

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Rozpoznávají sýkory kukačku
obecnou (*Cuculus canorus*) od
krahujce obecného (*Accipiter nisus*)?**

Bakalářská práce

Alžběta Truhlářová

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2020

Truhlářová, A. (2020): Rozpoznávají sýkory kukačku obecnou (*Cuculus canorus*) od krahujce obecného (*Accipiter nisus*)? [Do the titmice recognize common cuckoo (*Cuculus canorus*) from Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nisus*)?]. Bc. Thesis, in Czech] - 60 p. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The thesis includes a review of the topic of brood parasitism, with focus on the most common European brood parasite, common cuckoo (*Cuculus canorus*). Experimental part of the thesis tests the reactions of two species of titmice (*Parus major* and *Cyanistes caeruleus*), which have virtually no experience with cuckoo brood parasitism, to presented dummy of cuckoo adult. The visual appearance of common cuckoo importantly resembles the Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nisus*), and it is supposed that this similarity protects cuckoo from attacks of adult host birds. Thus the theory that titmice mistake the cuckoo for the sparrowhawk was tested.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 15. dubna 2020

Alžběta Truhlářová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli RNDr. Petru Veselému, Ph.D za veškerou poskytnutou pomoc, odborné vedení, trpělivost, obrovskou ochotu a také za velmi přátelskou atmosféru, ve které tato bakalářská práce vznikala. Dále bych ráda poděkovala Mgr. et Mgr. Michaele Syrové a Mgr. Alexandře Průchové za spolupráci při sběru dat v terénu. V neposlední řadě děkuji doc. RNDr. Romanu Fuchsovi, CSc. za podnětné poznámky, které vedli ke zkvalitnění této práce

Obsah

1	ÚVOD.....	1
1.1	Hnízdní parazitismus	1
1.1.1	Typy parazitismu	2
1.1.2	Skupiny ptáků, u nichž se vyskytuje obligátní mezidruhový hnízdní parazitismus... 2	
1.2	Kukačka obecná.....	7
1.2.1	Taxonomie	7
1.2.2	Poddruhy kukačky obecné	7
1.2.3	Rozšíření a migrace.....	8
1.2.4	Vzhled a rozměry	8
1.2.5	Hlasové projevy	9
1.2.6	Potrava	9
1.2.7	Habitatové preference	10
1.2.8	Reprodukční systém.....	10
1.2.9	Barevné mimikry dospělců kukaček.....	14
1.2.10	Spektrum hostitelů	17
1.2.11	Kukaččí vejce.....	20
1.2.12	Kukaččí mládě	22
1.2.13	Reakce hostitelů na parazitaci kukačkou obecnou.....	25
2	CÍLE PRÁCE.....	29
3	METODIKA	31
3.1	Lokalita	31
3.2	Studované druhy	31
3.2.1	Sýkora koňadra	31
3.2.2	Sýkora modřinka.....	31
3.3	Průběh pokusu.....	32
3.4	Statistické vyhodnocení	33
4	VÝSLEDKY	35
5	DISKUZE	43
6	ZÁVĚR.....	47
7	CITOVANÁ LITERATURA.....	48
8	PŘÍLOHY	61

1 ÚVOD

1.1 Hnízdní parazitismus

Parazitismus je vztah mezi organismy, který podobně jako predace, je pro jednoho výhodný a druhého znevýhodňuje. Stejně tak to platí u hnízdního parazitismu spočívajícího v kladení vajec parazitujícího jedince do hnízda jiného jedince označovaného jako hostitel. Hostitel se o nevlastní vejce a mládě dále stará až do jeho osamostatnění (Payne, 1977).

Výhody plynoucí z tohoto chování pro parazita jsou nemalé. Prvním je často úplné oproštění od všech rodičovských povinností (především krmení a obrana), což umožňuje parazitovi vytvoření mnohem početnější snůšky, protože se vyhne vysokým energetickým nákladům spojených s rodičovským chováním. Výhody plynou i pro mládě vychovávané v hostitelském hnízdě, které často nemusí kompetovat o jídlo s ostatními sourozenci a může tak lépe prospívat (Davies, 2000).

Pro hostitele je tento vztah pouze nevýhodný, stejně jako u pravé parazitace. Parazitací může ztratit svou snůšku a v případě neodmítnutí a vychování parazitického mláděte i celou hnízdní sezónu, což výrazně snižuje hostitelovu fitness. V každém případě hostitel věnuje mnoho času a energie výchově cizího mláděte. Otázka, která trápí vědce po dlouhá desetiletí tedy je, proč se toto nevýhodné hostitelské chování (přijetí a vyvedení parazitického mláděte) v přírodě vůbec vyskytuje? Důvodem je, že interakce mezi parazitem a hostitelem je dynamický koevoluční proces, kdy obě strany vytvářejí protiadaptace a ani jedna strana tak definitivně nevíteží (Davies, 2000).

Parazitické druhy v ptačí říši představují asi 1 % všech druhů, což je největší poměr v porovnání s ostatními skupinami obratlovců s rodičovskou péčí. Nejznámější skupinou hnízdních parazitů jsou zřejmě kukačky, nicméně zástupci čeledi kukačkovitých nejsou všichni parazitičtí – jen 53 druhů ze 136 jsou obligátními parazity. Zbýlých 83 druhů staví svá vlastní hnízda a mláďata vychovává sama. Parazitismus není ale jedinečností kukaček. Tuto strategii využívají také medozvěstky (*Indicatoridae*), vlhovci (*Icteridae*), vdovky (*Vidua*) a jeden zástupce čeledi kachnovitých (*Anatidae*) – kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*) (Payne, 1974; Payne, 1977). Většina z vyjmenovaných ptačích parazitů je altriciální (mláďata jsou po narození závislá na krmení rodiči). Výjimkou je posledně jmenovaná kachnice černohlavá, jejíž mláďata jsou prekociální (jsou schopna si již krátce po vylíhnutí shánět potravu sama) (Rees & Hillgarth, 1984).

1.1.1 Typy parazitismu

Rozeznáváme několik druhů parazitismu:

- 1) *Vnitrodruhový (intraspecifický, konspecifický)* – dochází k parazitaci v rámci jediného druhu; je poměrně rozšířený napříč ptačí říší (asi 2,4 % ptačích druhů) (Yom-Tov, 2001)
- 2) *Mezidruhový (interspecifický, heterospecifický)* – samice jednoho druhu využívá páry/jedince jiného druhu, které se jejím potomkovi stávají nevlastními rodiči; méně běžný druh parazitismu v ptačí říši (asi 1 % ptačích druhů) (Davies, 2000)
- 3) *Fakultativní* – parazitismus je alternativní reprodukční strategií, na které není jedinec závislý, ale může si sám postavit vlastní hnízdo a vychovat své potomky (Cichoń, 1996)
- 4) *Obligátní* – parazitismus je jedinou reprodukční strategií jedince a ten není schopen sám hnízdit ani aplikovat jinou strategii (Slagsvold & Hansen, 2001)
- 5) *Quasiparasitismus* – alternativní reprodukční strategie, kdy samice klade vajíčko do hnízda jiné samice, což je jí umožněno samcem tohoto hnízda, který oplodní dané vajíčko a výměnou za jeho paternitu umožní samici parazitaci; zatím zjištěno jen u dvanácti ptačích druhů (Griffith et al., 2004)

1.1.2 Skupiny ptáků, u nichž se vyskytuje obligátní mezidruhový hnízdní parazitismus

Jak bylo zmíněno výše, hnízdní parazitismus praktikuje jako obligátní rozmnožovací strategii dohromady asi 100 druhů ptáků ze šesti evolučně nezávislých skupin (Davies, 2000):

Kukačky (Cuculidae) – 2 skupiny

Medozvěstkovití (Indicatoridae)

Vlhovcovití (Icteridae)

Vdovkovití (Viduidae)

Kachnice (Heteronetta)

1.1.2.1 Kukačky

V čeledi kukačkovitých se hnízdní parazitismus vyvinul nezávisle u dvou skupin:

- 1) Cuculinae – Právě kukačky (54 parazitických druhů starosvětských kukaček)
- 2) Neomorphinae – Pozemní kukačky (3 druhy pozemních novosvětských kukaček)

1.1.2.1.1 Právě kukačky (Cuculinae)

Do této podčeledi řadíme 54 druhů, které jsou všechny parazitické. Celkem podčeled' zahrnuje 14 rodů, nejpočetnější jsou tyto:

1. *Cuculus* (14 druhů)
2. *Chrysococcyx* (15 druhů)
3. *Cacomantis* (8 druhů)
4. *Eudynamys* (4 druhy)
5. *Clamator* (4 druhy)
6. *Cercococcyx* (3 druhy)

V Evropě můžeme potkat 3 druhy kukaček – kukačku prostřední (*Cuculus saturatus*), kukačku obecnou (*Cuculus canorus*) a kukačku chocholatou (*Clamator glandarius*) (Davies, 2000). Posledně zmíněná kukačka chocholátá stojí za vyzdvižení, protože na svého hostitele (nejčastěji vránu černou (*Corvus corone corone*), straku obecnou (*Pica pica*) a straku iberskou (*Cyanopica cooki*)) nepůsobí čistě negativně, ale vzájemný vztah lehce přechází z parazitismu do mutualismu. Kukaččí mládě v hnízdě totiž nejen že neškodí hostitelským mláďatům, ale dokonce vylučuje sekret působící jako repelent, díky kterému mají tato hnízda nižší míru predace. Nicméně stále platí, že kukaččí mládě snižuje počet vyvedených hostitelských mláďat. Výhodnost a nevýhodnost parazitice tedy kolísá s měnícím se parazitickým tlakem (Canestrari et al., 2014).

Většina hostitelů kukaček jsou středně velcí nebo drobní hmyzožraví pěvci zpravidla menší než samotné kukačky. Stejně jako u kukačky obecné i u většiny ostatních parazituje samice naklazením jednoho vajíčka do hnízda hostitele. Vylíhlé mládě se zbavuje konkurenčních vajíček u většiny druhů kromě 4 druhů z rodu *Clamator*, kukačky koel (*Eudynamys scolopaceus*) a kukačky obrovské (*Scythrops novaehollandiae*). Přestože mládě konkurenční vajíčka nevyhodí z hnízda hned zpočátku, stejně je většinou později přemůže v kompetici o jídlo, nebo je jednoduše v hnízdě zamáčkne. Stejně jako u kukačky obecné i u ostatních proběhl evoluční „závod ve zbrojení“ vedoucí ke vzniku různých triků a na ně následně vyvinutých obran (Davies, 2000).

1.1.2.1.2 Pozemní kukačky (Neomorphinae)

Tato podčeled' novosvětských kukaček zahrnuje 10 druhů a parazitické jsou 3 z nich – kukačka žíhaná (*Tapera naevia*), kukačka klínoocasá (*Dromococcyx phasianellus*) a kukačka paví (*Dromococcyx pavoninus*).

Kukačka žíhaná dokáže mimetizovat vzhled vajíček svých hostitelů. Hostitely jsou drobní pěvci s klenutými hnízdy. Tento tvar hnízda znemožňuje mláděti vyhodit konkurenční vajíčka. Má proto vytvořený velmi ostrý zahnutý zobák, kterým zabíjí ostatní mláďata. Kukačka klínoocasá a kukačka paví parazitují drobné pěvce s otevřenými nebo klenutými hnízdy. O těchto druzích je známo poměrně málo (Davies, 2000).

1.1.2.2 Medozvěstkovití

Medozvěstkovití je čeleď šplhavců (Piciformes), zahrnující 17 druhů (15 afrických a 2 asijské) hmyzožravých ptáků osidlujících lesy a otevřené lesnaté oblasti. Jednotlivé druhy se liší ve velikosti, která se pohybuje v rozmezí mezi 10-20 cm. Kromě hmyzu se medozvěstky živí voskem divokých včel, který jim umožňují trávit speciální bakterie ve střevě (Diamond & Place, 1987). Jedná se o skupinu ptáků známých svým mutualistickým vztahem s několika druhy savců (včetně člověka), kdy jim napomáhají v lokalizaci včelích hnízd. Mutualismus je oboustranně prospěšný vztah, kdy se medozvěstky postarají o nalezení hnízda a savec zase o jeho otevření. Každý se pak živí na jiné složce - savec na medu, medozvěstky na vosku a včelích larvách (Davies, 2000).

Rozmnožovací strategie je známá u 11 druhů medozvěstek a všechny jsou hnízdními parazity (Friedmann, 1964). Hostitely jsou většinou dutinově hnízdící druhy malých pěvců. Samice medozvěstek klade jedno vajíčko do cizího hnízda a občas sama odstraňuje nebo rozbije jedno (někdy více) hostitelských vajec. Vajíčka medozvěstek jsou bílá stejně jako vajíčka hostitelů, ale pravděpodobně nejde o evolučně vytvořené mimikry, ale o prostou shodu způsobenou evoluční historií. Medozvěstky totiž zřejmě původně hnízdily také v dutinách. Mláďata mají ostré hákovité zobáky, kterými hned po vyklubání ještě se zaslepenýma očima, mlátí a klovou kolem sebe, a tak zavraždí hostitelská mláďata (Davies, 2000).

1.1.2.3 Vlhovcovití

Z čeledi vlhovcovitých jsou parazitičtí zástupci 5 druhů rodu *Molothrus*. Dva druhy z nich jsou specializovaní na parazitování ostatních zástupců této čeledi – vlhovec pastvinný (*Molothrus rufoaxillaris*) a vlhovec velký (*Molothrus oryzivorus*). Ostatní tři parazité jsou, co se týče hostitelů, generalisté a parazitují širokou škálu pěvců (Davies, 2000).

Samice klade většinou jedno vajíčko (Friedmann, 1963) stejně velké jako je to hostitelské (Payne, 1977a) do hostitelského hnízda, ale není to pravidlem. Také není výjimkou hnízdo parazitované vícekrát (Davies, 2000). Nicméně vlhovci jsou často výrazně větší než jejich hostitelé, proto často není prakticky možné, aby hostitelé

vychovali v hnízdě více než jedno vlhověcí mládě (Elliott, 1978). Samice při kladení často rozbije nebo vyhodí konkurenční hostitelská vajíčka. Toto chování se ale nevyskytuje u mláďat, která na adoptivní rodiče aplikují jen trik „superžadonění“. Vajíčka vlhovce pastvinného a velkého jsou velmi často přesnou kopií vajíček hostitelských, protože se specializují téměř jen na jeden hostitelský druh. Naopak vajíčka ostatních třech druhů, kteří mají více hostitelů, jsou často nepodobná (Davies, 2000).

1.1.2.4 Vdovky

Čeďel' dělíme na rody *Vidua* (zahrnuje 19 parazitických druhů) a *Anomalospiza* (s jedním druhem prádelník kukaččí (*Anomalospiza imberbis*))

1.1.2.4.1 Vdovka (*Vidua*)

Všechny druhy parazitují druhy z blízké příbuzné čeledi astrildovití (*Estrildidae*), menší než oni sami. Často se specializují na jeden hostitelský druh (Davies, 2000). Doba snášení jednotlivých druhů se tak shoduje více s hnízdním obdobím jejich hostitele, než mezi různými druhy vdovek (Payne, 1973a). Parazitismus rodu *Vidua* má zanedbatelný negativní efekt na hostitele. Dokonce bylo dokázáno, že parazitované snůšky měly větší úspěšnost ve vyhníždění než neparazitované, což je pravděpodobně důsledek vyšší pozornosti rodičů dané větším počtem vajíček ve snůšce (Payne, 1977b).

Jejich vajíčka jsou bílá, stejně jako hostitelská, ale nejde o evolučně vytvořené mimikry. Ani samice ani mládě nevyhazují ani nerozbíjí hostitelská vajíčka, ani nezabíjí mláďata. Parazit je vychováván společně s hostitelskými mláďaty a má vytvořené mimikry zbarvení a vzorování vnitřní strany zobáku (Davies, 2000). Mláďata mimetizují také žadonící hlasy mláďat hostitele. Vokální mimikry u rodu *Vidua* šly ještě dál. Dospělci jsou schopni napodobovat hlasové projevy hostitele, na kterého se specializují (Payne, 1973a; Payne, 1973b; Payne, 1976; Payne & Payne, 1977). Učí se zpěv od svých hostitelů již jako mláďata na hnízdě (Payne, 1973a). Díky vokální mimizezi dochází ke genetickému ustálení specializace na daného hostitele. Samec vdovek se ozývá hlasovými projevy svého hostitele, a tím láká samici, která byla vychována tím samým druhem (Payne, 1973a; Payne, 1973b).

1.1.2.4.2 Prádelník (*Anomalospiza*)

Prádelník kukaččí se od ostatních vdovek liší vzhledem i způsobem parazitismu. Strategie parazitismu prádelníka byla objevena až v roce 1917 (Friedmann, 1965). Prádelník se nespecializuje na konkrétního hostitele, nýbrž parazituje široké spektrum druhů v rámci nepříbuzných rodů *Prinia* a *Cisticola*. Vajíčka jsou podobná hostitelským. Samice při

kladení pravděpodobně jedno či dvě hostitelská vejce z hnízda odstraňuje (Davies, 2000). Mláďe se nezavazuje hostitelských mláďat přímo, ale přemůže je v boji o potravu, takže je většinou vychováváno na hnízdě samo (Vernon, 1964).

1.1.2.5 Kachnice černohlavá

Posledním druhem je kachnice černohlavá, která je jediným obligátním hnízdním parazitem čeledi kachnovitých. Parazituje jiné druhy kachen ale i další druhy vodních ptáků (např. lysky, racky, ibisy). Pověšinou samice klade jedno bělavé až světlehnědé vejce, které je podobné vajíčkům zrzohlávky peposaky (*Netta peposaca*), ale odlišné od vajec ostatních hostitelů. Samice při kladení neničí ani nevyhazuje hostitelská vajíčka. Zrzohlávky parazitická vajíčka většinou neodmítají, ale existují záznamy, že někteří jiní hostitelé tak činí. Mláďe kachnice se líhne dříve a je superprekociální – dokáže si samo obstarat obživu a během dne či dvou je schopno se samo zahřívat (Davies, 2000). Parazitace má tedy jen malý efekt na hnízdní úspěšnost hostitelů, protože kromě inkubace nestojí hostitele žádné energetické náklady. V některých případech má vliv dokonce příznivý, protože na mláďe narozené jako první se nachytají hmyzí parazité obývající hnízda (Payne, 1977b).

1.2 Kukačka obecná

Má práce se zabývá hnízdním parazitismem u kukačky obecné, což je nejlépe prozkoumaný parazitický systém. Následující text se zaměřuje pouze na to, jak probíhá hnízdní parazitismus u tohoto druhu.

1.2.1 Taxonomie

Kukačka obecná patří do řádu kukačky (Cuculiformes), který spadá do podskupiny nepěvců neformálně označované jako „Coronaves“. Měkkozobí (Columbiformes), stepokurové (Pteroclidiformes) a mesitové (Mesitornithiformes) jsou sesterskou nebo blízkou příbuznou skupinou řádu kukaček, které tvoří monofyletickou skupinu s turakovitými (Musophagidae) a dropovitými (Otididae) (Jarvis et al., 2014; Prum et al., 2015).

Čeď kukačkovití je v současném pojetí jedinou čeledí řádu kukačky. Je poměrně velká zahrnující 140 druhů (Davies, 2000). Čeď se rozpadá na 6 podčeledí, s tím, že některé podčeledi jsou endemické v Novém světě, jiné ve Starém světě, včetně Australské oblasti (viz přehled níže). Obligátní hnízdní parazitismus uvnitř této čeledi vznikl dvakrát nezávisle na sobě, a to u podčeledi Cuculinae a Neomorphinae. V podčeledi Neomorphinae je parazitická jen část druhů. Kromě toho některé severoamerické druhy rodu *Coccyzus* (Coccyzinae) jsou fakultativními hnízdními parazity.

6 podčeledí kukačkovitých (del Hoyo et al., 1997)

- 1) Cuculinae – Starý svět a Austrálie
- 2) Phaenicophaeinae – Starý svět
- 3) Centropodinae – Starý svět a Austrálie
- 4) Coccyzinae – Nový svět
- 5) Crotophaginae – Nový svět
- 6) Nemorphinae – Nový svět

1.2.2 Poddruhy kukačky obecné

Kukačka obecná se dělí do 4 subspecií, které jsou popsány a rozeznávány na základě morfologických znaků. Kromě nich se v literatuře objevují další 3 subspecie, ale rozdíly mezi nimi jsou nepatrné a navíc se liší napříč geografickými oblastmi (Payne, 2005).

1) *Cuculus canorus canorus*

Evropa od Britských ostrovů, Skandinávie a sever Ruska, na jih k Pyrenejím, Mediterán, Malá Asie, Asie od Uralu východně k Siberii, Japonsko, Korea, sever Číny

2) *Cuculus canorus subtelephonus*

Střední Asie od Iránu, Afghánistánu, Balúčistánu a Turkmenistánu po Sin-ťiang a A-la Shan v severní Číně

3) *Cuculus canorus bakeri*

JV Tibet, západní Čína, jižní Čína po úpatí Himaláje v severní Indii, Ásám, Nepál, Barma, Laos, severní Thajsko a severní Vietnam

4) *Cuculus canorus bangsi*

Pyrenejský poloostrov, Baleárské ostrovy a Maghreb (Maroko, Alžírsko a Tunisko)

5) *Cuculus canorus johsenii*

6) *Cuculus canorus telephonus*

7) *Cuculus canorus Fallad*

1.2.3 Rozšíření a migrace

Areálem kukačky obecné je celý Palearkt (od Maroka a Irska až po Kamčatku (Příloha 1), ve kterém je tažná. Západní populace zimují v Africe jižně od Sahary a v jižní Asii. Východnější populace létají zimovat spíše do jihovýchodní Asie. Ze zimovišť se do České republiky vrací koncem dubna až začátkem května a odlétá v polovině srpna (Cepák et al., 2008) Nicméně projekt sledující kukačky pomocí GPS telemetrie prováděný od roku 2011 britskými ornitology (British Trust for Ornithology 2020) ukazuje, že přinejmenším samci často opouští rozmnožiště již v červnu.

1.2.4 Vzhled a rozměry

U kukačky obecné je vyvinut pohlavní dimorfismus ve zbarvení mezi samci a samicemi, stejně tak se zbarvením liší i mláďata.

A) Samci: Šat dospělých samců je svrchu břidlicově šedý. Na hrdle a po stranách krku přechází ve světle šedou a spodní část těla je bílá s drobným tmavým proužkováním. Ocas samců je dlouhý a stupňovitý s barevnými odstíny od břidlicově šedé po modrošedou.

B) Samice: U samic rozlišujeme dvě barevné morfy – šedou a rezavou. Šedá varianta je zbarvením podobná samci s tím rozdílem, že má rezavý nádech na hlavě, voleti a po stranách krku. Rezavá morfa je rezavě zbarvená na celém vrchu těla a doplněná černohnědým pruhováním, které na kostřeci zbarveném do červena přechází do úzkých osténkových černých skvrn. Spodní partie těla jsou bělavé jen hrdlo a vole má nádech rezavé barvy. Přes celý spodek těla od hrdla až ke spodním

ocasním krovkám se táhne výrazné tmavé pruhování. Ocas rezavých samic je rezavě červený a posetý černými příčnými pruhy a bílými skvrnami.

- C) Mláďata: Mláďata mohou být zbarvena na škále od tmavohnědé přes popelavě šedou až k šedohnědé. Mohou být poseta různými skvrnami a páskami rezavé barvy. Jednotlivá pera mají bíle zbarvené okraje. Spodek těla je stejně jako u dospělců bělavý s tmavým pruhováním.

Zobák kukaček je černý se žlutým kořenem spodní čelisti. Žluté jsou pak i nohy a drápy. Duhovka oka je charakteristicky zbarvena oranžovou až jasně žlutou barvou.

Pro rozpoznání kukačky za letu je charakteristický její dlouhý ocas, malá štíhlá hlava a také úzká zašpičatělá křídla. Jak bude zmíněno níže, vzhled kukačky obecné se nápadně podobá krahujci obecnému (*Accipiter nisus*). Od krahujců se v letu kukačka pozná dle toho, že pohybuje zašpičatělými křídly ploše, zatímco krahujec má křídla zakulacená a mává mnohem výrazněji nahoru a dolů. Dobrým vodítkem je také tvar ocasu, který je u krahujce výrazně širší.

Rozměry kukačky obecné se drobně liší napříč populacemi. České populace dosahují těchto rozměrů (Hudec et al., 1983):

Křídlo: ♂ 220-235 mm ♀ 200-228 mm

Ocas: ♂ 164-190 mm ♀ 160-190 mm

Zobák: ♂ 16-23,5 mm ♀ 18-24 mm

Běhák: ♂ 20-25,6 mm ♀ 23-26 mm

Hmotnost: ♂ 103-205 g ♀ 99-145 g

1.2.5 Hlasové projevy

Kromě charakteristického zvuku *kuku*, kterým se samci kukaček ozývají nejčastěji, může zaznít i *kukuku* (zdvojení první slabiky) a to v době páření. Samci se ozývají také voláním *bibibibi* a mláďata zase *cisis* nebo *cirir*. Samice kukaček nicméně také poměrně často vokalizují a to buď výrazným trylkem, nebo několikaslabičným hrubým voláním (Hudec et al., 1983).

1.2.6 Potrava

Kukaččí spektrum potravy je výhradně živočišné. Hlavní složku tvoří housenky např. rodu *Mamestra*, *Phlogophora*, *Pieris*, *Vanessa* atd. Housenky, které kukačky dokážou pozřít, jsou často chemicky chráněné, výrazně ochlupené nebo vybavené žahavými chlupy a vyjma kukačky si s nimi většina ptáků nedokáže poradit. Kromě nich nepohrdnou ani nejrůznějšími brouky, motýly, vážkami, kobylkami, cvrčky, pilatkami, tiplicemi,

pestřenkami, plošticemi, pavouky či červy. Kořist sbírá na zemi i ve větvích stromů a keřů. Mláďata jsou v zásadě odkázána na to, co jim přinesou jejich pěstounští rodiče (housenky, hmyz, měkkýše, červy a někdy bobulovité plody) (Hudec et al., 1983). Kromě toho jsou kukačky občas pozorovány, jak požírají vejce a někdy dokonce i mláďata hostitelských druhů i mimo akt parazitace (Šulc et al., 2020). Hlavní motivací však v těchto případech není pravděpodobně potravní chování, ale iniciace nového hnízdění hostitelů.

1.2.7 Habitatové preference

V České republice se kukačka obecná vyskytuje na celém území. Nejhojněji v nižších a středních polohách, ale nezřídka obsazuje i vyšší polohy (Cepák et al., 2008). Preferuje lesnaté krajiny, ale zaletuje i na louky, pole a do mokřadních porostů. V oblíbené má tedy biotopy, kde se může snadno skrýt, nicméně na tahu se pohybuje i ve zcela otevřené krajině (Hudec et al., 1983). Kukačka je druhem s širokým biotopovým spektrem jak na hnízdíštích tak i zimovištích. Pravděpodobným limitujícím faktorem je výskyt větších chlupatých housenek, které jsou důležitou složkou jejího jídelníčku (Lack, 1968; Davies, 2000). Druhým limitujícím faktorem je výskyt pozorovacích stanovišť, díky kterým může pozorovat hostitele při stavbě hnízda (Payne, 2005) a samozřejmě dostatek hostitelských druhů.

1.2.8 Reprodukční systém

Reprodukční strategie čeledi kukačkovitých jsou velmi odlišné a můžeme u nich pozorovat soliterně hnízdící páry, sociální a skupinově hnízdící jedince, ale také hnízdící parazity. Mnou studovaná kukačka obecná spadá do poslední zmíněné kategorie a je obligátním hnízdícím parazitem – nestaví hnízdo a vykazuje nulovou rodičovskou péči (Payne, 2005).

Parazitické kukačky kladou větší snůšky a mnohem více vajíček za rok než ty neparazitické. Zvýšený reprodukční úspěch není dán větším množstvím vajec v jedné snůšce, ale spíše větším počtem snůšek za sezónu. Tato výhoda je umožněna realokací energie, kterou neparazitické rodiče věnují do stavění hnízda, inkubace, shánění potravy a obrany hnízda. I tak ale parazitická samice vkládá do reprodukce méně energie, než její hnízdící neparazitická příbuzná (Payne, 1974).

Kukačka obecná není monogamní, vyskytují se u ní svazky polygynní ale i polyandrické (Hudec et al., 1983). Polygynie je nejběžnějším typem svazku, při němž se fitness samců s rostoucím počtem oplozených samic zvyšuje. Samci obhájí teritorium, ve kterém je několik samic. Pokoušejí se monopolizovat samice, navzájem se odhánějí a samice, které oplodnili, hlídají, aby si zajistili jistotu paternity (Payne 2005).

Oblasti, kde samice klade vajíčka, se zpravidla nepřekrývají s teritoriem samce (Payne, 2005). Velikostně mohou dosahovat zhruba od 20ha do 170ha a většinou zahrnují hnízda více druhů potenciálních hostitelů. Přesto se samice specializuje vždy jen na jeden druh (Davies, 2000). V případě, že je v dané oblasti vysoká hustota parazitujících samic, stávají se tyto teritoriálními stejně jako samci a vyhánějí své konkurentky a to i v případě, že druhá samice mimetizuje vajíčka jiného druhu (Payne, 2005). Samice mezi sebou také bojují o hnízdící oblasti, ve kterých je největší zásoba potenciálních hnízd k parazitaci – protože čím více hostitelů, tím více vajíček může samice naklásť. Většinou se ale oblasti samic překrývají a nejvíce vajíček klade dominantní samice. V případě, že zemře, přebírá po ní hnízda samice v hierarchii řadící se dominancí pod ní (Davies, 2000). Byl popsán případ velmi masivně parazitované populace rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) v oblasti středního Maďarska, kde bylo ze všech parazitovaných hnízd 64% hnízd s jedním parazitickým vajíčkem, 23% se dvěma, 10% se třemi a 3 % hnízd obsahovala dokonce 4 parazitická vejce (Moskát & Honza, 2002). Tato pozorování značí o nevybíravosti samic v případě omezených hnízdních příležitostí a zároveň ukazuje, že dominance ne vždy bezpečně určuje přednost kladení a teritorialitu jednotlivých samic.

Námluvy mezi samcem a samicí začínají bublavým zvukem vydaným samcem. Chování během toku odpovídá běžnému chování mnoha druhů ptáků a skládá se z natáčení těla, lehkého otevírání křídel, natřásání, kývání ocasem a hlavou a podobně. Samec někdy může přinést samičce v zobáku kousek vegetace jako dárek, což je zajímavý pozůstatek chování normálně hnízdících ptáků. Stavební materiál je zřejmě i pro kukačku cenným/zajímavým objektem. Ke kopulaci dochází na větvi stromu a zpravidla až po naklazení jednoho neoplozeného vajíčka samičkou. Oploženo je tedy až vajíčko druhé, které je nakladeno o den a půl později (Wyllie, 1981).

1.2.8.1 Snášení vajec

Kukačka obecná snáší vajíčka v období mezi květnem a červencem. Doba snášení se ale řídí dle začátku a délky hnízdění druhu, který parazituje. Klade zpravidla jen jedno vajíčko do každého hostitelského hnízda (Hudec et al., 1983). Na druhou stranu je ale za rok schopna parazitovat 8 - 25 hnízd (Chance, 1922). Klazení probíhá nejčastěji do neúplné hostitelské snůšky (53%), nezřídka ale i do hotové a dokonce již zahříváné (36%) snůšky (Čapek, 1896). Samotné snesení vajíčka je velmi nenápadné a rychlé a trvá i méně než 10 sekund. Hned po naklazení samice odlétá, aby snížila pravděpodobnost spatření hostitelem (Payne, 2005). Bylo dokázáno, že při spatření samice kukačky u hnízda

hostitelem, vzrůstá pravděpodobnost odmítnutí parazitického vejce nebo opuštění hnízda, proto je pozorování hostitelských jedinců, kladení odpoledne a velmi krátká doba kladení adaptivní strategií snižující míru odmítání parazitických vajec (Davies & Brooke, 1988; Moksnes & Røskaft, 1989)

Před samotným snášením, které probíhá většinou odpoledne nebo v ranních hodinách, samice pozoruje vybraného hostitele. Tímto pozorováním je za prvé spuštěna ovulace a za druhé ji pozorování umožňuje synchronizovat kladení s hostitelem a také odpozorovat zvyklosti hostitele. To umožňuje načasovat parazitaci tak, aby ji budoucí adoptivní rodič na svém hnízdě nepřistihl (Moskát & Honza 2000; Alvarez, 2008). Dalším přizpůsobením, kterým se kukačka snaží zvýšit naděje vajíčka na přežití je vyhození několika vajec hostitele. Nejčastěji je to jen jedno, někdy více a někdy dokonce všechna (Čapek, 1896). Někdy odstraní samice vejce z hnízda s předstihem, až jeden den před samotným kladením (Rey, 1892). Velmi výjimečné, ale zaznamenané jsou případy, kdy z hnízda odstraní již vylíhlá mláďata a pak snese svá vejce. Vajíčka odstraňuje tím, že je vezme do zobáku, kus s nimi poodlétne a tam vajíčko upustí (Hudec et al., 1983). Druhou možností je, že samice sedí na okraji hnízda a vajíčka polyká (Payne, 2005).

Kukačka sežere v průměru 1,5 hostitelského vejce při příležitosti kladení vlastního vajíčka do hnízda (Davies & Brooke, 1988). V práci Moksnes et al. (2008) bylo navrženo několik teorií vysvětlujících toto chování.

- (1) Snaží se oklamat hostitele, aby si na základě počtu vajec nevšiml, že byla jeho snůška parazitována.
- (2) Předchází situaci, kdy některé z vajec nebude úspěšně inkubováno z důvodu nadměrné velikosti snůšky.
- (3) Snižuje počet vajec a tím pádem i úsilí, které bude muset vynaložit její potomek na vyhození hostitelských vajec (popř. mláďat).
- (4) Vajíčka žere jako výživný zdroj potravy.

Samice kukaček ale predují i hnízda, která neparazitují (Wyllie, 1981). Důvody tohoto chování jsou opět navrženy v práci Mosknes et al. (2008).

- (1) Tato hnízda již dosáhla stadia, ve kterém jsou nevhodná k parazitaci. Destrukci snůšky kukačka donutí hostitele k tvorbě nového hnízda, které by mohla parazitovat.
- (2) Snaží se tak zamezit jiným kukačkám, aby parazitovaly hnízda v jejím teritoriu.
- (3) Predací získává výživnou potravu.

Jednotlivé hypotézy jsou podporovány různými experimentálními studiemi a pravděpodobně mohou platit zároveň. Moksnes et al. (2008) navrhuje, že predace je kukačkou prováděna především za účelem získání živin z vajíček. Fakt, že kukačka většinou sežere jen část snůšky a nějaká vajíčka ponechá nedotčená, vysvětlují autoři tím, že částečně predované hnízdo umožňuje kukačce následný návrat a parazitaci v případě nutnosti.

Kukačky většinou pozorují hnízdo hostitelského jedince po několik dnů ještě před samotnou parazitací snůšky, protože potřebují vhodná posedová stanoviště. Dle výzkumu provedeného na parazitované populaci pěvce ryšavého (*Cercotrichas galactotes*) kukačky parazitují častěji hnízda, v jejichž blízkosti se nacházejí stromy (Alvarez, 2008). Tento fakt potvrdila též studie provedená na rákosnicích obecných (*Acrocephalus scirpaceus*), ve které byly pomocí mnohonásobné diskriminační analýzy analyzovány vlastnosti hnízd, které nejvíce ovlivňují parazitaci. Prokazatelný efekt měly dva faktory – „vzdálenost hnízda od posedového místa“ a „viditelnost hnízda“ (Moskát & Honza, 2000). Hostitelé se tomuto faktu přizpůsobili a bylo prokázáno, že větší hustoty hnízdění jsou v místech vzdálenějších od stromů, či jiných posedových stanovišť. V těchto vzdálenějších hnízdních lokalitách také ptáci začínají snášet dříve a jejich vajíčka jsou prokazatelně větší v porovnání s jedinci hnízdícími v blízkosti stromů (Øien et al., 1996).

Nejvýhodnější jsou pro kukačky taková místa, která jim umožní přehlédnout několik hostitelských hnízd najednou (Clarke et al., 2001). Tím pádem jim příliš nevyhovují husté lesy, protože vysoká hustota stromů znemožňuje dobrý výhled. Ideálním stanovištěm je tedy otevřený les, nebo oblasti s roztroušenými stromy (Moskát & Honza, 2000).

„*Spatial habitat structure hypothesis*“ je teorie formulovaná v práci Røskoft et al., (2002a), která říká, že prostorové rozložení populací silně ovlivňuje evoluci mezi hostitelem a parazitem. Je založena na předpokladu, že hnízdní parazité využívají stromy v okolí hnízd hostitelů a to z důvodů výše zmíněných. Populační dynamika mezi parazitem a hostitelem (míra parazitismu, mimikry parazitických vajec, odmítání cizích vajíček atd.) závisí na tom, zda všechny populace parazitovaného druhu hnízdí v blízkosti stromů, nebo zda některé z populací hnízdí v otevřených prostorech a jiné v blízkosti stromů. Kukačky jsou nejlépe adaptované právě k parazitaci populací, které v blízkosti stromů hnízdí. Tok genů v částečně parazitované a neparazitované populaci zpomaluje vývoj adaptací proti parazitaci u hostitelů. Populace, hnízdící v habitatech vzdálených od stromů by měly vykazovat stoprocentní přijímání parazitických vajec. Ty, které hnízdí zhruba z padesáti procent v blízkosti stromů a z padesáti procent ve větší vzdálenosti, by

také měly zhruba v padesáti procentech případů parazitismus odhalit a vejce odmítnout. Populace hnízdící v blízkosti stromů, které jsou tedy pod silným predačním tlakem by měly parazitické vejce odmítnout ve většině případů.

Pro parazitaci kukačkami jsou nevhodné druhy hnízdící v dutinách. Nicméně jedinci takovýchto duhů, kteří v dutině nezahnízdili, by teoreticky mohli být potenciálními vhodnými hostiteli. V tom případě by se v míře odmítání měli chovat obdobně jako populace hnízdící ve větší vzdálenosti od stromů – neměli by tudíž parazitaci odhalit a vajíčko přijmout (Røskaft et al., 2002a). Stejně výsledky přinesla i studie Welbergen & Davies (2012), která říká, že hostitelé používají k zjištění parazitismu jak přímá vodítka (přítomnost a aktivita samice kukačky v okolí jejich hnízda), tak vodítka nepřímá (vzdálenost vhodných posedových míst v okolí jejich hnízda) a dle nich pak modifikují nákladné obranné strategie proti parazitismu.

Proti těmto předpokladům nicméně mluví výsledky studie Moksnes et al. (2008), které byly zjištěné nahráváním 56 hnízd rákosníka obecného v době hnízdění. U čtrnácti z nich byla pozorována parazitace kukačkou. Závěry těchto pozorování jsou následující: (1) Kukačky se při hledání hostitelského hnízda neřídí pouze aktivitou hostitelů. Ta ale může být dobrým vodítkem k nalezení. (2) Kukačky neparazitují v odpoledních hodinách, z důvodu snížení pravděpodobnosti detekce na hnízdě (odpoledne hostitelé na hnízdě méně přítomni), ale spíše z jiných důvodů (delší čas k nalezení hnízda, ujištění, že parazituje až po naklazení vajíčka hostitelem, zkrácené časové nároky na inkubaci u vajíčka ponechaném v kloace celý den). (3) Navzdory doloženému faktu zvýšené pravděpodobnosti odmítnutí vajíčka v případě přistižení kukačky hostitelem na hnízdě (Davies & Brooke, 1988; Moksnes & Røskaft, 1989) samice často kladla za přítomnosti hostitelů. (4) Samice kukačky trávila při kladení na hnízdě mnohem delší dobu než běžně udávaných 10 sekund (Wyllie 1981, Davies & Brooke 1988), v průměru to bylo 58 sekund, maximální naměřený čas byl dokonce 158 sekund (Moksnes et al., 2008).

1.2.9 Barevné mimikry dospělců kukaček

Jak je zjevné z předchozích odstavců, kukačka často tráví v blízkosti hostitelova hnízda mnoho času. U mnoha druhů hostitelů se vyvinula obranná strategie proti parazitaci a sice zahánění dospělé kukaček z okolí svého hnízda. Předpokládá se, že adaptací kukaček proti tomuto zahánění je jejich vzhled. Jak již bylo zmíněno, dospělé samice kukaček se vyskytují ve dvou barevných variantách – rezavé a šedé. Šedá forma je vzhledem nápadně podobná krahujci obecnému a rezavá zase poštolce obecné (*Falco tinnunculus*) (Voipio,

1953), což jsou oba druhy dravců představující pro většinu drobných pěvců nebezpečí. Výskyt rezavé nebo šedé formy je pravděpodobně adaptací negativně závislou na hustotě. Výhodné je to zbarvení, které není v dané oblasti tak časté, a proto neznalými pěvci hůře rozpoznatelné (Payne, 1967).

Běžně je tato vzhledová podobnost dravcům označována jako Batesovské mimikry vytvořené jako obranná strategie v „závodu ve zbrojení“ mezi kukačkou a jejími hostiteli, které tvoří další (respektive první) stupeň ochrany kukačky. Kukačky jsou krahujci podobné ve velikosti a tvaru těla (protáhlé tělo s dlouhými křídly a ocasem), v opeření (nahnědlý či našedivělý hořejšek těla a světlejší pruhovaný podbřišek) a také v přímém a rychlém letu. Experimentální práce do velké míry potvrzují, že podobnost mezi kukačkou a dravci je ptáky vnímána (Davies & Welbergen, 2008; Welbergen & Davies, 2011; Trnka & Prokop, 2012; Trnka et al., 2012).

Bylo navrženo několik teorií, které by vysvětlovaly vznik této podobnosti. Teorie *konvergentní evoluce* říká, že kukačky i krahujci si mohli vyvinout dané zbarvení nezávisle na sobě, aby se ochránili před rozpoznáním a nalezením jejich obětmi. Druhá teorie předpokládá, že podobnost krahujci si kukačky vytvořily jako adaptivní obranu a slouží jako mimikry ale ne proti napadání hostiteli, ale proti útokům krahujců. Kukačky, které často posedávají před parazitací na větvi, kde sledují hostitele, jsou totiž často vystaveny útokům krahujců (Wallace, 1889). Třetí teorie předpokládá, že tyto mimikry odrazují jejich hostitele od útoků a agresivního chování a tím kukačkám usnadňují parazitaci (Craib, 1994). Čtvrtá teorie naopak předpokládá, že by podobnost mohla sloužit k vyvolání útočné a agresivní reakce ze strany hostitelů, které by kukačkám umožnilo lokalizaci potenciálního hnízda k parazitaci (Rothstein, 1990; Craib, 1994).

Experimentálně bylo zjištěno, že rákosník obecný rozeznává u svého hnízda kukačku od krahujce, kukačku často zavražďuje a občas zaútočí, ale krahujce se obává napadnout (Duckworth, 1991). Davies & Welbergen (2008) provedli pokus na sýkoře koňadře (*Parus major*) a sýkoře modřince (*Cyanistes caeruleus*), které nemají historickou zkušenost s parazitací kukačkou, protože hnízdí v dutinách příliš malých na to, aby mohly být kukačkami parazitovány. Zároveň jsou dospělci obou sýkor často predováni krahujcem. Sýkorám byly na krmítku prezentovány atrapy krahujce a kukačky. Jako negativní kontroly byly vybrány hrdlička zahradní (*Streptopelia decaocto*) a čírka obecná (*Anas crecca*). Byla zkoumána návštěvnost krmítka sýkorami, která se prokazatelně lišila mezi kontrolními druhy (sýkory pokračovaly v návštěvách krmítka) a atrapami krahujce a kukačky (krmítko opustily a nenávštěvovaly ho během a zároveň i nějakou dobu po

vystavení obou atrap). Překvapivým výsledkem byl fakt, že sýkory reagovaly nepřítomností také na kukačku, která pro dospělé reálně nebezpečná není (Příloha 2). Autoři shrnují, že pozorované reakce na kukačku jsou zapříčiněny její podobností krahujci. Po aplikaci modifikované atrapy kukačky bez pruhovaného břicha se sýkory obávaly mnohem méně a chovaly se k ní spíše jako k neškodným druhům. Zároveň se ukázalo, že není pruhované břicho jediným znakem, který zajišťuje podobnost krahujci – k atrapě krahujce bez pruhování a s pruhováním se totiž sýkory chovaly stejně a zároveň byla pozorována velmi slabá reakce na atrapu hrdličky s pruhovaným břichem (Příloha 3). Z toho vyplývá, že podobnost je dána kombinací několika znaků. Výsledky jasně ukazují, že sýkory (druhy, které nejsou kukačkami parazitovány) zaměňují kukačku s krahujcem. To podporuje teorii, že podobnost byla vytvořena jako evoluční obrana kukaček k usnadnění hnízdní parazitace (Davies & Welbergen, 2008).

Teorii Batesovských mimikry zpochybnili ve své studii Trnka et al. (2012). Prováděli pokusy na rákosníkovi velkém, v blízkosti jehož hnízd vystavovali atrapy kukačky, krahujce a jako negativní kontrolu použili hrdličku divokou (*Streptopelia turtur*). Rákosníci zřetelně rozlišovali kukačku i krahujce od neškodné hrdličky. Nicméně při současné prezentaci kukačky i krahujce rodiče napadali prokazatelně více atrapu kukačky. Tento fakt značí, že rákosníci dokázali rozeznat kukačku od krahujce, což by značilo, že vytvořené Batesovské mimikry jsou neúspěšné. Nicméně faktem zůstává, že pokusovaný druh rákosníka velkého je silně agresivním druhem a svá hnízda brání velmi usilovně ve všech případech (Trnka & Prokop, 2012).

Podobnost krahujci, který je běžným predátorem dospělců malých pěvců, tedy zabraňuje hostitelům v agresivních útocích na kukačku, a tím usnadňuje kukačkám přístup do hnízda a zefektivňuje parazitaci (Welbergen & Davies, 2011). Hledáním klíčových znaků tvořících tuto podobnost se zabývalo několik studií. Trnka et al. (2012) provedli experiment spočívající v expozici vycpaných atrap u hnízd silně agresivního hostitele rákosníka velkého. Byla použita atrapa kukačky, hrdličky a tři atrapy složené kombinací částí těl těchto druhů. Výsledky ukazují, že klíčovým rozpoznávacím znamením je žluté kukaččí oko. Má signifikantně větší význam než pruhované břicho, které je široce zmiňovaným rozpoznávacím znakem. Velký význam přítomnosti „dravčího oka“ je dán ekologickým kontextem. Právě oko je totiž vidět, když hostitel zahlédne útočníka shora. Pokud ale přilétá zdola, je i pruhované břicho důležitým poznávacím znakem a výsledky studie ho prokázaly jako signifikantní, i když s malým efektem (Trnka et al., 2012). Důležitost pruhovaného břicha dokládá také studie provedená Welbergenem a Daviesem

v roce 2011. Na rákosníku obecném byl zkoumán rozdíl v agresivitě proti kukačce s pruhovaným břichem a s břichem jednobarevně světlým. Rákosníci se chovali méně agresivně k „pruhovaným kukačkám“, což autoři vysvětlují jako strach před údajným predátorem (Welbergen & Davies, 2011).

Zda je podobnost mezi rezavou formou kukačky a poštolkou také evolučně vytvořenou výhodou, nebo zda představuje rezavá forma pouze alternativní fenotyp a nemá žádný hlubší důvod, experimentálně zjišťovala studie provedená Trnkou et al. v roce 2015. Experimenty byly prováděny na dutinově hnízdících druzích vrabce domácího (*Passer domesticus*) a vrabce polního (*Passer montanus*). Oba druhy jsou parazitováni z důvodu dutinového hnízdění velmi zřídka, a proto u nich nemohla proběhnout koevoluce s kukačkami. Na druhou stranu jsou to druhy náchylné k predaci dravci (z důvodu hledání potravy v otevřených prostorech, hlavně na zemi). Byly testovány reakce vrabců na atrapy rezavé i šedé formy kukačky obecné, krahujce, poštolky a hrdličky zahradní. Výsledky opět potvrdily hypotézu mimikry krahujce, ale zamítly hypotézu mimikry poštolky. Vrabci reagovali podobnou intenzitou na kukačku šedou a krahujce a zároveň shodně ignorovali kukačku rezavou a hrdličku. Intenzita reakce klesala od krahujce, přes kukačku šedou, kukačku rezavou až k hrdličce. Reakce na poštolku se podobaly spíše reakcím na kukačku šedou a krahujce, než na kukačku rezavou a hrdličku. Dle výsledků je tedy rezavá forma zbarvení dána geneticky a je pouze neadaptivním alternativním fenotypem (Trnka et al., 2015).

1.2.10 Spektrum hostitelů

Hostitelem kukačky nemůže být každý druh. Vhodnost je striktně dána biologickými i ekologickými faktory. Mezi ně patří hnízdní sezóna, konstrukce hnízda, zda bude mládě hostitelem přijato, jestli může být úspěšně inkubováno a následně odchováno, zda vyhovují nároky na potravu (preferována je hmyzí strava, kterou kukaččí mládě potřebuje) (Seel & Davies, 1981; Røskaft et al., 2002b). Neposlední roli hraje také hustota a prostorové rozložení populace daného druhu (Payne, 1977b; Sealy, 2002).

Na celém světě bylo zaznamenáno asi 125 druhů ptáků parazitovaných kukačkou obecnou. V Evropě kukačky parazitují 11 druhů často a zhruba 11 dalších druhů je parazitováno občasně (Wyllie, 1981). Druhy parazitované kukačkou obecnou jsou zpravidla malí a drobní pěvci – velikostí těla je přesahuje často několikanásobně. V České republice jsou to nejčastěji červenky obecné (*Erithacus rubecula*), rehkové zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*), konipasi bílí (*Motacilla alba*), budníčci lesní (*Phylloscopus*

sibilatrix), pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), pěnice slavíkové (*Sylvia borin*) a rákosníci obecní. Méně hojnými hostiteli jsou strnad obecný (*Emberiza citrinella*), pěnice hnědokřídlá (*Sylvia communis*) i pokřovní (*S. curruca*), rákosník velký, rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*), konipas horský (*Motacilla cinerea*) a budníček větší (*Phylloscopus trochilus*) (Hudec et al., 1983).

Obecně přijímaným faktem je, že samice kukačky obecné se specializuje vždy jen na jeden druh hostitele (Chance, 1922; Marchetti et al., 1998; Gibbs et al., 2000). Je jí ten, kterým byla ona sama vyvedena. Tato informace se přenáší pravděpodobně imprintingem (Brooke & Davies, 1991; Teuschl et al., 1998). Gibbs et al. (2000) ve svém článku uvedl, že samice se v podstatě rozdělují do skupin, po jejichž linii (v mitochondriální DNA) se informace o hostitelském druhu přenáší. Samci, kteří se páří se samicemi napříč těmito liniemi, pak zajišťují, aby nedošlo ke speciaci kukaček na mnoho druhů. Samice tedy klade vajíčka napodobující vzhledem právě tohoto hostitele, aby zvýšila šanci na úspěšné přijetí vajíčka. Pokud by snesla do hnízda jiného druhu, vajíčko by se vzhledem velmi lišilo a bylo by pravděpodobně odmítnuto, čímž se evolučně zamezuje specializaci na více hostitelů (Hudec et al., 1983).

Jak ale samice kukačky hnízdo „svého“ druhu nalézá? Na tuto otázku existuje pět potenciálních vysvětlení (Vogl et al., 2002):

- (1) Dědičnost – informace je předávána dědičně z generace na generaci.
- (2) Imprinting hostitele - mládě kukačky si pomocí imprintingu zafixuje hostitele, které vychovali jí a tyto parazituje i ona (Brooke & Davies, 1991).
- (3) Vrozená filopatrie - kukačky se vrací na své rodné lokality, ve kterých parazitují náhodně vybrané hostitele (Brooke & Davies, 1991).
- (4) Výběr hnízdiště - kukačka si vybere druhy s podobnými vajíčky hnízdící v podobných habitatech a ty parazituje (Wyllie, 1981; Moksnes & Røskaft, 1995).
- (5) Imprinting habitatu – mládě kukačky si pomocí imprintingu zafixuje znaky habitatu, ve kterém vyrůstá a pro parazitaci si v dospělosti vybírá hnízda, která najde v habitatu se stejnými charakteristikami. V takovém případě je poměrně velká šance, že bude parazitovat právě druh, který vyvedl i ji samotnou (Teuschl et al., 1998).

Žádnou z teorií nemůžeme prokazatelně zamítnout ani potvrdit, ale pro tu poslední existují experimentálně ověřená data ze studie Teuschl et al. (1998), pro jejichž získání

bylo v zajetí vychováno sedm kukaček. Každá v jednom z pěti od sebe se lišících habitatů a následně po dosažení dospělosti byly tyto kukačky podrobeny experimentům ukazujícím jejich habitatové preference. V každém z habitatů byl pár zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*), který představoval potencionální hostitele. Zkoumané kukačky trávily prokazatelně více času obhlížením jim známého habitatu, než těch ostatních. A co více, doba strávená ve známém habitatu pozitivně korelovala s dobou strávenou v daném habitatu při výchově (Teuschl et al., 1998). V roce 2002 byla provedena následná studie, která teorii habitatového imprintingu studovala pomocí radiotelemetrie ve volné přírodě. Výsledky teorii podpořily, avšak zároveň nevyloučily roli hostitelské specifity samic kukaček (Vogl et al., 2002).

1.2.10.1 Primární a sekundární nevhodnost hostitele

Teoreticky rozlišujeme dva typy nevhodných hostitelů. *Primární nevhodnost* hostitele je dána tím, že kukačka není prakticky schopna vajíčko do hnízda naklást, popř. hostitel jinak nevyhovuje biologickým a ekologickým nárokům kukačky. Např. sýkora modřinka hnízdí v dutinách s malým otvorem, kam se samice kukačky nedostane a pokud se jí to u otevřenějších hnízd povede, tak je mládě kukačky v době, kdy by bylo schopné z hnízda vylétnout, natolik velké, že se z hnízda nedostane. *Sekundární nevhodnost* je zapříčiněna koevolucí mezi parazitem a hostitelem, v průběhu níž si hostitel vytvořil silnou obranu proti parazitovi a ten byl nucen od jeho parazitování upustit. Příkladem je pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), která byla hojným hostitelem, ale vytvořila si velmi přesnou schopnost rozpoznávání a odmítání vajec a nad to ještě vysokou míru agresivity při obraně svého hnízda (Grim, 2012).

Zásadním rozdílem je, že mezi primárně nevhodnými hostiteli nikdy neproběhla a nebude probíhat koevoluce parazit-hostitel (interakce končí okamžitě zánikem parazita). U sekundárně nevhodných hostitelů koevoluce již probíhala a může proběhnout znovu, protože mechanismy obrany hostitele se působením evoluce v populaci pravděpodobně oslabí, či vymizí úplně, což umožní parazitovi opět obsadit takto uvolněnou niku (Grim, 2012).

Grim et al. (2014) však nesouhlasí se striktním rozdělováním hostitelů na vhodné a nevhodné. Jako příklad udávají právě sýkory (Paridae), které jsou v literatuře popisovány jako učebnicový příklad nevhodnosti hostitele a tudíž jako druh s velmi nízkou parazitací. Autoři provedli široký průzkum dostupné literatury, na jehož základě prohlašují, že přestože jsou sýkory jen ojediněle parazitovaným druhem, jsou schopny úspěšně odchovat

mládě kukačky. Také předkládají domněnku, že nízká čísla pozorované parazitice tohoto druhu jsou dána tím, že se výzkumy provádějí spíše na populacích sýkor hnízdících v člověkem vytvořených budkách s malým vstupním otvorem. Sýkorami využívané hnízdní otvory v přírodě jsou často mnohem širší, na druhou stranu ale těžko nalezitelné, a proto zřídka studované. Sýkory také poměrně často hnízdí mezi větvemi, ve skalních otvorech, ve zbytcích hnízd po drozdech a kosech, nebo v hnízdech vytvořených na zemi. Tyto lokality jsou pro kukačku snadno dostupné. Informace získané výzkumem literatury Grim et al. zahrnují 16 opeřených kukaččích mlád'at vychovaných sýkorou koňadrou, 2 opeřené a 2 neopeřené u sýkory modřinky a 1 neopeřené u sýkory parukářky (*Lophophanes cristatus*) a zároveň jeho vlastní pozorování kukaččího mláděte, které bylo úspěšně odchováno dospělcem sýkory koňadry a bylo vyvedeno ve stáří 20 dnů (což zhruba odpovídá běžné době). Proti Grimově domněnce rozšířenější parazitace sýkor se staví fakt, že sýkory nemají vyvinutou jakoukoli schopnost rozpoznání cizího vejce ve své snůšce. Naopak ve většině případů přijmou všechna vajíčka (Davies & Brook, 1989a; Davies & Brook, 1989b). Nicméně tato schopnost se v průběhu evoluce mezi parazitem a hostitelem může postupně vytrácet a znovu objevovat (Grim, 2012; Thorogood & Davies, 2013).

Hostitelé kukačky vykazují určité společné znaky, které je předurčují k tomu být parazitovanými (tvar hnízda, doba hnízdění a snášení, spektrum potravy mlád'at, dobře dostupná hnízda atd.). Neobjasněným faktem ale zůstává, proč kukačka některé druhy, které všechny tyto aspekty splňují, v podstatě neparazituje, popřípadě parazituje jen zřídka. Příkladem jsou evropští zástupci drozdů (rod *Turdus*) – konkrétně kos černý (*T. merula*), drozd zpěvný (*T. philomeos*), drozd kvíčala (*T. pilaris*), drozd cvrčala (*T. iliacus*), drozd brávník (*T. viscivorus*) a kos horský (*T. torquatus*). Všechny tyto druhy se vyznačují (na rozdíl např. od pěnkavy, která je velmi hojným hostitelem) dobře dostupnými a hlavně velmi snadno nalezitelnými hnízdy, která jsou v lese nepřehlédnutelná. Přesto se kukaččími hostiteli stávají jen ojediněle (Grim, 2012).

1.2.11 Kukaččí vejce

Kukačky mají poměrově ke svému tělu vajíčka malá. V tomto ohledu je kukačka výjimkou mezi hnízdními parazity, u kterých tato disproporce není zpravidla nijak výrazná (Payne, 2005). Pro představu, vajíčko kukačky váží v průměru 3,4 g. Neparazitická kukačka podobné velikosti naproti tomu klade vejce vážící okolo 10g (Davies, 2000). Velikost vajíčka kukaček je výsledkem evolučního „závodu ve zbrojení“ mezi parazitem

a hostitelem. Payne (1974) ve své studii uvedl, že vajíčka parazitických kukaček jsou menší než těch neparazitických, nakladené podobně velkými samicemi. Důvodem by mělo být širší spektrum hostitelů v této velikostní kategorii, čímž si kukačky rozšiřují příležitosti k parazitaci. Velikost vajíčka je adaptačně uzpůsoben tak, aby souhlasila s velikostí vajíček hostitelů, kteří jsou v parazitované populaci nejhojnější (Payne, 1974). Snášením malých vajíček kukačky zvyšují šanci přijetí vajíčka hostitelem a za druhé tím umožňují úspěšnou inkubaci (malý dospělec by velké vajíčko vyseděl jen těžko). Pravdivost prvního důvodu je podpořena též studií, která ukázala, že hostitelé častěji odmítají cizí vejce, která jsou větší než ta jejich vlastní (Davies & Brooke 1988). To je ale v rozporu s údaji, které uvádí Davies (2000), který říká, že velikost není pro hostitele nejdůležitějším diskriminačním znakem (tím jsou barva a vzory). Hostitelé tolerují i mírně větší vejce, což je pro kukačky výhodnou strategií, kterou mohou mláděti poskytnout větší sílu k vyhození hostitelských vajec (Davies, 2000).

Co kukaččímu vejci chybí do velikosti, to dohání pevností skořápky, která je v porovnání se skořápkou hostitele pórovitá a silnější. Vajíčka kukaček jsou z toho důvodu výrazně těžší než vajíčka hostitelů (Hudec et al., 1983). Pevnost není dána tloušťkou skořápky (to platí pro rod *Clamator*), ale vyšší hustotou skořápky. Důvody pro tuto adaptaci jsou dva. Prvním důvodem je, že z vyšší hustoty vyplývající zvýšená hmotnost stěžuje hostiteli odmítnutí a zbavení se parazitického vejce. Tuto teorii podporují nálezy celých kukaččích vajec pod hnízdy. Hostitelé vyhazují vajíčka buď vykulením z hnízda, nebo uchopením do zobáku a vyhozením. Nejjednodušší je však třetí způsob – nejprve do vajíčka udělat otvor (čímž se výrazně sníží jeho hmotnost) a až následně vajíčko vyhodit. Pevná skořápka zabraňuje právě tomuto ulehčení, a proto menším hostitelům, kteří nezvládnou vyhodit nepoškozené vejce, nezbyde nic jiného než vajíčko v hnízdě nechat (Davies, 2000). Omezené možnosti drobných hostitelů ukazují také Antonov et al. (2008). Přestože drobní hostitelé jako sedmihlásek šedý (*Iduna pallida*) prokazatelně rozpoznají cizí vejce, jsou nuceni ho přijmout, protože nemají dostatek síly těžké vejce z hnízda vyhodit. Druhá teorie říká, že pevná skořápka jednoduše chrání vajíčko před poškozením. Buď během samotného kladení, nebo při následném možném kladení dalšího vajíčka hostitelem (popřípadě další kukačkou při násobném parazitismu, který není u kukaček velkou výjimkou) (Davies, 2000).

Další zbraní, kterou kukačky používají k oklamání hostitele, je vzhled vajec. Moksnes & Røskaft (1995) zkoumali 12 000 vajíček drobných evropských pěvců z různých muzejních sbírek. Všechna tato vajíčka patřila do snůšek, které byly

parazitovány kukačkou, a byla v nich nalezena kukaččí vejce. Porovnání prokázalo podobnost kukaččího vajíčka hostitelskému v barvě, objemu a také v počtu a procentuálním zastoupení skvrnění. Bylo prokázáno, že mimikry vajec jsou tím dokonalejší, čím schopnější jsou hostitelé v poznávání svých vajec (Brooke & Davies, 1988). Byla ale vyslovena i teorie tzv. „*super-normálního vejce*“. Spočívá v tom, že hostitel přijme raději o něco málo větší a výrazněji zbarvené vajíčko, než jeho vlastní prostě proto, že mu přijde atraktivnější (Davies, 2000). Faktem ale zůstává, že mimetická vajíčka mají větší šanci na přijetí hostitelem než vajíčka vzhledem odlišná (Moskát & Honza, 2002). Na přijetí má největší vliv právě míra podobnosti, ale nezanedbatelný efekt má také přistižení dospělé kukačky na hnízdě nebo v blízkosti hnízda, což prokazatelně zvyšuje míru odmítání vajíček. Efekt se ještě zvyšuje přidáním kukaččího volání (Bártol et al., 2002). Tento jev se označuje jako „*stimulus summation*“ – podněty se sčítají a dohromady dosáhnou dostatečné intenzity, aby zapříčinily odmítnutí parazitického vajíčka (Moksnes et al., 1993).

1.2.12 Kukaččí mládě

Inkubace kukaččího vajíčka hostitelem trvá většinou dvanáct dní a mladá kukačka se zpravidla vyklubá z vajíčka jako první v hnízdě (Hudec et al., 1983). Inkubace po dvanáct dní je opět velmi krátká doba, na tak velký druh. Je to způsobeno tím, že vejce je často předinkubováno v těle samice a to po dobu 24 hodin při teplotě těla 40°C. V hnízdě přitom probíhá inkubace pouze při 36°C. Při zohlednění o 4°C vyšší teploty při inkubaci tak získává mládě kukačky náskok celých 31 hodin (Birkhead et al., 2010). Mláďata kukaček jsou altriciální (po vyklubání bezbranné, s nevyvinutými smysly a termoregulací) a nidikolní (neschopná shánět si vlastní potravu a závislá na krmení rodiči). Přesto mládě kukačky ve stáří asi 10 hodin svým tělem odstraní zbylá vajíčka nebo již vylíhla mláďata z hostitelského hnízda. Provádí to pomocí zad a neopeřených křídel tak, že se pod vajíčka podsune, dostane je na plochá záda a pozpátku ho tlačí, než se mu povede překulit ho přes okraj hnízda. Pomáhá si při tom křídly a hlavou. Postupně tímto způsobem vyhodí úplně všechno, co zbylo v hnízdě po předešlém redukčním zásahu samice při kladení. Mládě si tak dělá místo pro své velké tělo a zajišťuje si, že veškerá následná rodičovská péče a krmivo bude určeno pouze jemu. Pro vyhození z hnízda musí mít ale kukaččí mládě příznivé podmínky. Pokud je konstrukce hnízda nevyhovující (příliš hluboká kotlinka, strmé stěny atd.) není schopné se konkurence zbavit a hostitelská mláďata se normálně vylíhnou a pokud nejsou konkurencí kukačky omezena příliš, mohou být i vyvedena

(Hudec et al., 1983; Payne, 2005). O vyhození konkurenčních mláďat se musí postarat kukaččí mládě samo. Kdyby vyhazovala samice a v hnízdě zbylo jediné vajíčko, hostitelé by toto hnízdo s největší pravděpodobností opustili. Jen zřídkakdy ale rodiče opustí již vylíhlé mládě, přestože je v hnízdě jediné (Davies & Brooke, 1988).

Je záhadou, proč hostitelé poměrně běžně odmítají cizí vajíčka, ale neodmítnou vylíhlé mládě, jehož rozdílnost a „divnost“ se nám zdá do očí bijící. Existují tři teorie vysvětlující tuto záhadu.

- 1) Schopnost rozpoznání vajíček je evolučně výhodným a selektovaným znakem, protože umožňuje hostitelům odhalit parazitaci v rané fázi, kdy ještě mají šanci zachránit svůj hnízdní potenciál dané sezóny (odmítnutím „divného“ vajíčka, nebo dezercí celé snůšky a následným opětovným zahnízděním). V případě již vyklubaného mláděte tato výhoda neplyne a na nové zahnízdění v té době bývá už pozdě (Davies & Brooke, 1988).
- 2) Poznat vajíčka je jednodušší úkon, než se naučit poznávat mláďata. Vajíčka jsou neměnná a všechna si odpovídají velikostí, tvarem a celkovým vzhledem, je tedy snadné je porovnat. Naopak mláďata mohou být ve vzhledu variabilní a hlavním problémem je, že se neustále mění. To může být nad rozpoznávací schopnosti běžných druhů pěvců (Davies & Brooke, 1988).
- 3) V případě, kdy by došlo k naučení a zafixování rozpoznání cizího mláděte, by měli problém ti rodiče, kterým byla parazitována jejich první snůška, ve které by vyrůstalo pouze kukaččí mládě. V tu chvíli by došlo k fixaci kukaččího mláděte a přijetí tohoto vzhledu za jejich vlastní. V další snůšce, která by již nebyla parazitovaná, by došlo k odmítnutí celé snůšky vlastních mláďat a obrovské ztrátě reprodukčního úspěchu. Proto nebyl v průběhu evoluce vyvinut selekční tlak na vyvinutí této obrany. Hostitelé se pak řídí pravidlem „přijmi každé mládě, které máš v hnízdě“ (Lotem, 1993).

Kukaččí mládě tedy nemusí přijímat adaptace, které by zvýšily jeho naděje na přijetí hostitelem. Avšak bylo nuceno vyvinout si několik triků, aby donutilo své adoptivní rodiče shánět mu dostatek potravy. Musí je donutit, aby do péče o něho věnovali stejné množství energie, jako do celé snůšky svých vlastních mláďat (Davies, 2000). Přítomnost velkého hladového mláděte v hnízdě sama o sobě není dostatečným podnětem, k vynaložení tak obrovského úsilí. Co je tedy tím superstimulem, který pohání adoptivní rodiče?

Kukaččí mládě má výrazně červeno-oranžově zbarvené patro vnitřní strany zobáku. Proto bylo zkoumáno, zda toto je důvod, proč opatrovníci vynakládají tolik energie. Inspirací byla mláďata semenožravých pěnkav, kterým v případě hladovění zčervená krev vnitřní strana zobáku. Čím červenější, tím je mládě hladovější. V případě nasycení je krev využívána v těle a červené zbarvení vymizí. Možností tedy bylo, že kukaččí mláďata svým zbarvením (tvořeným červeným pigmentem, ne krví) oklamávají hostitele a stimulují ho k aktivitě (Kilner, 1997). Bylo tedy testováno, zda má různé zbarvení v zobáku vliv na rozdělování potravy mezi mláďaty tří běžných hostitelů kukačky obecné (červenka obecná, rákosník obecný, pěvuška modrá (*Prunella modularis*)), ale tato teorie v zásadě potvrzena nebyla (Noble et al., 1999). Roli hraje pravděpodobně i to, že žádná mláďata hostitelů kukačky nemají červeně zbarvené zobáky, a proto tento signál jejich rodiče ignorovali (Kilner & Davies, 1998). K tomu se ještě přidává fakt, že červeně zbarvené patro mají i některé neparazitické kukačky, což značí, že to bude dědičný znak po společném předkovi, a ne evolučně vytvořená výhoda k oklamání hostitele (Kilner, 1999).

Hledaným super-stimulem není barevnost zobáku, ale výrazné kukaččí žadonění o potravu, které je velmi silné a lidskému uchu rozhodně nezni jako volání jediného mláděte. Spíše jako celá snůška. Tato teorie byla experimentálně testována postupným odebráním z hnízda a nahráváním mláďat rákosníka obecného. Frekvence žadonění kukaččího mláděte byla stanovena na 5 hlasových projevů za sekundu. Oproti tomu žadonění stejně starého mláděte rákosníka dosahovalo pouze 0,4 hlasových projevů za sekundu (Příloha 4). Dále byl proveden pokus, při kterém byly rodičům na hnízdě s mláďaty pouštěny nahrávky celé žadonící čtyřčlenné snůšky a následně žadonícího kukaččího mláděte. Rodiče vykazovali prokazatelně vyšší snahu v krmení než při občasném volání jednotlivých mláďat. Zvýšení bylo podobné u volání celé snůšky jako jediného kukaččího mláděte (Davies et al., 1998). Důvodem, proč mládě používá toto extrémní žadonění je pravděpodobně snaha zvukově oklamat rodiče a kompenzovat nedostatek vizuálního podnětu. Bylo totiž zjištěno, že rodiče reagují jak na zvukový stimul (žadonící hlasy), tak na vizuální signál (množství otvíraných zobáčků v hnízdě). Tyto dva podněty zároveň jim dávají přesnější informaci o potřebách mláďat než každý zvlášť a rodiče podle nich přizpůsobují rychlost nošení potravy. Kromě „superžadonění“ trochu pomáhá i abnormálně velký otvor kukaččího otevřeného zobáku, který se však nikdy nemůže vyrovnat ploše otevřených zobáčků celé snůšky (Kilner et al., 1999).

Mláďata kukaček jsou zahřívána do stáří deseti dnů. Péče na hnízdě trvá asi 22-23 dní, ale schopnosti žít se samo dosahuje mládě až ve dvacátém osmém dni života.

Většinou je však krmeno ještě zhruba o týden déle (Hudec et al., 1983). Mládě kukačky roste velmi rychle a na hnízdě zůstává až do chvíle, než je příliš veliké. Většinou mládě opouští hnízdo, když dosahuje asi 75% hmotnosti dospělé.

1.2.13 Reakce hostitelů na parazitaci kukačkou obecnou

Kukačka jako hnízdní parazit velmi radikálně snižuje fitness svých hostitelů. Øien et al. (1998) zkoumali vliv parazitace kukačky obecné na hnízdní úspěch hostitele rákosníka obecného. Neparazitovaní jedinci měli úspěšnost 0,48 potomka na jedno kladené vejce, parazitovaní v průměru pouze 0,05 potomka na jedno kladené vejce. Mezi parazitovanými byl zkoumán ještě rozdíl mezi těmi, kteří vajíčko vyhodili („ejectors“; 0,29 potomka/vajíčko), přijali („acceptors“; 0,03 potomka/vajíčko) a kteří celou snůšku opustili. Náklady plynoucí hostitelům z úspěšné parazitace jsou výsledkem součtu dvou proměnných (1) pravděpodobnost, že bude hostitel parazitován, (2) míra poklesu reprodukčního úspěchu vinou úspěšné parazitace (Davies et al., 1989). Proto by měl být v parazitovaných populacích vyvinut velmi silný tlak na vývoj a ustálení adaptací snižujících, nebo úplně znemožňujících parazitaci. Na obranu reaguje parazit následným vývojem sofistikovanějších metod parazitace. Tyto mechanismy, vyvíjející se jako reakce jeden na druhý se v evoluční biologii označují jako „*arms racing*“ – „závody ve zbrojení“ a jde o evoluční cyklus vzájemně se zdokonalujících odpovědí jednotlivých stran poháněných selekčním tlakem zvaným koevoluce (Dawkins & Krebs, 1979; Davies, 2000).

V případě, že jsou obranné strategie hostitele natolik dokonalé, že je parazitace opakovaně neúspěšná, může dojít k vyloučení daného druhu ze seznamu parazitovatelných. V tu chvíli se vytvořené antiparazitické strategie stávají pro hostitele evolučně nevýhodné a postupně dojde k jejich odbourání. Tím se pro parazita hostitelská nika obnoví a celý proces může probíhat znova. Toto je mechanismus, který umožňuje přežívání parazitického chování (Marchetti, 1992).

Koevoluce mezi hostitelem a parazitem probíhala na několika úrovních, tzv. „*obranných liniích*“. Některé z nich jsem již zmínila výše, a proto je tato kapitola pojata jako sumarizace koevolučních strategií a jejich výhod.

1.2.13.1 Kukaččí strategie

Kukačka klade 1) jedno malé vejce (velikost uzpůsobuje malým hostitelským vajíčkům) 2) s velmi tuhou skořápkou (skořápka znesnadňuje poničení a odmítnutí vajíčka) 3) často mimetické (oklamává tak hostitele, aby nerozpoznali cizí vajíčko od svého) 4) a to v době,

kdy již bylo započato kladení hostitelem, 5) v průběhu odpoledne (v tu dobu nejsou hostitelé na hnízdě tak často přítomni a samice kukačky tak může parazitovat nenápadně) a 6) ve velmi krátkém čase (snižuje pravděpodobnost přistižení samice kukačky hostitelem na jeho hnízdě). 7) Většinou při kladení jedno nebo více vajíček sežere, nebo jinak odstraní z hnízda (samice tím zvyšuje efektivitu inkubace kukaččího vajíčka a sežrané vajíčko je pro ni zdrojem potravy) (Davies et al., 1989).

Kromě posledně zmíněného požívání/odstraňování hostitelských vajíček kukačkou, všechny další aspekty chování zvyšují pravděpodobnost přijetí vajíčka hostitelem (Davies et al., 1989). Toto tvrzení bylo experimentálně ověřeno v práci Davies & Brooke, (1988):

- 1) Velká vajíčka byla odmítána častěji.
- 3) Mimetická vajíčka byla méně odmítána.
- 4) Hostitelé odmítali vajíčko nakladené do jejich hnízda před započítím jejich vlastního kladení, a to i v případě, že bylo mimetické.
- 5) Parazitické vajíčko nakladené v průběhu odpoledne, kdy hostitelé nejsou tak často přítomni na hnízdě, bylo přijato častěji než vajíčka nakladená ráno.
- 6) Přistižení samice kukačky (atrasy) na hnízdě při kladení mělo za následek vyšší pravděpodobnost odmítnutí parazitického vejce.
- 7) Pokud samice kukačky odstraní příliš mnoho vajíček, může být následkem dezerce hostitele.

Další linii tvoří strategie, které na své nevlastní rodiče využívá mládě kukačky. To se líhne povětšinou dříve, než vajíčka hostitelská, aby získalo náskok a mělo čas zbavit se hostitelských konkurentů. Mládě také využívá velmi výrazné žadonění, aby přinutilo rodiče donášet mu dostatek potravy (Davies, 2000).

Samice kukačky hostitele oklamává barevným polymorfismem (tedy dvěma odlišnými barevnými morfami – šedou a rezavou), čímž se snaží vyhnout útočné obranně hnízda hostitelem. Podstatou je větší výhodnost méně častého zbarvení, které se vyhne detekci hostitelem. Bylo experimentálně zjištěno, že rákosníci obecní zvyšují intenzitu mobbingu a zastrasování kukaček, když vidí sousední páry útočit na kukačku. Toto ale platí pouze na konkrétní barevnou variantu kukačky, kterou viděli u svých sousedů. Samice kukačky odlišného vzhledu tak může proklouznout a její pokus o parazitaci může být úspěšný (Thorogood & Davies, 2012).

1.2.13.2 Obrana hostitele

První linie obrany hostitele začíná již obranou hnízda. Hostitelé brání své hnízdo útoky, nalétáváním a varovným voláním. Welbergen & Davies (2009) ukázali, že rákosník velký se úspěšně brání parazitaci mobbingem. V populaci rákosníků, která byla vystavena poměrně silnému predáčnickému tlaku, byli méně parazitováni ti, kteří útočili na kukačku. Míra agresivity se měnila dle míry tlaku ze strany kukaček v populaci. Zároveň Davies & Welbergen (2009) zjistili zvyšující se intenzitu mobbingu kukačky v případě, že byli rákosníci svědky agresivní reakce na kukačku u jedinců v sousedním teritoriu. To by značilo, že poznávání kukačky je schopnost, která je sociálně naučenou a předávanou schopností. Na populaci rákosníka sibiřského (*Acrocephalus orientalis*) bylo zase dokázáno, že na obraně se podílí i jiné v blízkosti hnízdící páry. Tudíž páry hnízdící o samotě jsou náchylnější k parazitaci, protože kukačka si je tím spíše vybere, aby se vyhnula kooperativnímu antiparazitickému chování hostitelů, a tak zvýšila úspěšnost parazitice (Ma et al., 2018).

Na míru parazitismu má vliv také umístění hnízda, protože některá umístění jsou pro kukačku špatně dostupná. Jistou ochranu před parazitací může poskytnout také hnízdění v blízkosti jiných párů, a tedy ve větší hnízdní hustotě, společná obrana hnízd sousedícími jedinci, anebo hnízdění v blízkosti agresivnějšího druhu, který se postará o zastrašování a odhánění vetřelců z hnízdního okrsku (Rothstein, 1990).

V reakci na mimetická kukaččí vejce si hostitelé vyvinuli schopnost poznávat cizí vajíčka ve své snůšce. Důkazem, že jde o evolučně vytvořené obranné strategie je fakt, že u druhů, které nejsou vhodnými hostiteli a tudíž nemají žádnou evoluční zkušenost s parazitací, nebylo pozorováno odmítání vajec (Davies & Brooke, 1989a). Na parazitaci reagují hostitelé buď vyhozením parazitického vajíčka z hnízda, nebo opuštěním celé snůšky. Vyskytnout se může i obrana zahrabáním vajíčka do stavebního materiálu, ze kterého je hnízdo tvořeno (Davies & Brooke, 1989a; Davies, 2000). Schopnost rozpoznání a odmítnutí vajec není shodná, ale liší se napříč druhy, populacemi i jedinci. Kognitivní podstatu rozdílného chování zkoumala studie Moskát & Hauber (2007). Autoři v ní předložili jednu z teorií vysvětlující kognitivní základ této schopnosti, která říká, že hostitelé rozpoznávají na základě fenotypových znaků vajec, které mají a) vrozený základ, b) jsou založené na dlouhodobé paměti (z předchozích snůšek), c) jsou založené na krátkodobé paměti a tvoří se v průběhu kladení dané snůšky. Výsledky studie ukazují, že klíčovým faktorem pro rozpoznání parazitických vajec je přítomnost jednoho, či více

vlastních vajec, které umožňují hostiteli naučit se vzor vlastního vejce, porovnávat je mezi sebou a popř. lišící se vejce odmítnout.

Hostitelé si také vyvinuli jako obranu vysokou vzhledovou variabilitu mezi snůškami v rámci populace. Vajíčka jsou variabilní v barvě a vzoru. Tento krok byl reakcí na mimetická vajíčka kukaček, která znesnadňují hostitelům odhalení parazitace. Øien et al. (1995) porovnávali vzhledovou variabilitu snůšek vhodných hostitelů se snůškami hostitelů nevhodných. Závěry této práce potvrzují i výsledky práce Stokke et al. (2002), ve které nebyla nalezena zvýšená variabilita mezi snůškami a naopak větší podobnost v rámci jedné snůšky, protože práce byla provedena na pěvcích Severní Ameriky, kde nejsou přítomni parazité s vyvinutými mimikry vajec, a proto zde není žádný evoluční tlak na vytvoření takovéto adaptace.

1.2.13.3 Antiparazitické chování závislé na pohlaví

Oba druzi v páru by v zájmu zvýšení svého reprodukčního úspěchu měli mít vyvinuté obranné chování hnízda. Nicméně v případě vztahu host-parazit je za obranu hnízda zodpovědná především samice, která se stará o inkubaci (Požgayová et al., 2009). Podle studií Rothstein (1975), Davies & Brooke (1988) a Lotem et al. (1992) v případě, že inkubaci obstarává samice, je pouze ona schopna rozpoznání a odmítnutí cizích vajec. Pokud se ale podílí na inkubaci obě pohlaví, pak jsou tohoto chování schopní oba partneři (Sealy, 1996; Soler et al., 2002; Honza et al., 2007). Nicméně Sealy & Neudorf (1995) ve své studii navrhuje, že i samci, kteří se nepodílejí na inkubaci, by měli být schopni rozpoznání vajec v případě, že často navštěvují hnízda (např. při krmení samice). Toto tvrzení se však neshoduje s výsledky Požgayové et al. (2009), v jejichž studii se nevyskytl ani jeden příklad rozpoznání a odmítnutí vajec samcem. Ve studii na rákosníku velkém zjistili, že samec zajišťuje mobbing a hlídání hnízda, zatímco samice je zodpovědná za kontrolu hnízda a vyhazování vajec. Dohromady tak zajišťují kompletní ochranu hnízda proti parazitovi.

Na pohlaví závislé antiparazitační chování je podstatné hlavně pro pochopení evolučních interakcí mezi hostiteli a hnízdními parazity (Takasu et al., 1993). V případě, že by se toto chování projevovalo u obou rodičů, by se napříč populací hostitelů rozšířilo mnohem rychleji (Rothstein, 1975; Sealy & Neudorf, 1995).

2 CÍLE PRÁCE

Předchozí práce opakovaně prokázaly, že druhy, které jsou vhodné pro parazitaci kukačkou, jsou mnohem více ochotné reagovat agresivně na atrapu dospělce kukačky vystavenou blízko jejich hnízda, než druhy, které jsou pro parazitaci nevhodné a tudíž s kukačkou nemají žádnou evoluční zkušenost (Moksnes et al. 1991; Røskaft et al. 2002b). Není jasné, zda je zvýšená agresivita dána tím, že potenciální hostitelé si vyvinuli schopnost poznat kukačku, nebo je to výsledek obecně zvýšené agresivity z důvodu většího rizika, které pro ně kukačka představuje. Schopnost rozpoznávání kukačky byla dokázána u hojně parazitovaného hostitele rákosníka obecného, který ji prokazatelně dokáže odlišit i od vzhledově podobného krahujce obecného (Duckworth, 1991).

Záhadou zůstává, proč na kukačku agresivně reagují sýkory koňadry, jak ve své práci prokázali Tryjanowski et al. (2018). Byly zkoumány reakce různých druhů jak na atrapu kukačky doplněnou o hlasové projevy kukačky pouštěné z playbacku, tak byly pozorovány případy přirozených reakcí na živé kukačky. Celkem autoři pozorovali 39 druhů (181 jedinců) napadajících kukačky, z čehož všech 39 bylo pozorováno při interakci s živou kukačkou a 24 z nich reagovalo také na atrapu kukačky (Příloha 5). Sýkora koňadra se ukázala být druhem, který napadal kukačky jako druhý nejčastější (po vlaštovce obecné (*Hirundo rustica*)). Tato skutečnost vznáší otázku, proč jsou sýkory kukačkou do takové míry vyváděné z rovnováhy, když pro ně reálně neznamena nebezpečí? Může být důvodem kukaččí mimeze krahujce obecného, který naopak pro sýkory představuje velmi vážné ohrožení, jelikož jsou častou a oblíbenou složkou krahujčího jídelníčku? Experiment Daviese a Welbergena (2008) dokládá, že sýkory navštěvující krmítko reagují na kukačku totožně jako na krahujce. Lze tedy předpokládat, že sýkory, které evolucí nebyly tlačeny k rozpoznání kukačky, jako parazita ji zaměňují s krahujcem snáze než druhy kukačkou běžně parazitované.

Grim et al. (2014) nicméně argumentují faktem, že i sýkory mohou být hostiteli kukačky, především v přirozených podmínkách, kdy dutiny, ve kterých hnízdí, jsou hodně otevřené (občas je hnízdo umístěno jen v hromadách větví) a pro kukačku vhodné. Pokud by tedy byly sýkory potenciálními hostiteli kukačky, měly by na ní reagovat.

Proto jsem se ve své práci rozhodla otestovat reakce sýkor na atrapy kukačky a krahujce u hnízda v období, kdy snaší vejce. Tehdy pro ně může kukačka představovat výrazné riziko, naopak krahujec představuje stejné riziko jako v jiných částech roku. Abych otestovala, zda sýkory rozpoznávají kukačku od krahujce, použila jsem také atrapy rezavé formy kukačky, která není krahujci vůbec podobná, představuje pro sýkory ale

stejnou hrozbu jako šedá forma kukačky. Jako kontrolní atrapu jsem použila jednak strakapouda velkého (*Dendrocopus major*), což je běžný hnízdní predátor sýkor, požírající jejich vejce a mláďata, a holuba domácího (*Columba livia f. domestica*), který je pro sýkory úplně neškodný.

Hypotézy

Testovala jsem následující hypotézy:

1. Sýkory dobře rozpoznávají kukačku a považují ji za významné ohrožení hnízda.
Šedá i rezavá forma kukačky vyvolává podobné antipredační chování jako hnízdní predátor – strakapoud.
2. Sýkory si kukačku pletou s krahujcem.
Šedá kukačka a krahujec vyvolávají stejnou strachovou reakci.
3. Sýkory jsou agresivní vůči všemu v okolí hnízda.
Všechny druhy včetně neškodného holuba vyvolávají silné antipredační chování.

3 METODIKA

3.1 Lokalita

Pokusy byly prováděny v Branišovském lese, který se nachází v blízkosti Českých Budějovic (48.9821311N, 14.4230297E). Smíšený les přiléhá k městu, je protkán pěšími stezkami a využíván pro rekreaci místními obyvateli. Je zde poměrně rozsáhlá a dlouhodobě monitorovaná budková populace, ve které nacházejí hnízdní příležitosti druhy jako například sýkora koňadra, sýkora modřinka, sýkora uhelníček, vrabec polní, brhlík lesní (*Sitta europaea*), špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) a lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*).

3.2 Studované druhy

Vybranným pokusnými druhy byly sýkora koňadra a sýkora modřinka. Oba druhy jsou ve studované lokalitě velmi hojné a nejčastěji hnízdící v budkách.

3.2.1 Sýkora koňadra

Sýkora koňadra je druhem v podstatě všech druhů lesů, ale i roztroušených stromů, křovin, parků a zahrad v obydlených oblastech. Potravou jsou jim v létě různé druhy hmyzu a v zimě pak semena a ovoce. Doba hnízdění trvá od března do května. Hnízdo stavějí v dutinách stromů, občas ve zdech nebo jiných lidmi vytvořených otvorech a velmi často využívají k hnízdění budky. Hnízdo je kalíškovité a staví ho z mechu, suché trávy a jako poslední vrstvu hromadí srst, vlnu nebo pířka jiných ptáků. Místo hnízdění vybírá samice a to z nabídky, kterou jí ukáže samec. Hnízdo staví pak samice sama a doba stavění se může protáhnout až na 20 dní. Počet vajíček ve snůšce je variabilní a pohybuje se od pěti do patnácti v případě první snůšky a mezi jedím a pěti vajíčky (která jsou menší) v případě druhé. Vajíčka jsou bílá a různě tmavočerveně kropenatá. Tečky se koncentrují většinou na rozšířeném konci vajíčka. Snůška je inkubována samicí po dobu 12-15 dnů. Inkubace začíná většinou den nebo dva po dokončení snůšky, Někdy může být ale prodleva mezi dokončením snůšky a začátkem inkubace až 8 dní, nebo naopak samice začíná inkubovat až tři dny před naklazením posledního vejce. Tato variabilita vyústuje v asynchronní líhnutí mláďat. Při inkubaci je samice na hnízdě krmena samcem. Vylíhlá mláďata jsou na rodičovské péči plně závislá 16-18 dní, ale rodiče se o ně starají 25 dní a déle i po vylétnutí z hnízda. Mláďata jsou krmena oběma rodiči (Harrap & Quinn, 2010).

3.2.2 Sýkora modřinka

Sýkora modřinka je o něco menším druhem, který obývá stejné habitaty jako sýkora koňadra, vyhýbá se jen horským smrkovým lesům. V jejím jídelníčku jsou též zastoupeny

různé hmyzí druhy společně se semeny a ovocem. Na jaře a v létě si ho obohacuje ještě o nektar. Hnízdí od dubna do poloviny května. Hnízda staví též ve stromových dutinách, ve zdech a velmi zřídka také na zemi. Naopak často hnízdí v budkách a v jiných lidmi vytvořených otvorech. Hnízdo má kalíškovitý tvar a je tvořeno z mechu, suché trávy a dalších rostlinných materiálů. Nechybí ani vrchní vrstva ze srsti, chlupů nebo pírek. Velikost snůšky je 7 až 13 vajíček. Vajíčka jsou bílá a kropenatá na širším konci. Tečky jsou drobnější a méně kontrastní. Samice inkubuje 12-16 dní a v té době je krmena samcem. Po vylíhnutí jsou mláďata krmena oběma rodiči a hnízdo mohou opustit po 19 dnech (Harrap & Quinn, 2010).

3.3 Průběh pokusu

Data byla sbírána v průběhu dvou hnízdních sezón v letech 2018 a 2019 (vždy mezi 9. - 23. 4.), což je doba, kdy sýkory snášejí vajíčka. Byla vybírána hnízda, u kterých snůška nebyla dokončena a ve kterých nebyla započata inkubace. Počet vajíček ve snůšce se pohyboval od 1 do 11 vajíček. Celkem bylo za obě sezóny zpusováno 22 hnízd (14 v roce 2018 a 8 v roce 2019), z nichž 14 patřilo sýkoře koňadře a 6 sýkoře modřince. U zbylých dvou hnízd nebylo možné určit konkrétní druh.

Pokusy samotné spočívaly v prezentaci atrap ve vzdálenosti 30 cm od hnízdní dutiny, atrapa byla přidělána ke kmenu stromu, na němž byla umístěna budka. Reakce sýkor byly po dobu 10 minut od první zpozorované reakce zaznamenávané na kameru. Pokud se do 20 minut žádná sýkora neobjevila, byl pokus s danou atrapou u hnízda ukončen a reakce byla vyhodnocena jako nulová. Mezi prezentací jednotlivých atrap u hnízda byla vždy minimálně hodinová prodleva umožňující ptákům uklidnění a sběr poravy. Ze záznamu nebylo možné rozeznat samce a samici sýkory, nicméně byla jsem vždy schopna vyhodnotit chování obou rodičů separátně.

Prezentované byly tyto druhy atrap:

- 1) *Kukačka obecná* ♀ *šedá* – podobná krahujci, možný hnízdní predátor a parazit
- 2) *Kukačka obecná* ♀ *rezavá* – nepodobná krahujci, možný hnízdní predátor a parazit
- 3) *Krahujec obecný* ♂ – predátor dospělců sýkor
- 4) *Strakapoud velký* ♂ – běžný hnízdní predátor
- 5) *Holub domácí* – neškodný druh

Během experimentu jsem nejdříve zaznamenala, zda se pták vůbec objevil v okolí budky. U ptáků, kteří se u budky objevili, jsem pak dále zaznamenávala následující chování:

- počet přeletů mezi posedy, a zda tento přelet byl proveden nad atrapou
- počet varování
- vzdálenost od atrapy při každém sezení na posedu

3.4 Statistické vyhodnocení

Pro statistické vyhodnocení jsem použila chování ptáků v následujícím formátu:

- 1) Přítomnost ptáka během pokusu, binomický formát
- 2) Počet všech přeletů, data byla normalizována logaritmickou transformací
- 3) Počet přeletů nad atrapou, data byla normalizována logaritmickou transformací
- 4) Počet varování, data byla normalizována logaritmickou transformací
- 5) Čas strávený ve vzdálenosti do 10 m od atrapy, data byla normalizována logaritmickou transformací
- 6) Čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy, data byla normalizována logaritmickou transformací
- 7) Čas strávený nad 10 m od atrapy, data byla normalizována logaritmickou transformací
- 8) Počet metrů, které sýkora během experimentu nalétala, data byla normalizována logaritmickou transformací

U všech osmi sledovaných projevů chování jsem zjišťovala efekt tří vysvětlujících proměnných: typ prezentované atrapy (krahujec, kukačka šedá, kukačka rezavá, strakapoud, holub), druh sýkory (koňadra, modřinka) a pořadí, v němž byla daná atrapa prezentována (první až pátá, kódováno jako kategoriální proměnná; jako kontrola habituace, nebo naopak senzitivace testovaných ptáků). Pro zhodnocení efektu těchto proměnných jsem v případě binomických dat (přítomnost nebo nepřítomnost ptáka během pokusu) použila zobecněný smíšený lineární model (GLMM, příkaz `glmer`, package `lme4` v programu R 3.4.4), v němž byla identita hnízda/budky kódována jako náhodný faktor. V případě ostatních vysvětlovaných proměnných jsem použila smíšený lineární model (LMM, příkaz `lmer`, package `lme4` v programu R 3.4.4) se stejným náhodným faktorem. Pro porovnání jednotlivých modelů (použila jsem forward stepwise selection) jsem použila Likelihood ratio test pro patřičné rozdělení dat (Chí kvadrát test). Pro párová porovnání

mezi jednotlivými hladinami průkazných kategoriálních proměnných jsem použila Fisher LSD test pro binomická data a Tukey HSD test pro normální data (obojí z test). Zmíněné testy byly provedeny v programu R for windows (verze R 3.4.4, R Core Team 2018).

Jako alternativní zhodnocení pozorovaného chování jsem provedla mnohorozměrnou analýzu (Principal Component Analysis – PCA) v programu Canoco for windows. Zde jsem zadala všechny výše zmíněné vysvětlující proměnné jako species. Do vizualizace analýzy jsem promítla atrapy a druh sýkory jako environmentální proměnné. Pro nejprůkaznější osu jsem si následně vygenerovala skóry pro jednotlivé pokusy. Variabilitu těchto skóru jsem následně vysvětlovala typem atrapy, druhem sýkory a pořadím, v němž byl pokus proveden za pomoci smíšeného lineárního modelu s identitou hnízda jako náhodným faktorem. Pro porovnání jednotlivých modelů (použila jsem forward stepwise selection) jsem použila Likelihood ratio test pro normální rozdělení dat (Chí kvadrát test). Pro párová porovnání mezi jednotlivými hladinami průkazných kategoriálních proměnných jsem použila Tukey HSD test (z test).

4 VÝSLEDKY

Přítomnost rodiče během pokusu

Vysvětlovaná proměnná „přítomnost rodiče během pokusu“ nebyla průkazně ovlivněna žádnou z vysvětlujících proměnných (Tabulka 1).

Tabulka 1 *Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na přítomnost rodiče během pokusu (zobecněný smíšený lineární model). AIC – Akaikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti.*

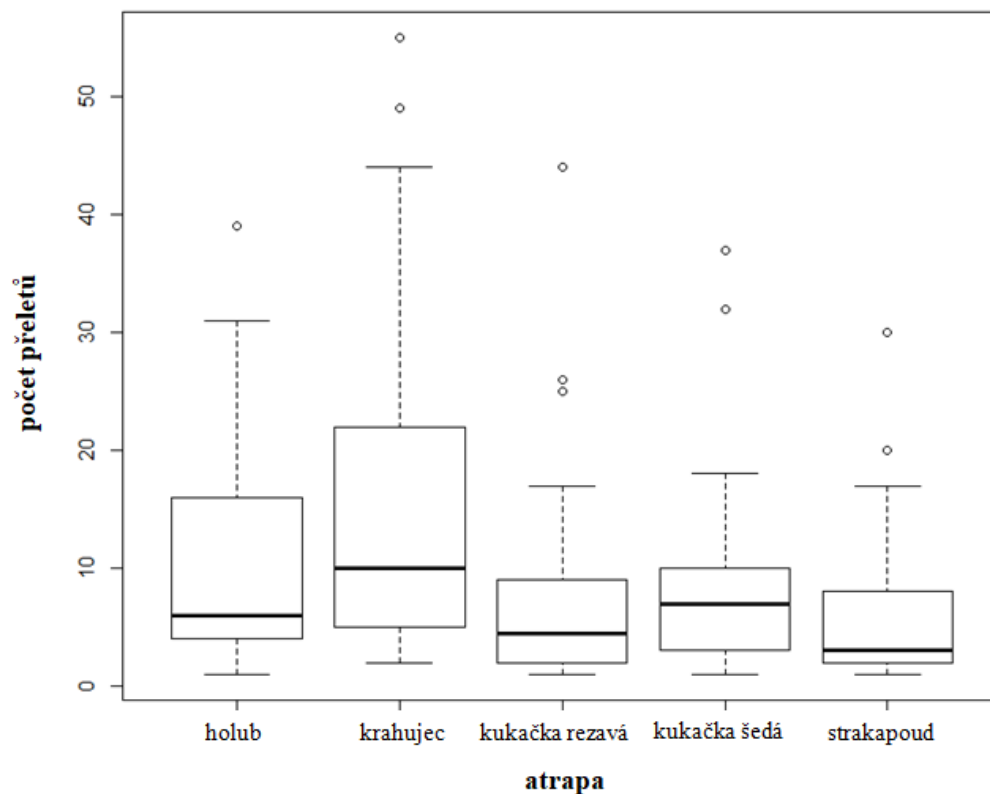
Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	289,46			
Atrapa	296,22	1,24	4	0,87
Druh sýkory	295,72	2,50	1	0,11
Pořadí	296,05	7,66	4	0,10

Počet všech přeletů

Vysvětlovaná proměnná „počet všech přeletů“ byla ovlivněna typem atrapy a pořadím pokusu (Tabulka 2). Sýkory provedly více přeletů v přítomnosti atrapy krahujce než v přítomnosti atrapy strakapouda ($z = 3,99$, $p < 0,01$) a na indikativní hladině významnosti i než v přítomnosti atrapy rezavé kukačky ($z = 2,61$, $p = 0,07$; Obrázek 1). Ostatní porovnání nebyla průkazná ($p > 0,05$). Efekt proměnné pořadí byl sice průkazný, nicméně párová porovnání neukázala signifikantní rozdíly mezi žádnými dvěma pokusy.

Tabulka 2 *Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na počet všech přeletů (smíšený lineární model). AIC – Akaikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti. Tučně je vyznačený faktor s průkazným vlivem.*

Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	373,51			
Atrapa	364,93	16,58	4	< 0,01
Druh sýkory	366,54	0,39	1	0,53
Pořadí	363,45	11,1	4	0,03



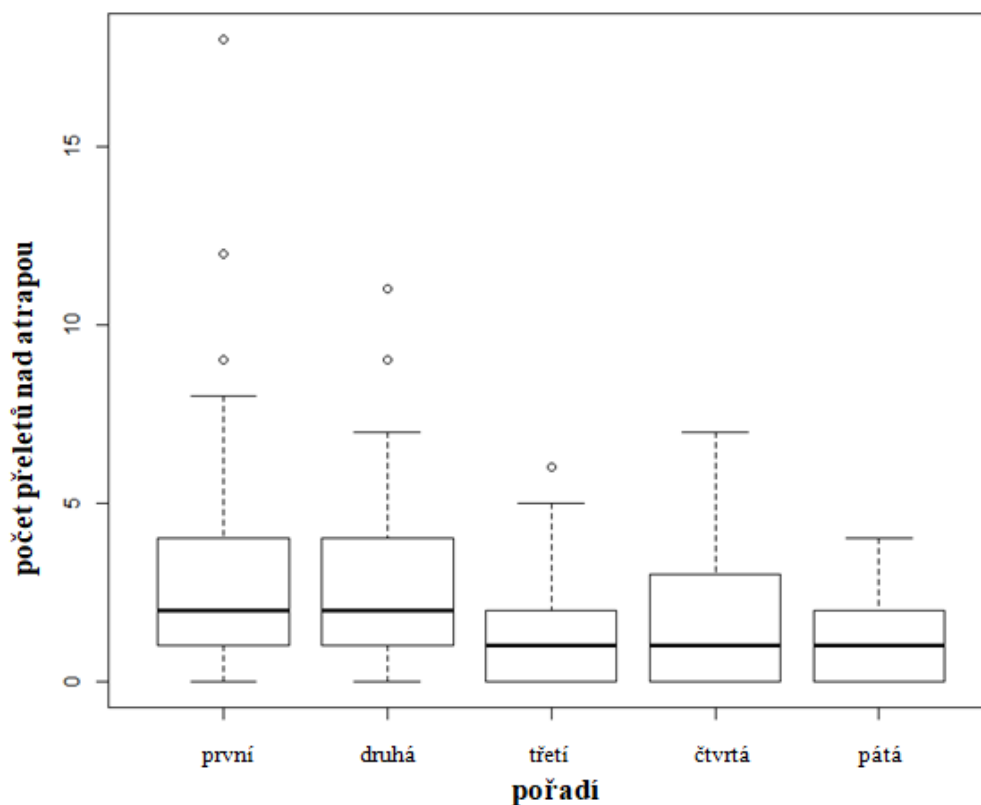
Obrázek 1 Vliv typu atrapy na počet přeletů, které testované sýkory provedly během experimentu.

Počet přeletů nad atrapou

Vysvětlovaná proměnná „počet přeletů nad atrapou“ byla ovlivněna pořadím pokusu (Tabulka 3). Nad atrapou, která byla prezentována jako poslední, sýkory přelétaly méně často než nad atrapou, která byla prezentována jako první ($z = -3,22$, $p = 0,01$) a druhá ($z = -2,84$, $p = 0,04$; Obrázek 2).

Tabulka 3 Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na počet přeletů nad atrapou (smíšený lineární model). AIC – Akaikeho informační kritérium, Df – stupně volnosti. Tučně je vyznačený faktor s průkazným vlivem.

Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	505,19			
Atrapa	509,75	3,44	4	0,49
Druh sýkory	511,67	0,09	1	0,77
Pořadí	503,08	16,59	4	< 0,01



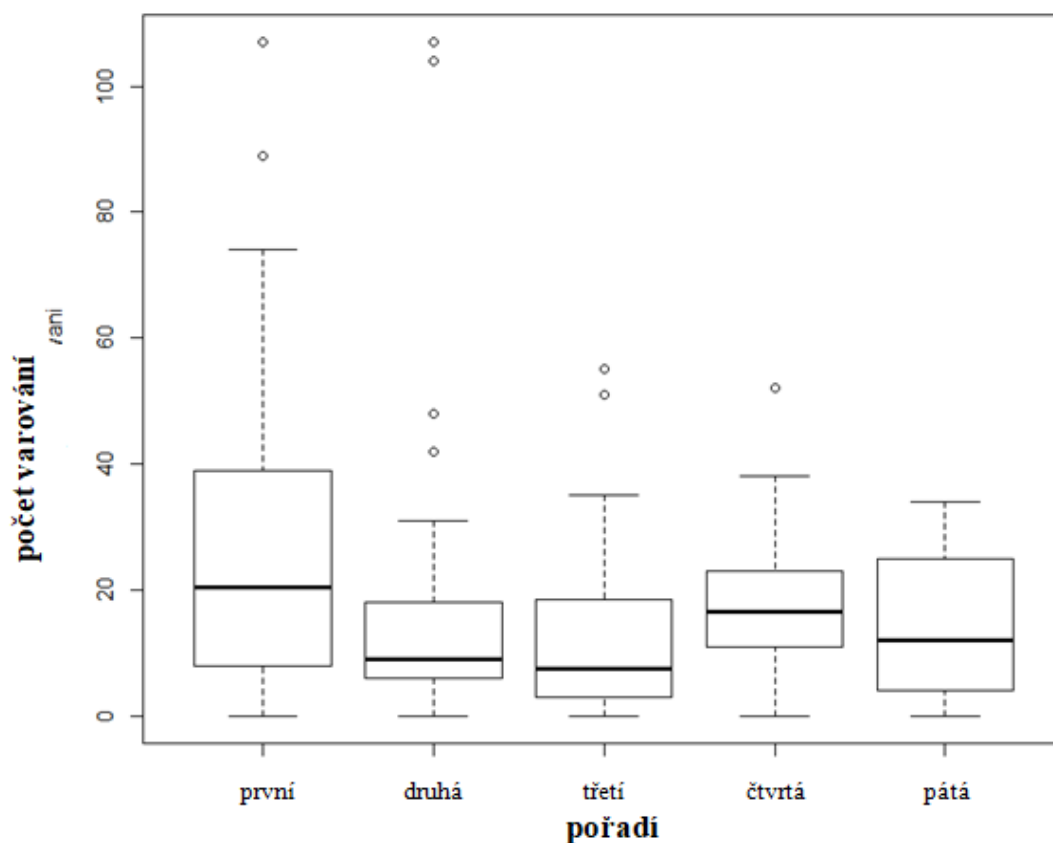
Obrázek 2 Vliv pořadí na počet přeletů nad atrapou provedených testovanými sýkorami během experimentu

Počet varování

Vysvětlovaná proměnná „počet varování“ byla ovlivněna druhem atrapy a pořadím pokusu (Tabulka 4). Efekt proměnné „atrapa“ byl sice průkazný, nicméně párová porovnání neukázala signifikantní rozdíly mezi žádnými dvěma pokusy. Sýkory varovaly v přítomnosti první atrapy průkazně více než v přítomnosti páté atrapy ($z = 2,83$, $p = 0,04$; Obrázek 3).

Tabulka 4 Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na počet varování (smíšený lineární model). AIC – Akaiikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti. Tučně je vyznačený faktor s průkazným vlivem.

Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	506,62			
Atrapa	503,13	11,48	4	0,02
Druh sýkory	504,63	0,50	1	0,48
Pořadí	502,38	10,25	4	0,04



Obrázek 3 Vliv pořadí na počet varování, které testované sýkory provedly během experimentu.

Čas strávený ve vzdálenosti do 10 m od atrapy

Vysvětlovaná proměnná „čas strávený ve vzdálenosti do 10 m od atrapy“ nebyla průkazně ovlivněna žádnou z vysvětlujících proměnných (Tabulka 5).

Tabulka 5 Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na čas strávený ve vzdálenosti 10 m od atrapy (smíšený lineární model). AIC – Akaiikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti.

Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	589,94			
Atrapa	592,09	5,85	4	0,21
Druh sýkory	594,07	0,02	1	0,88
Pořadí	600,47	1,69	4	0,81

Čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy

Vysvětlovaná proměnná „čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy“ nebyla průkazně ovlivněna žádnou z vysvětlujících proměnných (Tabulka 6).

Tabulka 6 Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na čas strávený ve vzdálenosti do 3 m od atrapy (zobecněný smíšený lineární model). AIC – Akaikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti.

Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	684,17			
Atrapa	683,30	8,87	4	0,06
Druh sýkory	684,54	0,75	1	0,39
Pořadí	684,30	8,25	4	0,08

Čas strávený nad 10 m od atrapy

Vysvětlovaná proměnná „čas strávený nad 10 m od atrapy“ nebyla průkazně ovlivněna žádnou z vysvětlujících proměnných (Tabulka 7).

Tabulka 7 Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na přítomnost ptáka během pokusu (zobecněný smíšený lineární model). AIC – Akaikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti.

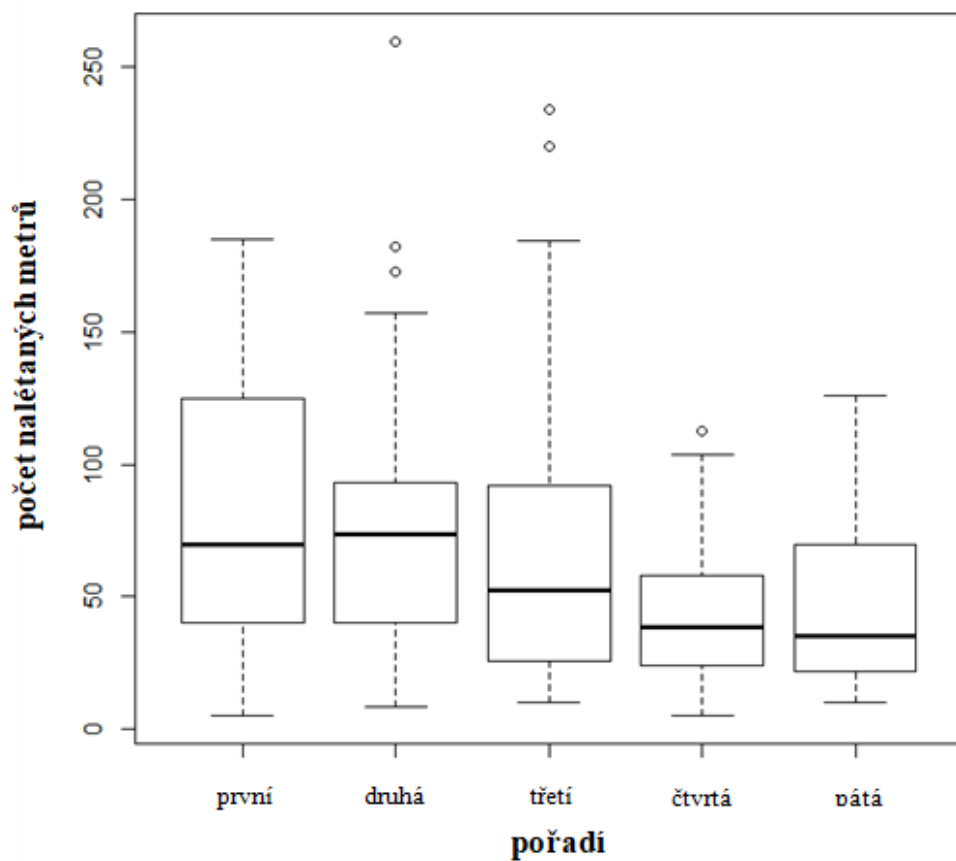
Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	551,21			
Atrapa	553,73	5,47	4	0,24
Druh sýkory	555,71	0,02	1	0,88
Pořadí	562,26	1,45	4	0,84

Počet nalétaných metrů

Vysvětlovaná proměnná „počet nalétaných metrů“ byla ovlivněna pořadím pokusu (Tabulka 8). V přítomnosti první atrapy nalétaly sýkory větší vzdálenost, než v přítomnosti čtvrté atrapy ($z = 2,88$, $p = 0,03$; Obrázek 4).

Tabulka 8 Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na počet nalétaných metrů (smíšený lineární model). AIC – Akaikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti.

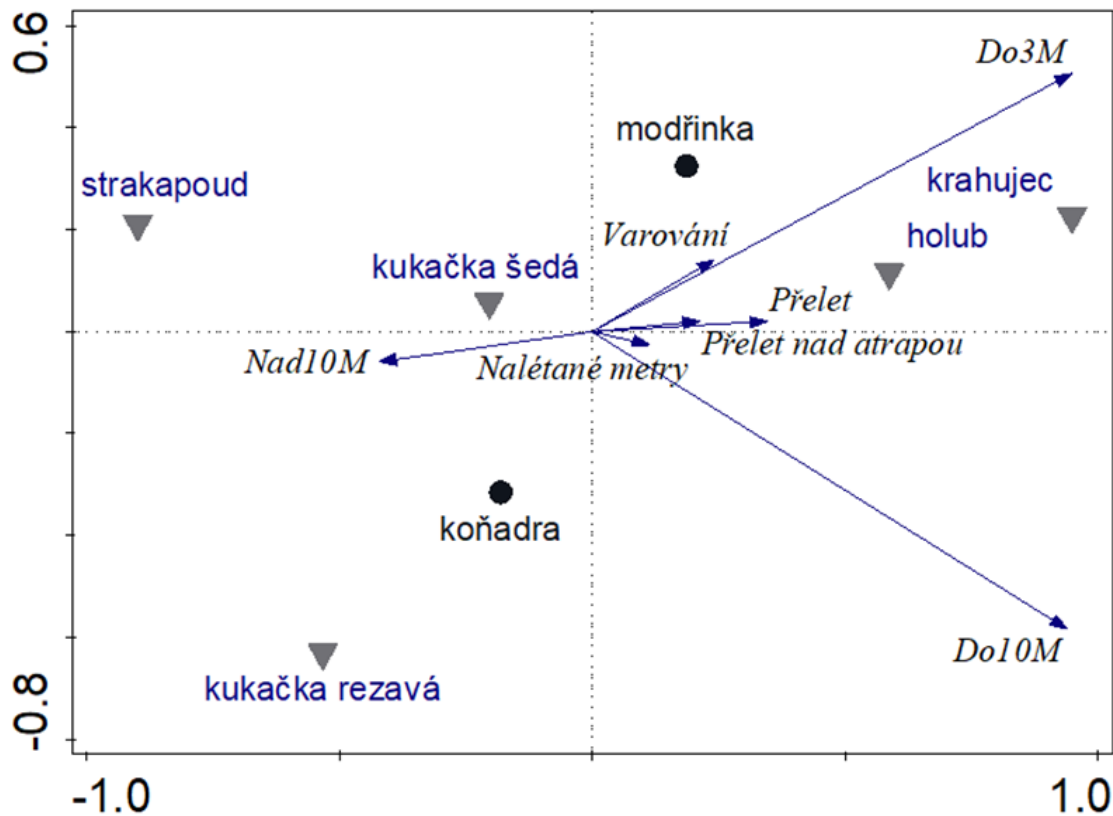
Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	331,35			
Atrapa	331,69	7,67	4	0,10
Druh sýkory	330,46	3,22	1	0,07
Pořadí	325,88	12,58	4	0,01



Obrázek 4 Vliv pořadí na počet nalétaných metrů testovanými sýkorami během experimentu.

Mnohorozměrná analýza chování

PCA analýza založená na všech typech chování prokázala velký význam první osy, která vysvětlila 60,74 % variability dat. Druhá osa vysvětlila 17,16 %. Obrázek 5 ukazuje vizualizaci této analýzy s promítnutými proměnnými atrapa a druh sýkory. Vyplývá z něj, že na atrapu krahujce a holuba byla celkově aktivita ptáků velká, hodně přeletovali, i nad atrapou, hodně varovali a trávili hodně času v přítomnosti atrapy. Naopak v přítomnosti strakapouda a do určité míry i obou kukaček se ptáci drželi spíše dále od atrapy.

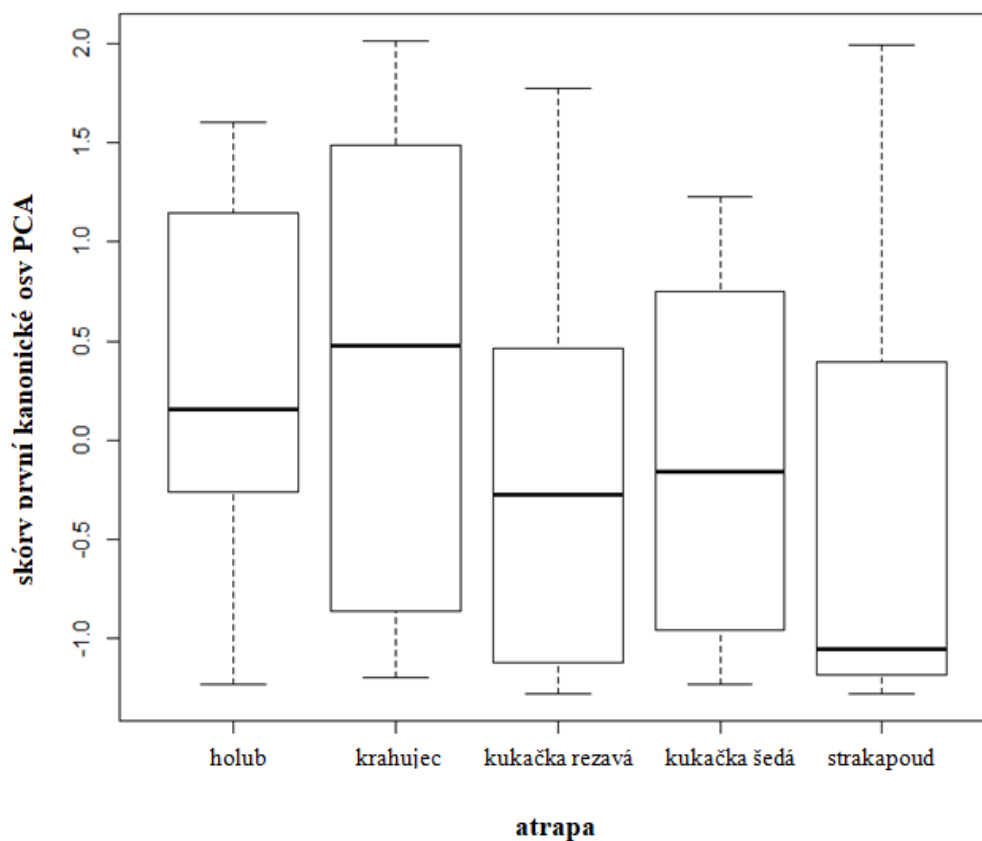


Obrázek 5 Vizualizace mnohorozměrné analýzy (Principle component analysis PCA). První osa vysvětlila 60,74 % variability dat, druhá osa vysvětlila 17,16 %.

Smíšený lineární model prokázal, že variabilita skóre první osy PCA vysvětluje prokazatelně pouze typ atrapy (Tabulka 9). Post hoc testy ovšem ukázaly jediný výsledek průkazný na indikativní hladině významnosti, a to mezi krahujcem a strakapoudem ($z = 2,59$, $p = 0,08$; Obrázek 6).

Tabulka 9 Vliv testovaných vysvětlujících proměnných na počet nalétaných metrů (smíšený lineární model). AIC – Akaiikovo informační kritérium, Df – stupně volnosti. Tučně je vyznačený faktor s průkazným vlivem.

Vysvětlující proměnná	AIC	Chi	Df	p
Náhodný faktor – hnízdo	352,21			
Atrapa	383,56	3,06	4	0,05
Druh sýkory	395,11	1,46	1	0,27
Pořadí	396,36	1,66	4	0,20



Obrázek 6 Vliv typu atrapy na skóry první kanonické osy PCA (Principle component analysis).

5 DISKUZE

Reakce sýkor na krahujce obecného zahrnuje přelety, varování a časté přibližování k atrapě. Toto chování je v rozporu s tím, jak se sýkory chovají v přítomnosti krahujce na krmítku (Davies & Welbergen, 2008), kde se sýkory drží spíše dále od atrapy. Naopak je moje pozorování ve shodě s reakcí jiných druhů na krahujce při obraně hnízda (Strnad et al., 2012; Carlson et al., 2017; Strnadová et al., 2018). Je zjevné, že už v období snášení vajec mají sýkory potřebu krahujce odhánět od svého hnízda.

Reakce na šedou kukačku je výrazně odlišná od reakce na krahujce. Při expozici atrapy šedé kukačky se sýkory většinou zdržovaly ve větších vzdálenostech od hnízda, nijak výrazně neprojevovaly vzrušení varováním ani častými přelety. Naopak v reakci na atrapu krahujce se sýkory zdržovaly ve větší blízkosti hnízda, varovaly a přelétaly kolem i nad atrapou. Zdá se, že kukačka nevyvolává v sýkorách strach a nemají potřebu se jí jakkoliv bránit a to ani v době, kdy snáší vejce. Na první pohled nám to říká, že sýkory byly schopné krahujce od šedé kukačky odlišit. K podobnému závěru došla i práce Yu et al. (2016), která ukázala, že sýkory koňadry v Číně jsou schopny kukačku obecnou odlišit od krahujce obecného. Výzkum spočíval ve sledování behaviorální a akustické odpovědi na vystavení atrapy těchto dvou druhů (a negativní kontroly hrdličky východní (*Streptopelia orientalis*)). Behaviorální odpověď se nijak výrazně neodlišovala mezi krahujcem a kukačkou a zahrnovala jak občasnou návštěvu budky (jedne ze 14 pokusů v přítomnosti kukačky a dva ze 14 pokusů v přítomnosti atrapy krahujce) ale i několik náznaků útočného chování (3/14 proti atrapě kukačky a 2/14 proti atrapě krahujce). Následný playbackový experiment nicméně prokázal, že na krahujce používají sýkor jiný alarmcall než na kukačku, z čehož jasně vyplývá, že sýkory jsou schopny tyto dva duhy rozpoznat. S mými výsledky se neshoduje práce Daviese & Welbergena (2008), která srovnávala odpověď sýkor na atrapu krahujce a kukačky na krmítku. Výsledkem bylo, že sýkory tyto dva druhy zaměňují, jelikož na oba reagovaly výrazným snížením počtu návštěv krmítka, u nějž byly obě atrapy vystaveny. Záměna byla dle autorů zapříčiněna podobností kukačky krahujci. Nesoulad mezi výsledkem této práce a mými vlastními závěry přikládám faktu, že výše zmíněný pokus byl prováděn na zimním krmítku, což je situace, kdy sýkory očekávají přítomnost krahujce a proto sýkory spíše identifikovaly kukačku jako krahujce.

Zároveň moje výsledky naznačují, že kukačka není vnímána jako nebezpečí v době snášení vajec, což je pravděpodobně způsobeno faktem, že sýkory jsou kukačkou parazitovány jen vzácně. Grim et al. (2014) sice dokazují, že sýkory mohou být

parazitovány kukačkou v případě, že se jejich hnízdo nachází na vhodném a kukačce dostupném místě (dokazuje to příkladem dohromady asi dvaceti parazitovaných hnízd koňader a modřinek). Nicméně jde zjevně o natolik vzácný jev, že si sýkory nevyvinuly žádnou obranu proti kukačkám.

Také reakce na rezavou kukačku byla velmi podobná reakci na šedou kukačku a tedy odlišná od reakce na krahujce. Šedá kukačka je považována za formu mimetizující svým vzhledem krahujce. Hypotéza, že rezavá forma mimetizuje poštolku navržená Voipiem (1953) nebyla experimentálně ověřena na vrabci polním a domácím (Trnka et al., 2015). Vrabci, tedy naivní hostitelé reagovali intenzivně na atrapu kukačky šedé, krahujce a poštolky, ale reagovali minimálně na kukačku rezavou a kontrolní atrapu hrdličky. Moje pokusy na druhou stranu ukázaly, že reakce naivního druhu sýkor jsou na kukačku šedou i kukačku rezavou podobné. Sýkory na vystavení atrapy těchto druhů reagovaly udržováním odstupu od hnízda, nevarovaly ani nepřeletovaly. Rozdíl mezi mou prací a prací Trnka et al. (2015) je tedy v reakci na šedou kukačku, kterou vrabci považují za riziko u hnízda. To může být způsobeno faktem, že vrabci přeci jen nejsou tak striktní dutinová hnízdiči a jsou tedy spíše potenciálními hostiteli než sýkory.

Reakce sýkor na obě kukačky byla nicméně v mé práci shodná s reakcí na strakapouda, což je významný predátor vajec a mláďat. Sýkory ani strakapouda od hnízda neodháněly. Může to být způsobeno faktem, že byly v raném stádiu hnízdění. Teprve snášely vejce a jejich investice do potomstva byla tedy zatím minimální. Mnoho prací dokázalo, že právě míra investic výrazně ovlivňuje intenzitu obrany hnízda (Greig-Smith, 1980; Patterson et al., 1980; Biermann & Robertson, 1981; Knight & Temple, 1986; Rytönen et al., 1990; Halupka, 1999; Weidinger, 2002; Tryjanowski & Gołowski, 2004; D’Orazio & Neudorf, 2008; Redmond et al., 2009; Strnadová et al., 2018). Předchozí práce ukázaly, že sýkory na strakapouda reagují jako na ohrožení hnízda, ovšem až ve stáří mláďat 16 až 17 dnů (Curio & Onnebrink, 1995). Znamená to, že ze závěrů mé práce nejde bezpečně usoudit, že kukačka nepředstavuje pro testované sýkory žádné ohrožení.

Velmi slabá reakce sýkor na kukačky je v rozporu s výsledky práce Tryjanowski et al. (2018), která ukazuje, že koňadry napadají jak živé, přirozeně se vyskytující dospělce kukaček, tak ve volné přírodě prezentované atrapy. Částečně lze tento rozdíl vysvětlit faktem, že reakce na živou kukačku byla často reakcí na přelétající kukačku. Rozpoznávání v tom případě možná probíhá odlišně, než když si mohou sýkoru sedící atrapy zblízka prohlédnout a siluetu letící kukačky snáze zaměnit za krahujce. Efektivita mnoha typů mimikry je založeno na faktu, že není možné si oba navzájem

podobné organismy dobře prohlédnout (Wickler, 1968). Nicméně, nelze tak vysvětlit silnou reakci koňader na prezentované atrapy, které byly shodně s mou prací prezentovány jako sedící. Zásadní rozdíl v metodice je, že Tryjanowski et al. (2018) prezentovali atrapu kukačky společně s playbackem kukání samce kukačky. To mohlo zásadně zvýšit motivaci sýkor atrapu mobbovat. Na druhou stranu, tím, že je atrapa spojena s kukáním snižuje se pravděpodobnost, že by si jí sýkory mohly splést s krahujcem.

Druhý zásadní rozdíl je v tom, že Tryjanowski et al. (2018) prováděli experimenty později v sezóně, v průběhu května a června, kdy mají rodiče sýkor větší motivaci bránit svá hnízda (viz výše). Výskyt kukaček v průběhu dubna, který simuloval můj experiment je poměrně vzácný, přilet kukaček do ČR začíná až v třetí dekádě dubna (Hudec et al., 1983). Mohlo by to tedy znamenat, že přinejmenším koňadry jsou opravdu schopny krahujce od kukačky odlišit a že ji zahání ze svého teritoria, ale pravděpodobně se nejedná v tomto případě o antiparazitickou strategii, ale o reakci na potenciálního hnízdního predátora (podobně jako v případě strakapouda). Protože jsem ale své pokusy prováděla v době snášení vajec, motivace rodičů hnízdo bránit byla nízká (a to jak vůči strakapoudovi, tak vůči kukačce).

V tomto ohledu je tedy vlastně poměrně zajímavá silná reakce na holuba, který zjevně vyvolal u sýkor reakci jen na základě své velikosti/mohutnosti, protože žádné riziko pro sýkory nepředstavuje. Holubi a hrdličky jsou běžně užívanými kontrolními stimuly v experimentech s drobnými pěvci (Davies & Welbergen, 2008; Němec & Fuchs, 2013; Trnka et al., 2015; Syrová et al., 2016), protože pro ně nepředstavují predátory. Nicméně, mohou být vnímáni jako potenciální konkurenti na krmítku (Tvardíková & Fuchs, 2012) a pro svůj zavalitý vzhled se jim mohou sýkory vyhýbat. Na základě mých výsledků nemohu předpokládat, že by si sýkory spletly holuba s kukačkou, jak navrhuje ve své práci také Grim (2005), který naopak holuby a hrdličky v podobných experimentech jako kontrolní stimuly nedoporučuje. Můžeme tedy pouze předpokládat, že intenzivní obranná reakce sýkor vůči holubovi byla výsledkem jeho zavalitosti a blízkosti k hnízdu.

Alternativním vysvětlením by ovšem byla hypotéza předpokládající, že velmi slabá reakce na strakapouda a obě kukačky (hnízdni predátory nebo parazity), která byla slabší, než reakce na neškodného holuba je alternativní strategií, jejímž cílem je neupozornit na přítomnost hnízda. Tato strategie byla několikrát doložena u pěvců bránících své hnízdo proti silnému, nebo inteligentnímu predátorovi (Lima, 1998; Sih et al., 1998; Syrová et al. 2016). V případě, kdy není pták efektivně schopen odehnat predátora od hnízda, může volit strategii na hnízdo neupozorňovat a doufat, že predátor sám hnízdo neobjeví.

V případě mých pokusů, by to dávalo smysl u strakapouda, který je znám tím, že často nepreduje nalezené hnízdo okamžitě, ale počká, až v něm vyrostou mláďata a teprve potom je sežere (Weidinger 2009). Nicméně, design mých pokusů, kdy je atrapa umístěna 30 cm vedle budky, v němž mají sýkory hnízdo, tuto hypotézu příliš nepodporuje. Pokus simuluje přímé ohrožení hnízda, kdy je zjevné, že jeho přítomnost byla odhalena.

Reakce sýkor koňader i modřinek byly shodné. Důvodem tohoto výsledku je pravděpodobně fakt, že všechny vystavované druhy atrap představují pro oba pokusované druhy stejné riziko. Nicméně v práci Tryjanowski et al. (2018) napadaly koňadry živé kukačky, i prezentované atrapy přibližně třikrát častěji než modřinky. Je ovšem otázkou, jakou početnost oba druhy měly v místech, kde byly experimenty prováděny. Celkově počty jedinců obou druhů v této práci nebyly vysoké (5 modřinek vs. 14 koňader), není tedy jisté, jakou váhu tento rozdíl má. Na základě biologie rozmnožování i kognitivních schopností koňader i modřinek nepředpokládám, že by se jejich reakce na všechny prezentované atrapy měla lišit.

V mých výsledcích se poměrně často jako signifikantní efekt oběvoval vliv pořadí a to především na aktivní projevy chování (počet přeletů, počet varování, nalétané metry). Tento jev může být způsoben ztrátou motivace bránících jedinců, nebo habituací (Němec et al., 2015). Druhým a z našeho pohledu pravděpodobnějším vysvětlením snižování aktivity, je vliv denní doby na chování pokusovaných ptáků. Jelikož mé experimenty probíhaly většinou od rána do odpoledne v poměrně teplých dnech, mohly být sýkory v pozdějších hodinách (tedy v reakci na atrapy vystavované v pořadí později) více apatické a unavené, přestože pro ně atrapa představovala nebezpečí. Na tento jev poukázala ve své práci Nováková et al. (2020), která zkoumala rozpoznávání poštolky obecné ťuhýkem obecným (*Lanius collurio*). Princip pokusů spočíval v postupném předvádění pěti atrap u hnízda během jednoho dne. V průběhu pokusů Nováková et al. (2020) pozorovali pokles aktivity ťuhýků. Autoři navrhli dvě možná vysvětlení: (1) vyčerpání rodičů způsobené velmi aktivní obranou a zároveň vysokou teplotou (nad 35°C), která donutila rodiče zůstat ve stínu, (2) rodiče si v průběhu pokusů postupně zvykli na přítomnost cizího předmětu u svého hnízda. Sýkory v mém případě nevykazovali tak aktivní obranu jako ťuhýci v práci Nováková et al. (2020), není tedy jisté, které z těchto dvou principů mohou způsobovat snižující se ochotu reagovat na prezentované atrapy.

6 ZÁVĚR

Ve své práci jsem jednoznačně prokázala, že sýkory bránící své hnízdo v době inkubace rozlišují mezi šedou formou kukačky a krahujcem. Nemohu nicméně zhodnotit, jakou míru nebezpečí pro sýkory kukačka představuje. V době snášení vajec ji od hnízda nevyhánějí a v zásadě ji ignorují, což naznačuje, že ji nepovažují za riziko prazitace. Stejně ale reagují i na hnízdního predátora, strakapouda. Může se jednat o alternativní antipredační strategii neupozorňovat na hnízdo, ale spíše je motivace rodičů v době snášení vajec příliš malá na to, aby výrazně investovali do obrany hnízda. Brání tedy pouze sami sebe a to jen proti krahujci. Předpoklad, že sýkory jsou neselektivně agresivní vůči všemu, což by podporovala reakce na holuba, ovšem také neplatí, protože reakce na strakapouda a obě kukačky je velmi slabá.

7 CITOVANÁ LITERATURA

- Alvarez, F. (2008). *Proximity of trees facilitates parasitism by Cuckoos Cuculus canorus on Rufous Warblers Cercotrichas galactotes*. *Ibis*, 135(3), 331–331. doi:10.1111/j.1474-919x.1993.tb02853.x
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., & Roskaft, E. (2008). *Evidence for egg discrimination preceding failed rejection attempts in a small cuckoo host*. *Biology Letters*, 5(2), 169–171. doi:10.1098/rsbl.2008.0645
- Bártol, I., Karcza, Z., Moskát, C., Roskaft, 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(4), 420–425. doi:10.1034/j.1600-048x.2002.02945.x
- Biermann, G. C., & Robertson, R. J. (1981). *An increase in parental investment during the breeding season*. *Animal Behaviour*, 29(2), 487–489. doi:10.1016/s0003-3472(81)80109-1
- Birkhead, T. R., Hemmings, N., Spottiswoode, C. N., Mikulica, O., Moskat, C., Ban, M., & Schulze-Hagen, K. (2010). *Internal incubation and early hatching in brood parasitic birds*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1708), 1019–1024. doi:10.1098/rspb.2010.1504
- British Trust for Ornithology (2020) Cuckoo tracking project, URL: <https://www.bto.org/our-science/projects/cuckoo-tracking-project>.
- Brooke, M. L., & Davies, N. B. (1988). *Egg mimicry by cuckoos Cuculus canorus in relation to discrimination by hosts*. *Nature*, 335(6191), 630–632. doi:10.1038/335630a0
- Brooke, M. L., & Davies, N. B. (1991). *A failure to demonstrate host imprinting in the cuckoo (Cuculus canorus) and alternative hypotheses for the maintenance of egg mimicry*. *Ethology*, 89(2), 154–166. doi:10.1111/j.1439-0310.1991.tb00301.x
- Canestrari, D., Bolopo, D., Turlings, T. C. J., Roder, G., Marcos, J. M., & Baglione, V. (2014). *From parasitism to mutualism: unexpected interactions between a cuckoo and its host*. *Science*, 343(6177), 1350–1352. doi:10.1126/science.1249008

- Carlson, N. V., Pargeter, H. M., & Templeton, C. N. (2017). *Sparrowhawk movement, calling, and presence of dead conspecifics differentially impact blue tit (Cyanistes caeruleus) vocal and behavioral mobbing responses. Behavioral Ecology and Sociobiology, 71(9)*. doi:10.1007/s00265-017-2361-x
- Cepák, J., Formánek, J., Horák, D., Jelínek, M., Klvaňa, P., Schröpfer, L., Škopek, J., & Zárubnický, J. (2008). *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky: Czech and Slovak bird migration atlas*. Aventinum, Praha, CZ
- Cichón, M. (1996). *The evolution of brood parasitism: the role of facultative parasitism. Behavioral Ecology, 7(2), 137–139*. doi:10.1093/beheco/7.2.137
- Clarke, A. L., Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A., & Røskaft, E. (2001). *Factors affecting reed warbler risk of brood parasitism by the common cuckoo. The Auk, 118(2), 534*. doi:10.1642/0004-8038(2001)118[0534:farwro]2.0.co;2
- Craib, J. (1994) *Why do common cuckoos resemble raptors? British Birds 87, 78–79*.
- Curio, E., & Onnebrink, H. (1995). *Brood defense and brood size in the great tit (Parus major): a test of a model of unshared parental investment. Behavioral Ecology, 6(3), 235–241*. doi:10.1093/beheco/6.3.235
- Čapek, V., (1896). *Beiträge zur Fortpflanzungsgeschichte des Kuckucks. Ornithologisches Jahrbuch: Organ für das palaearktische Faunengebiet 7, 102*.
- Davies, N. B (2000) *Cuckoos, cowbirds and other cheats. T & AD Poyser, London, UK*.
- Davies, N. B., Bourke, A. F. G., & Brooke, M. L. (1989). *Cuckoos and parasitic ants: Interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. Trends in Ecology & Evolution, 4(9), 274–278*. doi:10.1016/0169-5347(89)90202-4
- Davies, N. B., & Brooke, M. L. (1988). *Cuckoos versus reed warblers: Adaptations and counteradaptations. Animal Behaviour, 36(1), 262–284*. doi:10.1016/s0003-3472(88)80269-0
- Davies, N. B., & Brooke, M. L. (1989a). *An experimental study of co-evolution between the cuckoo, Cuculus canorus, and its hosts. I. Host egg discrimination. The Journal of Animal Ecology, 58(1), 207*. doi:10.2307/4995

- Davies, N. B., & Brooke, M. 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. The Journal of Animal Ecology, 58(1), 225. doi:10.2307/4996*
- Davies, N. B., Kilner, R. M., & Noble, D. G. (1998). *Nestling cuckoos, Cuculus canorus, exploit hosts with begging calls that mimic a brood. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 265(1397), 673–678. doi:10.1098/rspb.1998.0346*
- Davies, N., & Welbergen, J. (2008). *Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 275(1644), 1817–1822. doi:10.1098/rspb.2008.0331*
- Davies, N. B., & Welbergen, J. A. (2009). *Social transmission of a host defense against cuckoo parasitism. Science, 324(5932), 1318–1320. doi:10.1126/science.1172227*
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1979). *Arms races between and within species. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 205(1161), 489–511. doi:10.1098/rspb.1979.0081*
- Del Hoyo, J., Elliott, A., & Sargatal, J. (1997). *Handbook of the birds of the World. Volume 4. Sandgrouse and Cuckoos* Barcelona: Lynx Edicions
- Diamond, A. W., & Place, A. R. (1987). *Wax digestion by Black-throated Honey-guides Indicator indicator. Ibis, 130(6), 558–561. doi:10.1111/j.1474-919x.1988.tb02724.x*
- D’Orazio, K. A., & Neudorf, D. L. H. (2008). *Nest defense by Carolina Wrens. The Wilson Journal of Ornithology, 120(3), 467–472. doi:10.1676/06-149.1*
- Duckworth, J. W. (1991) *Responses of breeding reed warblers Acrocephalus scirpaceus to mounts of sparrowhawk Accipiter nisus, cuckoo Cuculus canorus and jay Garrulus glandarius. Ibis 133, 68–74. (doi:10.1111/j.1474-919X.1991.tb04812.x)*
- Elliott, P. F. (1978). *Cowbird parasitism in the Kansas Tallgrass Prairie. The Auk, 95(1), 161–167. doi:10.2307/408550*
- Friedmann, H. (1963). *Host relations of the parasitic cowbirds. Bulletin of the United States National Museum. 1–276. https://doi.org/10.5479/si.03629236.233*

- Friedmann, H. (1964). *The history of our knowledge of avian brood parasitism*. *Centaurus*, 10(4), 282–304. doi:10.1111/j.1600-0498.1965.tb00628.x
- Greig-Smith, P. W. (1980). *Parental investment in nest defence by stonechats (Saxicola torquata)*. *Animal Behaviour*, 28(2), 604–619. doi:10.1016/s0003-3472(80)80069-8
- Gibbs, H. L., Sorenson, M. D., Marchetti, K., de L. Brooke, M., Davies, N. B., & Nakamura, H. (2000). *Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo*. *Nature*, 407(6801), 183–186. doi:10.1038/35025058
- Griffith, S., Lyon, B., & Montgomerie, R. (2004). *Quasi-parasitism in birds*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(3), 191–20. doi:10.1007/s00265-004-0766-9
- Grim, T. (2005). *Host recognition of brood parasites: implications for methodology in studies of enemy recognition*. *The Auk*, 122(2), 530. doi:10.1642/0004-8038(2005)122[0530:hrobpi]2.0.co;2
- Grim, T. (2012) *Why do Cuckoos not parasitize the most conspicuous birds? A case study with general lessons for ecological studies*. *Živa*. (1), 36-39.
- Grim T., Samas P., Procházka P., & Rutila J. (2014). *Are tits really unsuitable hosts for the common cuckoo?* *Ornis Fennica*, 91, 166–177.
- Halupka, L., (1999). *Nest defence in an altricial bird with uniparental care: The influence of offspring age, brood size, stage of the breeding season and predator type*. *Ornis Fennica*, 76, 97-105.
- Harrap, S. & Quinn D. (2010). *Tits, nuthatches and reecreepers: (Helm identification guides)*. London: Helm.
- 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(4), 344–351. doi:10.1111/j.1439-0310.2007.01340.x
- Hudec, K., Balát, F., Beklová, M., Černý, V., Černý, W., Folk, Č., ... Toufar, J. (1983). *Fauna ČSSR: Ptáci 3/I*. Academia, Praha, CZ
- Chance, E. P. (1922). *The Cuckoo's secret*. Sidgwick and Jackson, London, UK

- Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C., ... Howard, J. T. (2014). *Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds*. *Science*, *346*(6215), 1320–1331. doi:10.1126/science.1253451
- Kilner, R. (1997). *Mouth colour is a reliable signal of need in begging canary nestlings*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *264*(1384), 963–968. doi:10.1098/rspb.1997.0133
- Kilner, R. M. (1999). *Family conflicts and the evolution of nestling mouth colour*. *Behaviour*, *136*(6), 779–804. doi:10.1163/156853999501568 .
- Kilner, R., & Davies, N. B. (1998). *Nestling mouth colour: ecological correlates of a begging signal*. *Animal Behaviour*, *56*(3), 705–712. doi:10.1006/anbe.1998.0785
- Kilner, R. M., Noble, D. G., & Davies, N. B. (1999). *Signals of need in parent–offspring communication and their exploitation by the common cuckoo*. *Nature*, *397*(6721), 667–672. doi:10.1038/17746
- Knight, R. L., & Temple, S. A. (1986). *Why does intensity of avian nest defense increase during the nesting cycle*. *The Auk*, *103*, 318–327. doi: 10.1093/auk/103.2.318
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London, UK
- Lima, S. L. (1998). *Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions*. *BioScience*, *48*(1), 25–34. doi:10.2307/1313225
- Lotem, A., Nakamura, H., & Zahavi, A. (1992). *Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium*. *Behavioral Ecology*, *3*(2), 128–132. doi:10.1093/beheco/3.2.128
- Lotem, A. (1993). *Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts*. *Nature*, *362*(6422), 743–745. doi:10.1038/362743a0
- Ma, L., Yang, C., Liu, J., Zhang, J., Liang, W., & Møller, A. P. (2018). *Costs of breeding far away from neighbors: Isolated host nests are more vulnerable to cuckoo parasitism*. *Behavioural Processes*. doi:10.1016/j.beproc.2018.07.017

- Marchetti, K. (1992). *Costs to host defence and the persistence of parasitic cuckoos. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 248(1321), 41–45. doi:10.1098/rspb.1992.0040
- Marchetti, K. (1998). *Host-race formation in the common cuckoo. Science*, 282(5388), 471–472. doi:10.1126/science.282.5388.471
- Moksnes, A., & Røskaft, E. (1989). *Adaptations of meadow pipits to parasitism by the common cuckoo. Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(1), 25–30. doi:10.1007/bf00300114
- Moksnes, A., Korsnes, L., Pedersen, H. C., Lampe, H. M., Røskaft, E., & Braa, A. T. (1991). *Behavioural responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. Behaviour*, 116(1), 64–89. doi:10.1163/156853990x00365
- Moksnes, A., & Røskaft, E. R. (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(4), 625–648. doi:10.1111/j.1469-7998.1995.tb02736.x
- Moksnes, A., Røskaft, E., & Korsnes, L. (1993). *Rejection of cuckoo (Cuculus canorus) eggs by meadow pipits (Anthus pratensis). Behavioral Ecology*, 4(2), 120–127. doi:10.1093/beheco/4.2.120
- Moksnes, A., Røskaft, E., Hagen, L. G., Honza, M., Mørk, C., & Olsen, P. H. (2008). *Common cuckoo Cuculus canorus and host behaviour at reed warbler Acrocephalus scirpaceus nests. Ibis*, 142(2), 247–258. doi:10.1111/j.1474-919x.2000.tb04864.x
- Moskát, C., & Hauber, M. E. (2007). *Conflict between egg recognition and egg rejection decisions in common cuckoo (Cuculus canorus) hosts. Animal Cognition*, 10(4), 377–386. doi:10.1007/s10071-007-0071-x
- Moskát, C., & Honza, M. (2000). *Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo Cuculus canorus parasitism in the great reed warbler Acrocephalus arundinaceus. Ecography*, 23(3), 335–341. doi:10.1111/j.1600-0587.2000.tb00289.x

- 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*(4), 614–622. doi:10.1046/j.1474-919x.2002.00085.x
- Němec, M., Syrová, M., Dokoupilová, L., Veselý, P., Šmilauer, P., Landová, E., Rádlová, S., & Fuchs, R. (2015). *Surface texture and priming play important roles in predator recognition by the red-backed shrike in field experiments*. *Animal Cognition*, *18*(1), 259–268. doi:10.1007/s10071-014-0796-2
- Němec, M., & Fuchs, R. (2013). *Nest defense of the red-backed shrike Lanius collurio against five corvid species*. *Acta Ethologica*, *17*(3), 149–154. doi:10.1007/s10211-013-0175-z
- Noble, D. G., Davies, N. B., Hartley, I. R., & McRae, S. B. (1999). *The red gape of the nestling cuckoo (Cuculus canorus) is not a supernormal stimulus for three common hosts*. *Behaviour*, *136*(6), 759–777. doi:10.1163/156853999501559
- Nováková, N., Veselý, P., & Fuchs, R. (2020). *Object categorization by wild-ranging birds in nest defence*. *Animal Cognition*. doi:10.1007/s10071-019-01329-3
- Øien, I. J., Moksnes, A., & Røskaft, E. (1995). *Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo, Cuculus canorus*. *Behavioral Ecology*, *6*(2), 166–174. doi:10.1093/beheco/6.2.166
- Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A., & Roskaft, E. (1996). *The risk of parasitism in relation to the distance from reed warbler nests to cuckoo perches*. *The Journal of Animal Ecology*, *65*(2), 147. doi:10.2307/5717
- Øien, I. J., Moksnes, A., Roskaft, E., & Honza, M. (1998). *Costs of cuckoo Cuculus canorus parasitism to reed warblers Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology*, *29*(3), 209. doi:10.2307/3677102
- Patterson, T. L., Petrinovich, L., & James, D. K. (1980). *Reproductive value and appropriateness of response to predators by White-Crowned Sparrows*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *7*(3), 227–231. doi:10.1007/bf00299368

- Payne, R. B. (1967). *Interspecific communication signals in parasitic birds*. *The American Naturalist*, 101(921), 363–375. doi:10.1086/282504
- Payne, R. B. (1973a). *Behavior, mimetic songs and song dialects and relationships of the parasitic indigobirds (Vidua) of Africa*. *Ornithological Monographs*, (11), ii 333. doi:10.2307/40166751
- Payne, R. B. (1973b). *Vocal mimicry of the parasite whydahs (Vidua) and response of female whydahs to the songs of their hosts (Pytilia) and their mimics*. *Animal Behaviour*, 21(4), 762–771. doi:10.1016/s0003-3472(73)80102-2
- Payne, R. B. (1974). *The evolution of clutch size and reproductive rates in parasitic cuckoos*. *Evolution*, 28(2), 169. doi:10.2307/2407320
- Payne, R. B. (1967). *Interspecific Communication Signals in Parasitic Birds*. *The American Naturalist*, 101(921), 363–375. doi:10.1086/282504
- Payne, R. B. (1977a). *Clutch size, egg size, and the consequences of single vs. multiple parasitism in parasitic finches*. *Ecology*, 58(3), 500–513. doi:10.2307/1939000
- Payne, R. B. (1977b). *The ecology of brood parasitism in birds*. *Annual review of ecology and systematics*, 8(1), 1–28. doi:10.1146/annurev.es.08.110177.000245
- Payne, R. B. (1997). *Family Cuculidae (cuckoos)*. *Handbook of the birds of the world*, vol. 4 (del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, eds). Barcelona: Lynx Edicions; 508–607.
- Payne, R. B., (2005) *The Cuckoos*. Oxford: Oxford university press.
- Payne, R. B., & Payne, K. (1977). *Social organization and mating success in local song populations of village indigobirds, Vidua chalybeata*. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 45(2), 113–173. doi:10.1111/j.1439-0310.1977.tb02115.x
- Požgayová, M., Procházka, P., & Honza, M. (2009). *Sex-specific defence behaviour against brood parasitism in a host with female-only incubation*. *Behavioural Processes*, 81(1), 34–38. doi:10.1016/j.beproc.2008.12.019
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). *A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing*. *Nature*, 526(7574), 569–573. doi:10.1038/nature15697

- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Redmond, L. J., Murphy, M. T., Dolan, A. C., & Sexton, K. (2009). *Parental investment theory and nest defense by eastern kingbirds*. *The Wilson Journal of ornithology*, *121*(1), 1–11. doi:10.1676/07-166.1
- Rees, E. C., & Hillgarth, N. (1984). *The breeding biology of captive black-headed ducks and the behavior of their young*. *The Condor*, *86*(3), 242. doi:10.2307/1366991
- Rey, E. (1892) *Altes und neues aus dem Haushalte des Kuckucks*. Wentworth Press, 2018.
- Rothstein, S. I. (1975). *Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism*. *The American Naturalist*, *109*(966), 161–176. doi:10.1086/282984
- Rothstein, S. I. (1990). *A model system for coevolution: avian brood parasitism*. *annual review of ecology and systematics*, *21*(1), 481–508. doi:10.1146/annurev.es.21.110190.002405
- Røskaft, E., Moksnes A., Stokke B. G., Moskát C., & Honza M. (2002a). *The spatial habitat structure of host populations explains the pattern of rejection behavior in hosts and parasitic adaptations in cuckoos*. *Behavioral Ecology*, *13*(2), 163–168. doi:10.1093/beheco/13.2.163
- Røskaft, E., Moksnes, A., Stokke, B., Biećik, V., & Moskát, C. (2002b). *Aggression to dummy cuckoos by potential European cuckoo hosts*. *Behaviour*, *139*(5), 613–628. doi:10.1163/15685390260136735
- Rytkönen, S., Koivula, K., & Orell, M. (1990). *Temporal increase in nest defence intensity of the willow tit (Parus montanus): parental investment or methodological artifact?* *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *27*(4), 283–286. doi:10.1007/bf00164901
- Sealy, S. G. (1996). *Evolution of host defenses against brood parasitism: implications of puncture-ejection by a small passerine*. *The Auk*, *113*(2), 346–355. doi:10.2307/4088901
- Sealy, S. G., & Neudorf, D. L. (1995). *Male northern orioles eject cowbird eggs: implications for the evolution of rejection behavior*. *The Condor*, *97*(2), 369–375. doi:10.2307/1369023

- Sealy, S. G., McMaser, D. G., & Peer, B. D. (2002). *Tactics of obligate brood parasites to secure suitable incubators*. In *Avian incubation: Behaviour, environment and evolution*, Oxford University Press, 259–269, Oxford, UK
- Seel, D. C., & Davies, P. R. K. (1981). *Cuckoos reared by unusual hosts in Britain*. *Bird Study*, 28(3), 242–243. doi:10.1080/00063658109476729
- Sih, A., Englund, G., & Wooster, D. (1998). *Emergent impacts of multiple predators on prey*. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(9), 350–355. doi:10.1016/s0169-5347(98)01437-2
- Slagsvold, T., & Hansen, B. T. (2001). *Sexual imprinting and the origin of obligate brood parasitism in birds*. *The American Naturalist*, 158(4), 354–367. doi:10.1086/321994
- Soler, M., Martin-Vivaldi, M., & Perez-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(12), 1093–1101. doi:10.1046/j.1439-0310.2002.00841.x
- Stokke, B. G., Moksnes, A., & Røskoft, E. (2002). *Obligate brood parasites as selective agents for evolution of egg appearance in passerine birds*. *Evolution*, 56(1), 199. doi:10.1554/0014-3820(2002)056[0199:obpasa]2.0.co;2
- Strnad, M., Němec, M., Veselý, P., & Fuchs, R. (2012). *Red-backed Shrikes (Lanius collurio) adjust the mobbing intensity, but not mobbing frequency, by assessing the potential threat to themselves from different predators*. *Ornis Fennica*, 89(3), 206-215.
- Strnadová, I., Němec, M., Strnad, M., Veselý, P., & Fuchs, R. (2018). *The nest defence by the red-backed shrike Lanius collurio - support for the vulnerability hypothesis*. *Journal of Avian Biology*, 49(5), jav-01726. doi:10.1111/jav.01726
- Syrová, M., Němec, M., Veselý, P., Landová, E., & Fuchs, R. (2016). *Facing a clever predator demands clever responses - Red-Backed Shrikes (Lanius collurio) vs. Eurasian Magpies (Pica pica)*. *PLOS ONE*, 11(7), e0159432. doi:10.1371/journal.pone.0159432
- Šulc, M., Štětková, G., Jelínek, V., Czyż, B., Dyrz, A., Karpińska, O., Kanclerska, K., Rowiński, P., Maziarz, M., Gruszczyński, A., Nowak, P., Hughes, A. E., & Honza, M. (2020). *Vraždění nevinátek aneb proč dospělé kukačky zabíjejí mláďata svých hostitelů?*

[přednáška]. Olomouc: konference Zoologické Dny 2020, 6. 2. 2020, Sborník abstraktů, str. 195.

Takasu, F., Kawasaki, K., Nakamura, H., Cohen, J. E., & Shigesada, N. (1993). *Modeling the population dynamics of a cuckoo-host association and the evolution of host defenses. The American Naturalist*, 142(5), 819–839. doi:10.1086/285574

Teuschl, Y., Taborsky, B., & Taborsky, M. (1998). *How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting. Animal Behaviour*, 56(6), 1425–1433. doi:10.1006/anbe.1998.0931

Thorogood, R., & Davies, N. B. (2012). *Cuckoos combat socially transmitted defenses of reed warbler hosts with a plumage polymorphism. Science*, 337(6094), 578–580. doi:10.1126/science.1220759

Thorogood, R., & Davies, N. B. (2013). *Reed warbler hosts fine-tune their defenses to track three decades of cuckoo decline. Evolution*, 67(12), 3545–3555. doi:10.1111/evo.12213

Trnka, A., & Prokop, P. (2012). *The effectiveness of hawk mimicry in protecting cuckoos from aggressive hosts. Animal Behaviour*, 83(1), 263–268. doi:10.1016/j.anbehav.2011.10.036

Trnka, A., Prokop, P., & Grim, T. (2012). *Uncovering dangerous cheats: How do avian hosts recognize adult brood parasites? PlosOne*, 7(5), e37445. doi:10.1371/journal.pone.0037445

Trnka, A., Trnka, M., & Grim, T. (2015). *Do rufous common cuckoo females indeed mimic a predator? An experimental test. Biological Journal of the Linnean Society*, 116(1), 134–143. doi:10.1111/bij.12570

Tryjanowski, P., & Golawski, A. (2004). *Sex differences in nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio* : effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. Journal of Ethology*, 22(1), 13–16. doi:10.1007/s10164-003-0096-9

Tryjanowski, P., Morelli, F., Kwieciński, Z., Indykiewicz, P., & Møller, A. P. (2018). *Birds respond similarly to taxidermic models and live cuckoos *Cuculus canorus*. Journal of Ethology*. 36, 243–249. doi:10.1007/s10164-018-0554-z

- Tvardíková, K., & Fuchs, R. (2012). *Tits recognize the potential dangers of predators and harmless birds in feeder experiments*. *Journal of Ethology*, 30(1), 157–165. doi:10.1007/s10164-011-0310-0
- Vernon, C. I. (1964). *The breeding of the cuckoo-weaver (Anomalospiza imberbis (cabanis) in southern rhodesia*. *Ostrich*, 35(4), 260–263. doi:10.1080/00306525.1964.9639425
- Vogl, W., Taborsky, M., Taborsky, B., Teuschl, Y., & Honza, M. (2002). *Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests*. *Animal Behaviour*, 64(6), 843–850. doi:10.1006/anbe.2003.1967
- Voipio, P. (1953). *The hepaticus variety and the juvenile types of the Cuckoo*. *Ornis Fennica*, 30, 97–117.
- Wallace, A. R. (1889). *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. London, UK:Macmillan.
- Weidinger, K. (2002). *Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests*. *Journal of Animal Ecology*, 71(3), 424–437. doi:10.1046/j.1365-2656.2002.00611.x
- Weidinger, K. (2009). *Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe*. *Ibis*, 151(2), 352–360. doi:10.1111/j.1474-919x.2009.00907.x
- Welbergen, J. A., & Davies, N. B. (2009). *Strategic variation in mobbing as a front line of defense against brood parasitism*. *Current Biology*, 19(3), 235–240. doi:10.1016/j.cub.2008.12.041
- Welbergen, J. A., & Davies, N. B. (2011). *A parasite in wolf's clothing: hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts*. *Behavioral Ecology*, 22(3), 574–579. doi:10.1093/beheco/arr008
- Welbergen, J. A., & Davies, N. B. (2012). *Direct and indirect assessment of parasitism risk by a cuckoo host*. *Behavioral Ecology*, 23(4), 783–789. doi:10.1093/beheco/ars031
- Wickler, W. (1968). *Mimicry in Plants and Animals*. 29. World university library: McGraw-Hill. New York, USA

Wyllie, I. (1981). *The Cuckoo*. B T Batsford. London, UK

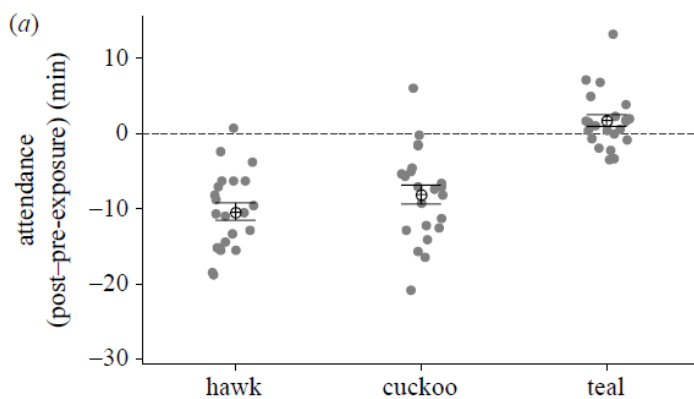
Yom-Tov, Y. (2001). *An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds*. *Ibis*, *143*(1), 133–143. doi:10.1111/j.1474-919x.2001.tb04177.x

Yu, J., Xing, X., Jiang, Y., Liang, W., Wang, H., & Møller, A. P. (2016). *Alarm call-based discrimination between common cuckoo and Eurasian sparrowhawk in a Chinese population of great tits*. *Ethology*, *123*(8), 542–550. doi:10.1111/eth.12624

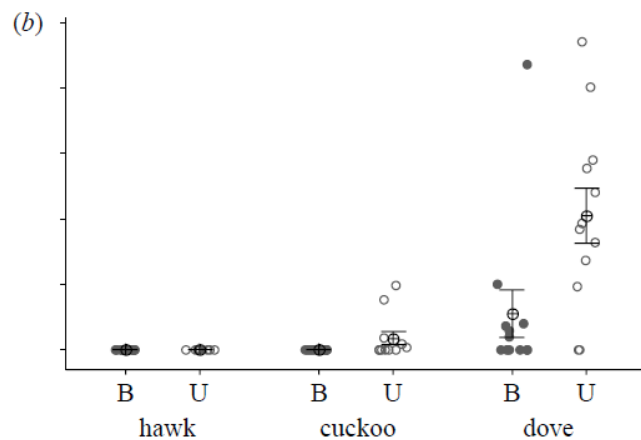
8 PŘÍLOHY



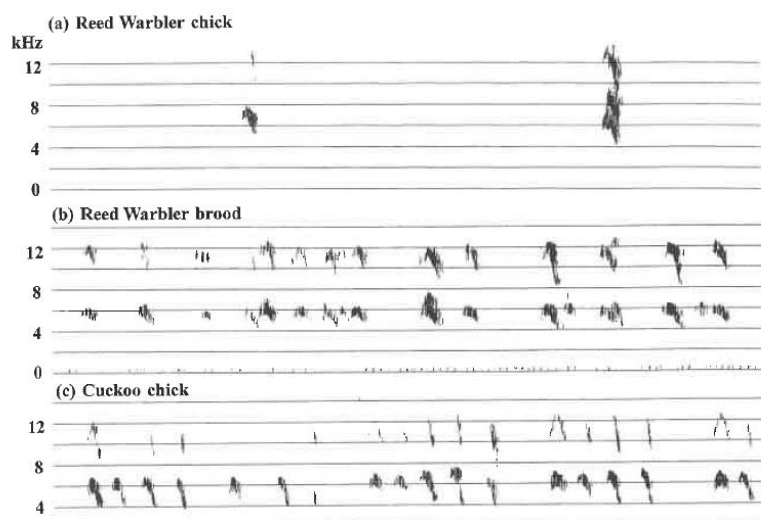
Příloha 1 Areál rozšíření kukačky obecné (*Cuculus canorus*). Tmavší odstín odpovídá hnízdnímu rozšíření, světlejší zimovišti. Převzato z: BirdLife International 2019. *Cuculus canorus* (amended version of 2016 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T22683873A155496731. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22683873A155496731.en>. Downloaded on 21 February 2020.



Příloha 2 Čas strávený na krmítku jednotlivými sýkorami (*Parus major*, *Cyanistes caeruleus*) během prezentace atrapy krahujce (*Acipiter nisus*, vlevo), kukačky (*Cuculus canorus*, uprostřed) a čírky (*Anas crecca*, vpravo). Převzato z: Davies & Welbergen (2008).



Příloha 3 Čas strávený na krmítku jednotlivými sýkorami (*Parus major*, *Cyanistes caeruleus*) během prezentace atrapy krahujce (*Acipiter nisus*, vlevo), kukačky (*Cuculus canorus*, uprostřed) a hrdličky (*Streptopelia decapto*, vpravo). Prezentována byla vždy varianta s pruhovaným podbříškem (B) a podbříškem bez pruhů (U). Převzato z: Davies & Welbergen (2008).



6 Příloha 4 Sonogram (každý dlouhý 2,5 sekundy) žadonicích projevů 6 dní starého mláděte, nahráváno v laboratoři hodinu po tom, co bylo mládě nasyceno. Mládě kukačky obecné (*Cuculus canorus*) (c) žadoní s mnohem vyšší rychlostí než mládě rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) (a) a zní jako snůškačtyř mlád'at (b). Převzato z: Davies et al. (1998).

Species	Live cuckoo	Dummy
<i>Acrocephalus palustris</i>	2	2
<i>Acrocephalus schoebaneus</i>	1	1
<i>Alauda arvensis</i>	1	0
<i>Anthus pratensis</i>	1	1
<i>Apus apus</i>	1	0
<i>Carduelis carduelis</i>	1	0
<i>Chloris chloris</i>	1	0
<i>Corvus cornix</i>	3	1
<i>Cyanistes cyaneus</i>	2	3
<i>Delichon urbicum</i>	3	4
<i>Emberiza citrinella</i>	3	3
<i>Erithacus rubecula</i>	2	1
<i>Fringilla coelebs</i>	2	0
<i>Hippolais icterina</i>	1	0
<i>Hirundo rustica</i>	15	50
<i>Lanius collurio</i>	4	2
<i>Lanius excubitor</i>	1	0
<i>Motacilla alba</i>	6	2
<i>Motacilla flava</i>	4	1
<i>Muscicapa striata</i>	1	1
<i>Oriolus oriolus</i>	3	0
<i>Parus major</i>	5	9
<i>Passer domesticus</i>	2	1
<i>Passer montanus</i>	1	1
<i>Phoenicurus ochruros</i>	1	0
<i>Phylloscopus collybita</i>	1	2
<i>Phylloscopus trochilus</i>	1	1
<i>Pica pica</i>	3	0
<i>Picus viridis</i>	1	0
<i>Riparia riparia</i>	1	1
<i>Serinus serinus</i>	1	0
<i>Sturnus vulgaris</i>	4	1
<i>Sylvia atricapilla</i>	2	2
<i>Sylvia communis</i>	1	1
<i>Sylvia curruca</i>	1	1
<i>Sylvia nisoria</i>	1	0
<i>Turdus merula</i>	1	0
<i>Turdus pilaris</i>	3	0
<i>Upupa eppops</i>	1	0
Total	89	92

Příloha 5 Druhy napadající živou kukačku (vlevo) a atrapu kukačky (vpravo) s vyznačenými druhy testovanými v mé práci. Převzato z: Tryjanowski et al. (2018)