovce hnědohlavého (Underwood & Sealy 2006; Sealy & Neudorf 1995). Taktéž Rasmussen et al. (2009) odhalili hostitelský druh (drozdec černohlavý *Dumetella carolinensis*), který používá metody odmítnutí smíšeně a zjistili, že dokonce i u těchto větších ptáků je odmítnutí rozklováním spojeno s určitými škodami na vlastních vejcích. Možným vysvětlením by mohl být fakt, že metoda odmítnutí uchopením není u některých hostitelů zatím fixována z toho důvodu, že jako první se u nich vyvíjí adaptace odmítat rozklováním, neboť se předpokládá, že tvrdá skořápka parazitického vejce je přizpůsobení vznikající jako obrana právě proti jejímu rozklování hostitelem (Spaw & Rohwer 1987; Rahn et al. 1988; Picman 1989).

Jak už bylo uvedeno výše, u 4 filmovaných hnízd došlo během experimentu k jejich opuštění. Deserce nastala v jednom případě u konspecifického modelu, téměř ihned po experimentálním parazitování (během jedné hodiny) a ve třech případech u konspecifického skutečného vejce po jednom až třech dnech jeho přítomnosti v hníždě. U jednoho z hnízd s konspecifickým skutečným vejcem jsem zaznamenala klování samice do tohoto vejce. Mnozí autoři zahrnují ve svých studiích deserci mezi odpovědi hostitelů na parazitování (Davies & Brooke 1989a; Grim & Honza 2001; Moskát et al. 2003). Někteří naopak deserci nepovažují za přímou reakci na parazitaci z toho důvodu, že se frekvence opuštění neliší u hnízd experimentálně parazitovaných a kontrolních, kde nedošlo k žádné manipulaci ani vložení cizích vajec (Procházka & Honza 2004). Hill & Sealy (1994) navrhli, že spíše než na parazitování by deserce mohla být reakcí na redukci počtu vajec v hníždě hostitele, k čemuž dochází jak u druhů využívaných parazity, tak u těch běžně neparazitovaných. Redukce může nastat v případě, že se některé z vajec ve snůšce stane kořistí predátora (Rothstein 1986), pokud dojde k náhodnému rozbití některého z vajec a následně jeho odstranění hostitelem (Weatherhead 1991) nebo je hostitelovo vejce odstraněné parazitem (Sealy 1992). V mé

práci nelze opouštění hnízd vysvětlit tímto mechanismem, poněvadž počet vajec v hnízdě se během experimentů nejen že nesnižoval, ale naopak zvyšoval (přidáním experimentálního vejce). V každém případě platí, že hostitelé se desercí hnízda mohou vyhnout parazitismu, což může redukovat selekční tlak na vývoj jiného, specializovanějšího antiparazitického chování (Hill & Sealy 1994). Opuštění hnízda mohou navodit i jiné situace, jako je například vyrušení hostitele predátorem, který je spatřen v blízkosti hnízda (Davies 2000), což také potvrzuje moje pozorování. V blízkosti (2-4 m) jednoho z experimentálně parazitovaných hnízd skutečným konspecifickým vejcem se během natáčení objevila straka obecná (*Pica pica*). Její přítomnost vyvolala u inkubující samice varovné volání a opakované krátkodobé opouštění a návraty na hnízdo. Poté bylo natáčení přerušeno a druhý den bylo hnízdo s kompletní nepoškozenou snůškou nalezeno opuštěné, což by se dalo zdůvodnit právě přítomností predátora.

Náklady na odmítnutí

Při pokusu o odmítnutí experimentálně vloženého modelového vejce do hnízda jsem zaznamenala jeden případ poškození vlastního vejce hostitele. Samice velmi intenzivně klovala do konspecifického skutečného vejce, přičemž došlo k prasknutí jednoho vejce z vlastní snůšky. Vložené experimentální vejce samice nakonec rozklovala a z hnízda vynesla, v tomto případě však bylo odmítnutí naklováním poměrně nákladné. Poškozené vlastní vejce zůstalo po dobu nahrávání v hnízdě a bylo samicí odklizené později mimo záznam, pravděpodobně však bylo samicí také klováno (což nelze říct s úplnou jistotou, protože při video-nahrávání není vidět do hnízdní kotlinky, toto klování jsem však pozorovala i mimo záznam a v době, kdy bylo experimentální vejce vyneseno). U žádného hnízda, kde bylo vložené vejce odmítnuté uchopením do zobáku, jsem nezaznamenala žádné známky poškození některého z hostitelových vajec, což by mohlo potvrzovat, že tato metoda je skutečně méně nákladná než odmítnutí rozklováním (Rohwer & Spaw 1988; Underwood & Sealy 2006). Dále jsem nepozorovala žádný případ, kdy by došlo k odmítnutí vlastního vejce namísto parazitického (recognition error) u experimentálních ani kontrolních nahrávek. K chybnému rozpoznání a odstranění vlastního vejce z hnízda namísto parazitického dochází u hostitelů spíše v případě setkání se s cizím vejcem, které je mimetické (Davies & Brooke 1988; Marchetti 1992). Mnou používaná experimentální vejce však byla nemimetická (v

barvě), a proto by kosi neměli mít problém odlišit je od vlastních. Ani Moskát et al. (2004) nepozorovali u kosa žádný takový případ chybného odmítnutí. Chyby při rozhodování jsou tedy poměrně vzácné, což naznačuje, že udržení si schopností rozlišovat a odmítat parazitická vejce není pro tento druh nákladné.

Náklady na odmítnutí tedy nebyly žádné u vyhození pomocí uchopení (0 z 22), ale vyskytly se u vyhození pomocí proklovnutí (1 z 5). Ovšem vzorek pro proklovnutí je velice malý, takže žádné jisté závěry vyvodit nelze. Pozorování také nasvědčuje tomu, že metoda odmítnutí rozklováním sebou nese i vyšší energetické náklady, protože hostitelé ve snaze modelové vejce rozbít do něj opakovaně a někdy velmi intenzivně klovali. Dalším výdajem na proklování je nemožnost během klovení inkubovat vlastní snůšku („opportunity cost“). Dalo by se tedy potvrdit, že metoda odstranění parazitického vejce rozklováním, je podle očekávání skutečně nákladnější, než vyhození uchopením.

Jak už bylo řečeno výše, náklady na odmítnutí mohou souviset i s fyzickými předpoklady konkrétních hostitelských druhů. U větších hostitelů nebývají zjišťovány téměř žádné náklady na vyhození vejce uchopením, užití této metody však pravděpodobně vyžaduje zobák určité minimální délky (Rohwer et al. 1989; Lorenzana & Sealy 2001; Underwood & Sealy 2006). Rasmussen et al. (2010) stanovili nejkratší délku zobáku, při které jsou hostitelé parazitického vlhovce (drozdec černošedý a drozd stěhovavý *Turdus migratorius*) schopni uchopit jeho vejce, které přibližně odpovídá velikosti vejce kukaččího (vlhovec: 21,1 x 16,4 mm; kukačka: 21,9 x 16,3 mm). Navrhli, že délka může omezovat evoluci metody odmítnutí uchopením u hostitelů se zobáky kratšími než 16 mm. Dále také zjistili, že pravděpodobnost poškození hostitelových vajec při použití této metody odmítnutí se s rostoucí délkou zobáku nezvyšuje. Kosi, kteří mají zobáky v průměru víc než o 10 mm delší by tedy neměli být v používání této metody nijak omezeni při odmítání rehků (kukačků) modelových vajec. Rasmussen et al. (2010) také zjišťovali, jaký největší objekt jsou hostitelé vlhovce schopni odmítnout uchopením na základě poměru délek použitých modelů a délky jejich zobáku. Zjistili, že drozdec dokáže uchopit model do max. velikosti 25 mm, přičemž délka jeho zobáku se pohybuje okolo 24 mm (poměr obou délek je asi 1,03). Kos, odmítající větší modely a vejce (v průměru 30 mm) by mohl mít vzhledem k menšímu zobáku (v průměru 17,3 mm) teoreticky s odmítáním velkých vajec problémy (poměr délek vejce a zobáku je 1,73 a tedy výrazně větší než ve studii drozdce).

Røskaft et al. (1993) experimentálně kvantifikovali náklady na odmítnutí a přijetí parazitického vejce testováním vlnovčího hostitele, odmítajícího cizí vejce rozkloubáním. Zjistili, že náklady na parazitování a výchovu parazitických mláďat jsou větší než náklady na odmítnutí vejce touto metodou. Lorenzana & Sealy (2001) srovnávali náklady na odmítnutí a přijetí parazitismu u druhů odmítajících oběma metodami a došli k podobným závěrům. Zjistili, že náklady na akceptaci jsou mnohonásobně vyšší než na odmítnutí a škody vzniklé rozkloubáním jsou několikanásobně vyšší než při odmítnutí uchopením. Potvrdili tak, že náklady spojené s parazitismem by u zkoumaných hostitelských druhů mohly vysvětlovat vznik a typ odmítavého chování.

Latence k odmítnutí

Latence k odmítání modelových vajec byla variabilní. Nejrychleji odmítnuté vejce zůstalo v hnízdě asi jednu sekundu po přeletu ptáka na hnízdo (konspecifický model). Nejpozději odmítnuté vejce strávilo v hnízdě přes 59 h (rehčí model). Čtyři akceptovaná vejce jsem vyjmula po šestidenní přítomnosti (cca 140 h) z aktivního hnízda. Skutečná vejce odstraněná z hnízda rozkloubáním nebyla odstraňována s větším zpožděním ve srovnání s vejci odmítnutými uchopením. Použitá metoda odstranění vejce z hnízda tedy nesouvisela s načasováním jeho odmítnutí. Dále jsem nezaznamenala rychlejší odmítání malých rehčích modelů ve srovnání s modely velkými ani rychlejší odmítání konspecifických modelů se skutečnými vejci. Typ modelu tedy neovlivňoval načasování jeho odmítnutí. K podobným výsledkům dospěli i Underwood & Sealy (2011), kteří taktéž nezjistili žádný rozdíl v latencích k odmítání mezi skutečnými a umělými vejci vlnovce, kterými parazitovali hnízda zelenáčka švitořivého (*Vireo gilvus*).

Samaš et al. (2011) zjistili, že kosi experimentálně parazitovaní napodruhé odmítají toto vejce rychleji ve srovnání s prvním parazitováním. Tyto posuny v latenci k odmítnutí druhého vejce mohou odrážet změnu prahu citlivosti ptáků, protože mohli být předchozím parazitováním varováni k většímu riziku parazitismu. To však nelze aplikovat u hnízd, kde došlo u druhých vložených vajec k akceptování.

Antonov et al. (2008) navrhli, že latence k odmítnutí experimentálně vložených vajec souvisí především s jejich tvrdostí a mimikry. Zpoždění v odmítnutí mimetických vajec dávají do souvislosti s problémy s jejich rozpoznáváním a existencí určité latence, potřebné k uvolnění a realizaci odmítavého chování, což minimalizuje riziko chybného odmítnutí

vlastního vejce (Rothstein 1982; Lotem et al. 1995; Davies et al. 1996; McLean & Maloney 1998; Rodríguez-Gironés & Lotem 1999; Stokke et al. 2007). V tomto kontextu by tedy selekce mohla podporovat delší rozhodovací proces. Rozpoznávání vajec na základě rozdílů ve velikostech vkládaných modelových vajec dokumentují i další studie (Mason & Rothstein 1986; Moksnes & Røskaft 1992; Marchetti 2000). Nicméně ani u některých dalších druhů (pěnice hnědokřídla *Sylvia communis* a strnad obecný *Emberiza citrinella*) se schopnostmi odmítat cizí vejce, nebyl zaznamenán rozdíl v latenci k odmítnutí nemimetických a konspecifických vajec. Oba typy byly odmítány ve vysokých frekvencích (Procházka & Honza 2003, 2004), což by mohlo naznačovat, že kukačka tyto druhy přestala využívat jako své hostitele, protože se u nich vyvinuly silné diskriminační schopnosti (Moksnes & Røskaft 1995; Procházka & Honza 2003, 2004).

Vliv pohlaví

1. Role samice

Na základě výsledků analýzy záznamů by se dalo potvrdit, že u kosů, u kterých se pouze samice účastní inkubace, je právě ona odpovědná za rozpoznávání a odmítání parazitických vajec, protože všechna odmítnutá vejce, u nichž bylo vyhození zaznamenáno na kameru, byla odmítnuta právě samicí. Samice se také zpravidla vracela na hnízdo dříve než samec, pokud se neobávala pozorovatele. Trávila více času na hnízdě a pečovala o snůšku během inkubace. U hnízd s rehčím modelem věnovala více času inspekci hnízda u experimentů ve srovnání s kontrolními nahrávkami (Obr. 4). Přítomnost tohoto modelu v hnízdě tedy u samice vyvolávala častější inspekci hnízda než při absenci parazitismu. Samice klovala do experimentálních vajec, nejvíce pak právě do rehčích modelů s nejdelší inspekcí. Klovaní samice v hnízdě jsem zaznamenala i u hnízd bez experimentálního vejce, především u konspecifických skutečných vajec, kde je poměrně vysoká proporce klovaní pravděpodobně zapříčiněna klovaním do zbytků tohoto vejce v hnízdě po jeho odmítnutí rozklováním a v jednom případě také klovaním do vlastního vejce v hnízdě potom, co došlo k jeho rozbití (ejection cost) při rozklování konspecifického experimentálního vejce. Protože však při video-nahrávání hnízd nemůže být v záběru i celý obsah, nelze s jistotou říct, co je příčinou klovaní samice v hnízdě za nepřítomnosti parazitického vejce.

U druhů, kde se obě pohlaví podílejí na inkubaci, může i samec mít vyvinuté diskriminační schopnosti (Sealy & Neudorf 1995; Palomino et al. 1998; Soler et al. 2002; Lee et al. 2005). I přesto, že někteří samci jsou schopni odmítnout parazitické vejce, zůstává frekvence odmítání zpravidla stále vyšší u samic (Sealy 1996; Soler et al. 2002). Samice by tak mohly být v rozpoznávání a odmítání cizích vajec efektivnější dokonce i u druhů, kde inkubují obě pohlaví. Zaznamenáno také bylo, že čas strávený inkubací je obvykle vyšší u jedinců, kteří cizí vejce rozpoznávají než u těch nediskriminujících (Soler et al. 2002). Inkubace se tedy zdá být důležitou podmínkou diskriminačních schopností hostitelů.

2. Role samce

Samci neodmítli žádné z experimentálně vložených vajec, jehož vyhození bylo zaznamenáno na kameru. Nepodíleli se na inkubaci a trávili na hnízdě méně času než samice, ačkoli se během svého pobytu věnovali inspekci snůšky. U žádného ze samců jsem nezaznamenala klovaní do experimentálních (ani jiných) vajec v hnízdě. Zdá se, že role samce spočívá především ve strážení a obraně hnízda proti případnému nebezpečí a krmení inkubující samice. Požgayová et al. (2009) taktéž zaznamenali, že během návštěvy na hnízdě tráví samci rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) značnou dobu kontrolou jeho obsahu. Teoreticky by se tedy mohli naučit vzhled vlastních vajec a rozpoznávat je od cizích, aniž by je museli inkubovat. Sealy & Neudorf (1995) zjistili u trupíála baltimorského, že i samec je schopný odmítnout parazitické vejce navzdory tomu, že inkubuje pouze samice. Na druhou stranu byl právě samec odpovědný za většinu neúspěšných odmítnutí a nákladů na odmítnutí, a to zřejmě z toho důvodu, že je málo zkušeným odmítačem. Taktéž Underwood & Sealy (2011) zdokumentovali odmítání experimentálních vajec samcem zelenáčka švitořivého, u něhož se dříve předpokládalo, že odmítá pouze samice. U samců však zaznamenali delší latenci k odmítnutí ve srovnání se samicemi, což podporuje předpoklad, že samci jsou méně zkušení odmítači. I samec tedy může být schopný naučit se rozpoznávat a odmítat cizí vejce, aniž by se podílel na inkubaci. U kosů však tato schopnost zatím nebyla prokázána (Soler et al. 2002; tato práce).

Dalo by se tedy shrnout, že zatímco samice je odpovědná za likvidaci škod způsobených hnízdními parazity, role samce spočívá především ve strážení hnízda před predátory nebo jiným nebezpečím. U některých druhů se ukázalo, že právě samice bývají často agresivnější (Gill & Sealy 1996; Hobson & Sealy 1989; Reyer et al. 1998), nicméně

sexuálně specifický podíl na obraně hnízda se může měnit i během hnízdního cyklu (Hogstad 2005; Rytkonen et al. 1993). Také Požgayová et al. (2009) zjistili, že zatímco samec zaujímá vedoucí postavení v obraně hnízda a přímých interakcích s kukačkou, samice je odpovědná za kontrolu snůšky a odmítání vajec. Takové rozdělení rodičovských rolí tak může poskytovat celkovou ochranu proti hnízdnímu parazitismu.

ZÁVĚR

V mojí studii jsem zjistila, že ačkoli kosi disponují schopností odmítat cizí vejce, mohou být někteří jedinci v odmítavém chování flexibilní a během krátkého časového úseku změnit své rozhodnutí odmítnout. Klování vajec v hnízdě nemusí být spolehlivým indikátorem o diskriminaci vejce, protože i přes opakované pokusy o jeho naklování může toto vejce zůstat v hnízdě a být nadále inkubováno. Typ použitého experimentálního vejce nemělo vliv na frekvenci odmítání stejně jako na latenci k odmítnutí a použitou metodu odmítnutí u sledovaných jedinců, kteří v pre-testu odmítli „rehčí“ model. Kosi používají k vyhazování cizích vajec z hnízda obě metody odmítnutí, vyhození pomocí uchopení i rozklování. Druhá z metod je pravděpodobně nákladnější, i přesto je však těmito hostiteli, schopnými vejce uchopit, používána. Každé z pohlaví má u kosů zřejmě odlišnou roli v obraně hnízda. Zatímco samice je odpovědná za rozpoznávání a odmítání cizích vajec, role samce spočívá především ve strážení hnízda za nepřítomnosti samice. Ačkoli se samci věnují inspekci snůšky, diskriminační schopnosti u nich zřejmě nejsou vyvinuté.

Literatura

- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E. 2006: Egg rejection in marsh warblers (*Acrocephalus palustris*) heavily parasitized by common cuckoos (*Cuculus canorus*). Auk 123: 419–430.
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E. 2008: Getting rid of the cuckoo *Cuculus canorus* egg: why do hosts delay rejection? Behavioral Ecology 19: 100–107.
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A. & Røskaft, E. 2009: Evidence for egg discrimination preceding failed rejection attempts in a small cuckoo host. Biology Letters 5: 169–171.
- Bartol, I., Karcza, Z., Moskát, C., Røskaft, 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.
- Baker, E. C. S. 1942: Cuckoo problems. Witherby Ltd., London.
- Brooker, M., Brooker, 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.
- Brooke, M. de L., Davies, N. B. 1987: Recent changes in host usage by cuckoos *Cuculus canorus* in Britain. Journal of Animal Ecology 56: 873–883.
- Cassey, P., Ewen, J.G., Blackburn, T.M., Hauber, M.E., Vorobyev, M., Marshall, M.J. 2008: Eggshell colour does not predict measures of maternal investment in eggs of *Turdus* thrushes. Naturwissenschaften. 95:713–721.
- Davies, N. B. 2000: Cuckoos, cowbirds and other cheats. T. & A. D. Poyser, London.

- Davies, N. B., Brooke, M. de L. 1988: Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36: 262–284.
- Davies, N. B., Brooke, M. de L. 1989a: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58: 207–224.
- Davies, N. B., Brooke, M. de L. 1989b: An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *Journal of Animal Ecology* 58: 225–236.
- Davies, N. B., Brooke M. de L. & Kacelnik, A. 1996: Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs. *Proceedings of the Royal Society* 263: 925–931.
- Dawkins, R., Krebs, J. R. 1979: Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society* 205: 489–511.
- Gärtner, K. 1982: Zur Ablehnung von Eiern und Jungen des Kuckucks (*Cuculus canorus*) durch die Wirtsvogel – Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen am Sumpfrohrsanger (*Acrocephalus palustris*). *Die Vogelwelt* 103: 201–224.
- Gibbs, H. L., Sorenson, M. D., Marchetti, K., Brooke, M. D., Davies, N. B., Nakamura, H. 2000: Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407: 183–186.
- Gill, S.A., Sealy, S.G., 1996: Nest defence by yellow warblers: recognition of a brood parasite and an avian nest predator. *Behaviour* 133: 263–282.
- 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.

- Grafen, A. & Hails, R. 2002: Modern Statistics for the Life Sciences. Oxford University Press, Oxford.
- 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. 2006: Cuckoo growth performance in parasitized and unused hosts: not only host size matters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 716–723.
- Grim, T., Honza, M. 2001: Differences in behaviour of closely related thrushes (*Turdus philomelos* and *T. merula*) to experimental parasitism by the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Biologia* 56: 549–556.
- Grim T., Samaš P., Moskát C., Kleven O., Honza M., Moksnes A., Røskaft E. & Stokke B. G. 2011: Constraints on host choice: why do parasitic birds rarely exploit some common potential hosts? *Journal of Animal Ecology* 80: 508–518.
- 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., Yeh, P. J. & Roberts, J. O. L. 2004: Patterns and coevolutionary consequences of repeated brood parasitism. *Proceedings of the Royal Society* 271: 317–320.
- Hauber, M. E., Moskát, C. & Bán, M. 2006: Experimental shift in hosts' acceptance threshold of inaccurate-mimic brood parasite eggs. *Biology Letters* 2: 177–180.
- Hill, D.P., Sealy, S.G., 1994: Desertion of nests parasitized by cowbirds: have clay-coloured sparrows evolved an anti-parasite defence? *Animal Behavior* 48: 1063–1070.

- Hobson, K.A., Sealy, S.G., 1989: Responses of yellowwarblers to the threat of cowbird parasitism. *Animal Behavior* 38: 510–519.
- Hogstad, O., 2005: Sex-differences in nest defence in fieldfares *Turdus pilaris* in relation to their size and physical condition. *Ibis* 147: 375–380.
- Honza, M., Požgayová, M., Procházka, P. & Tkadlec, E. 2007: Consistency in Egg Rejection Behaviour: Responses to Repeated Brood Parasitism in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Ethology* 113: 344–351.
- 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.
- Hoover, J. P. & Hauber, M. E. 2007: Individual patterns of habitat and nest-site use by hosts promote transgenerational transmission of avian brood parasitism status. *Journal of Animal Ecology* 76: 1208–1214.
- Igic, B., Braganza, K., Hyland, M. M., Silyn-Roberts, H., Cassey, P., Grim, T., Rutila, J., Moskat, C., Hauber, M.E. 2011: Alternative mechanisms of increased eggshell hardness of avian brood parasites relative to host species. *Journal of the Royal Society Interface*. 8: 1654–1664.
- Kosciuch, K. L., Parker, T. H., Sandercock, B. K. 2006: Nest desertion by a cowbird host: an antiparasite behavior or a response to egg loss? *Behavioral Ecology* 17: 917–924.
- Lack, D. 1968: *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen. London.
- 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.

- 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 in Red Bishops (Aves: Ploceidae). *Animal Behaviour* 52: 553–563.
- Lee, J.W., Kim, D.W., Yoo, J.Ch. 2005: Egg Rejection by Both Male and Female Vinous-throated Parrotbills *Paradoxornis webbianus*. *Integrative Biosciences* 9: 211–213.
- Lindholm, A. K. 2000: Tests of phenotypic plasticity in Reed Warbler defences against cuckoo parasitism. *Behaviour* 137: 43–60.
- Lotem, A., Nakamura, H. & Zahavi, A. 1992: Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behavioral Ecology* 3: 128–132.
- Lotem, A., Nakamura, H., Zahavi, A. 1995: Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *Animal Behaviour* 49: 1185–1209.
- Lotem, A. & Nakamura, H. 1998: Evolutionary equilibria in avian brood parasitism: 223–235
In: Rothstein, S.I., Robinson, S.K., editors. *Parasitic birds and their hosts; Studies in coevolution*. Oxford University Press, New York.
- Lorenzana, J.C., Sealy, S. 2001: Fitness costs and benefits of cowbird egg ejection by gray catbirds. *Behavioral Ecology* 12: 325–329.
- Marchetti, K. 1992: Costs to host defence and the persistence of parasitic cuckoos. *Proceedings of the Royal Society* 248: 41–45.
- Marchetti, K. 2000: Egg rejection in a passerine bird: size does matter. *Animal Behaviour* 59: 877–883.

- Martín-Gálvez, D., Soler, J.J., Martínez, J.G., Krupa, A.P., Soler, M., Burke, T. 2007: Cuckoo parasitism and productivity in different magpie subpopulations predict frequencies of the 457bp allele: A mosaic of coevolution at a small geographic scale. *Evolution* 10: 2340–2348.
- Mason, P., Rothstein, S.I. 1986: Coevolution and avian brood parasitism: cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40: 1207–1214.
- McLean, I.G., Maloney, R.F. 1998: Brood parasitism, recognition, and response: the options. In: Rothstein, S.I., Robinson, S.K., editors. *Parasitic birds and their hosts; Studies in coevolution..* Oxford University Press. New York
- Moksnes, A., Røskaft, E. 1992: Responses of some rare cuckoo hosts to mimetic model cuckoo eggs and to foreign conspecific eggs. *Ornis Scandinavica* 23: 17–23.
- Moksnes, A., Røskaft, E., Braa, A. T., Korsnes, L., Lampe, H. M. & Pedersen, H. C. 1990: Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116: 64–89.
- Moksnes, A., Røskaft, E., Braa, A. T. 1991: Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. *Auk* 108: 348–354.
- Moksnes, A., Røskaft, E. 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., Røskaft, E. & Korsnes, L. 1993: Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by meadow pipits (*Anthus pratensis*). *Behavioral Ecology* 4: 120–127.

- Moksnes, A., Røskft, E. & Solli, M. M. 1994: Documenting puncture ejection of parasitic eggs by Chaffinches *Fringilla coelebs* and Blackcaps *Sylvia atricapilla*. Fauna Norvegica Series C Cinclus 17: 115–118.
- Moskát, C., Honza, M. 2002: European Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. Ibis 144: 614–622.
- Moskát, C., Honza, M. 2002: European Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. Ibis 144: 614–622
- 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., Rosendaal, E.C., Boers, M., Zolei, A., Ban, M., Komdeur, J. 2011: Post-ejection nest-desertion of common cuckoo hosts: a second defense mechanism or avoiding reduced reproductive success? Behavioral Ecology and Sociobiology 65: 1045–1053.
- 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.
- 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.
- Palomino, J. J., Martín-Vivaldi, M., Soler, M., Soler, J. J. 1998: Females are responsible for ejection of cuckoo eggs in the rufous bush robin. Animal Behaviour 56: 131–136.
- Payne, R. B. 1998: Brood parasitism in birds: strangers in the nest. Bioscience 48: 377–386.

- Peer, B. D. & Rothstein, S. I. 2010: Phenotypic plasticity in common grackles (*Quiscalus quiscula*) in response to repeated brood parasitism. *The Auk* 127: 293–299.
- Peer, B. D., Sealy, S. G. 2004: Correlates of egg rejection in hosts of the Brown-headed Cowbird. *Condor* 106: 580–599.
- Picman, J. 1989: Mechanism of increased puncture resistance of eggs of Brown-headed Cowbirds. *Auk* 106: 577–583.
- Picman, J. & Pribil, S. 1997: Is greater eggshell density an alternative mechanism by which parasitic cuckoos increase the strength of their eggs? *Journal of Ornithology* 138: 531–541.
- Pinxten, R. M., Eens, M. & Verheyen, R. F. 1991: Responses of male starlings to experimental intraspecific brood parasitism. *Animal Behavior* 42: 1028–1030.
- Požgayová, M., Procházka, P., Polačková, L. 2011: Closer clutch inspection-quicker egg ejection: timing of host responses toward parasitic eggs. *Behavioral Ecology* 22: 46–51.
- Požgayová, M., Procházka, P., Honza, M. 2009: Sex-specific defence behaviour against brood parasitism in a host with female-only incubation. *Behavioural Processes* 81: 34–38.
- Procházka, P. & Honza, M. 2003: Do common whitethroats (*Sylvia communis*) discriminate against alien eggs? *Journal of Ornithology* 144: 354–363.
- Procházka, P., Honza, M. 2004: Egg discrimination in the Yellowhammer. *Condor* 106: 405–410.
- Rahn, H., Curran-Everett, L., Booth, D.T. 1988: Eggshell differences between parasitic and nonparasitic Icteridae. *Condor* 90: 962–964.

- Rasmussen, J.L., Sealy, S.G., & Underwood, T.J. 2009: Video recording reveals the method of ejection of Brown-headed Cowbird eggs and no cost in American Robins and Gray Catbirds. *Condor* 111: 570–574.
- Rasmussen J. L.; Underwood T. J.; Sealy S. G. 2010: Functional morphology as a barrier to the evolution of grasp-ejection in hosts of the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*). *Canadian Journal of Zoology* 88: 1210–1217.
- Remeš, V. 2010: Explaining postnatal growth plasticity in a generalist brood parasite. *Naturwissenschaften*. 97: 331–335.
- Reyer, H. U., Fischer, W., Steck, P., Nabulon, T., Kessler, P., 1998: Sex-specific nest defense in house sparrows (*Passer domesticus*) varies with badge size of males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 93–99.
- Røskaft, E., Moksnes, A., Stokke, B. G. 2002: Aggression to dummy cuckoos by potential European cuckoo hosts. *Behaviour* 139: 613–628.
- Røskaft, E., Orians, G. H., Beletsky, L. D. 1990: Why do Red-winged blackbird accept eggs of Brown-headed cowbirds. *Evolutionary Ecology* 4: 35–42.
- Røskaft, E., Rohwer, S. & Spaw, C. D. 1993: Cost of puncture ejection compared with costs of rearing cowbird chicks for northern orioles. *Ornis Scandinavica* 24: 28–32.
- Røskaft, E., Takasu, F., Moksnes, A., Stokke, B.G. 2006: Importance of spatial habitat structure on establishment of host defenses against brood parasitism. *Behavioral Ecology* 17: 700–708.
- Rodríguez-Gironés, M. A. & Lotem, A. 1999: How to detect a cuckoo egg: A signal detection theory model for recognition and learning. *American Naturalist* 153: 633–648.
- 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.
- Rohwer, S., Spaw, C. D. & Røskoft, E. 1989: Costs to northern orioles of puncture-ejecting parasitic cowbird eggs from their nests. *Auk* 106: 734–738.
- Rothstein, S. I. 1974: Mechanisms of avian egg recognition: possible learned and innate factors. *Auk* 91: 796–807.
- Rothstein, S. I. 1975: Evolutionary rates and host defences against avian brood parasitism. *American Naturalist* 109: 161–176.
- Rothstein, S. I. 1977: Cowbird parasitism and egg recognition of the northern oriole. *Wilson Bulletin* 89: 21–32.
- Rothstein, S. I. 1982: Mechanisms of avian egg recognition: which egg parameters elicit responses by rejector species? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 229–239.
- Rothstein, S. I. 1986: A test of optimality: egg recognition in the eastern phoebe. *Animal Behavior* 34: 1109–1119.
- Rothstein, S. I. 1990: A model system for coevolution - avian brood parasitism. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 21: 481–508.
- Rothstein, S. I. & Robinson, S. K. 1998: The evolution and ecology of avian brood parasites: 3–56. In: Rothstein, S. I. & Robinson, S. K., editors. *Parasitic birds and their hosts; Studies in coevolution*. Oxford University Press. New York.
- Rutila, 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.
- Rytönen, S., Orell, M., Koivula, K., 1993: Sex-role reversal in willow tit nest defense.

- Behavioral Ecology and Sociobiology 33: 275–282.
- Samaš, P., Hauber, M. E., Cassey, P. & Grim, T. 2011: Repeatability of foreign egg rejection: Testing the assumptions of co-evolutionary theory. *Ethology* 117: 606–619.
- Sealy, S. G. 1992: Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94: 40–54.
- Sealy, S. G. 1996: Evolution of host defences against brood parasitism: implications of puncture-ejection by a small passerine. *Auk* 113: 346–355.
- Sealy, S. G., & Bazin, R. C. 1995: Low-frequency of observed cowbird parasitism on eastern kingbirds: host rejection, effective nest defence, or parasite avoidance? *Behavioral Ecology* 6: 140–145.
- Sealy, S. G. & D. L. Neudorf, D. L. 1995: Male Northern Orioles eject cowbird eggs: Implications for the evolution of rejection behavior. *Condor* 97: 369–375.
- Sealy, S. G., Neudorf, D. L., Hobson, K. A. & Gill, S. A. 1998: Nest defence by potential hosts of the brown-headed cowbird: methodological approaches, benefits of nest defense, and coevolution: 194–211. In: Rothstein, S. I. & Robinson, S. K., editors. *Parasitic birds and their hosts; Studies in coevolution*. Oxford University Press, New York.
- Soler, J. J. 1999: Do life-history variables of European cuckoo hosts explain their egg rejection behavior? *Behavioral Ecology* 10: 1–6.
- Soler, M., Martín-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, 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, M., Ruiz-Castellano, C., Fernandez-Pinos, M.D., Rosler, A., Ontanilla, J., Perez-Contreras 2011: House sparrows selectively eject parasitic conspecific eggs and incur very low rejection costs. *Behavioral ecology and Sociobiology* 65: 1997–2005.
- Stokke, B. G., Hafstad, I., Rudolfson, 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 BG, Moksnes A, Røskaft E. 2005: The enigma of imperfect adaptations in hosts of avian brood parasites. *Ornithological Science* 4: 17–29.
- Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., Rudolfson, G., Honza, M. 1999: Rejection of artificial cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*). *Proceedings of the Royal Society* 266: 1483–1488.
- Stokke B. G., Takasu, F., Moksnes, A., Røskaft, E. 2007: The importance of clutch characteristics and learning for antiparasite adaptations in hosts of avian brood parasites. *Evolution* 61: 2212–2228.
- Spaw, C.D., Rohwer, S. 1987: A comparative-study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. *Condor* 89: 307–318.
- Underwood, T. J., & Seally, S.G. 2006: Grasp-ejection in two small ejectors of cowbird eggs: a test of bill-size constraints and the evolutionary equilibrium hypothesis. *Animal Behaviour* 71: 409–416.
- Underwood, T. J., & Seally, S.G. 2011: Behavior of Warbling Vireos Ejecting Real and Artificial Cowbird Eggs. *The Wilson Journal of Ornithology* 123: 395–400.

- Victoria, J. K. 1972: Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African village weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis* 114: 367–376
- Weatherhead, P. J. 1991: The adaptive value of thick-shelled eggs for brown-headed cowbirds. *Auk* 108: 196–198.
- Winfree, R. 1999: Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism. *Trends in Ecology & Evolution*. 14: 338–343.
- Wyllie, I. 1981: *The Cuckoo*. Batsford, London.
- Yom-Tov, Y. 2001: An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133–143.
- Zahavi, A. 1979: Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *American Naturalist* 113: 157–159.