

## **Jsou dutinová hnízdiči skutečně nevhodnými hostiteli kukačky obecné (*Cuculus canorus*)? Experiment na sýkoře modřince (*Cyanistes caeruleus*) a lejskovi bělokrkém (*Ficedula albicollis*)**

### ***Are cavity nesters really unsuitable hosts for the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*)? An experiment with the Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*) and Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*)***

**Tomáš Grim**

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 17. listopadu 50, CZ-771 46 Olomouc; e-mail: tomas.grim@upol.cz

Grim T. 2016: Jsou dutinová hnízdiči skutečně nevhodnými hostiteli kukačky obecné (*Cuculus canorus*)? Experiment na sýkoře modřince (*Cyanistes caeruleus*) a lejskovi bělokrkém (*Ficedula albicollis*). *Sylvia* 52: 53–66.

Pěvci hnízdící v dutinách jsou tradičně pokládáni za učebnicový příklad nevhodných hostitelů kukačky obecné (*Cuculus canorus*). Nedávné studie na sýkoře koňadře (*Parus major*) však tento tradiční pohled zpochybňují. Proto jsem testoval reakce dvou dalších dutinových hnízdičů (sýkora modřinka, *Cyanistes caeruleus*, lejssek bělokrký, *Ficedula albicollis*) na simulovaný hnízdní parazitismus. Oba potenciální hostitelé neodmítali žádný z několika typů cizích vajec a jejich reakce na vycpaninu kukačky u hnízda byly velmi slabé. Nezjistil jsem žádný případ vnitrodruhového či mezidruhového hnízdního parazitismu ani u sýkor, ani u lejsků. Vyřešení otázky, proč někteří dutinová hnízdiči zjevně prošli koevolucí s kukačkou (sýkora koňadra), zatímco jiní nejspíše ne (sýkora modřinka, lejssek bělokrký), bude vyžadovat další studie jak vnitrodruhové (různé populace téhož druhu), tak mezidruhové (další dosud netestované druhy sýkor a lejsků). Dobrým kandidátem na vysvětlení této proměnlivosti je architektura hnízda, zejména velikost vletového otvoru a vlastní dutiny. Tyto vlivy zatím nebyly testovány ani v umělých budkách a můžou se projevit především v přirozených dutinách, které však zatím z hlediska koevoluce hnízdní parazit–hostitel nebyly zkoumány vůbec.

*Cavity nesting passerines have been traditionally considered the text-book examples of unsuitable Cuckoo (*Cuculus canorus*) hosts. Recent studies of the Great Tit (*Parus major*) casted doubts on this point of view. Therefore, I tested responses of two additional cavity nesters (the Blue Tit, *Cyanistes caeruleus*, and Collared Flycatcher, *Ficedula albicollis*) to simulated brood parasitism. Neither of the two potential host species rejected any of several experimental egg types and their responses to Cuckoo dummies were very weak. I did not detect any case of conspecific or interspecific brood parasitism either in Tits or Flycatchers. Answering the question of why some cavity nesters apparently did coevolve with Cuckoos (Great Tits) but others most likely did not (Blue Tits, Collared Flycatchers) will require additional studies, both intraspecific (different populations of the same species) and interspecific (so far untested species of tits and flycatchers). A good candidate trait to explain this variation is nest architecture, namely nest*

*entrance size and the size of the cavity itself. Such effects have not been tested so far even in artificial nest boxes and could manifest especially in natural cavities which, however, have not yet been studied in the context of brood parasite–host coevolution at all.*

**Keywords:** brood parasitism, cavity nesting, egg discrimination, metareplication, nest defence

## ÚVOD

Kukačka obecná (*Cuculus canorus*) je hnízdním parazitem desítek druhů pěvců, kteří si staví otevřená hnízda a krmí mláďata drobným hmyzem a jinými bezobratlými (Davies 2000). Nicméně některé druhy se těmito obecným charakteristikám typického kukaččího hostitele vymykají. Například drozdi zpěvní (*Turdus philomelos*) krmí kukačku převážně žížalami a měkkýši a kukaččí mládě na této neobvyklé potravě nejen přežije, ale dokonce prospívá lépe než na hmyzí potravě u běžných hostitelů (Grim 2006a). Naopak lejsek bleděmodrý (*Eumyias thalassinus*) v Číně krmí kukačku hmyzem, ale parazitické mládě stejně nepřežije, pravděpodobně v důsledku nestravitelnosti silně sklerotizované hmyzí kořisti (Yang et al. 2013). Rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*) je sice dutinovým hnízdičem, ale přesto dnes patří mezi nejběžnější hostitele kukačky v severní Evropě (Thomson et al. 2016) a přinejmenším v minulosti i ve střední Evropě (Čapek 1896). Najdeme tedy hostitele, kteří výše uvedené charakteristiky typického kukaččího hostitele nesplňují, a přesto jsou parazitováni, a stejně tak i druhy, kteří tyto předpoklady splňují, ale parazitování nejsou. Zdá se tedy, že kritéria vhodnosti hostitele nelze jednoduše zobecňovat. Takovýto pohled pak znamená, že pro pochopení výběru hostitele kukačkou je třeba testovat nejen „modelové druhy“, ale všechny dostupné potenciální ptačí hostitele (tj. metareplikace: Johnson 2002).

Učebnicovým příkladem nevhodných hostitelů jsou dutinová hnízdi-

či, především sýkory (Paridae) a lejsci (Muscicapidae). Předpokládá se, že velikost vletového otvoru (a případně i omezená velikost vnitřního prostoru dutiny) brání samici kukačky v kladení a znemožňuje mláděti kukačky ve vylétnutí (Davies 2000). Architektura hnízda by tedy měla znemožnit dlouhodobé koevoluční interakce mezi hnízdním parazitem a hostitelem. Absence přírodního výběru, který by zvýhodnil evoluci odmítání cizích vajec, což je nejčastější obrana hostitelů proti kukačce, by tedy měla způsobit, že dutinová pěvci budou přijímat všechna cizí vejce. Starší experimentální data skutečně tuto domněnku potvrdila – dutinová hnízdiči, konkrétně některé sýkory a lejsci, cizí vejce neodmítali (Davies & Brooke 1989, Moksnes et al. 1991). Tento závěr však nepodpořila recentní studie 12 eurasijských populací sýkory koňadry (*Parus major*), která odhalila, že některé populace odmítaly až 100 % cizích vajec (Liang et al. 2016). Ačkoli cizí vejce odmítaly především asijské populace, i sýkory z jedné z evropských populací odmítaly cizí vejce velice často (35 %; Norsko). Přitom odmítání simulovaného kukaččího parazitismu nebylo možné vysvětlit jako vedlejší produkt selekce ze strany konspecifického parazitismu, tedy situace, kdy se navzájem parazitují příslušníci stejného druhu (Samas et al. 2014). Obrovská proměnlivost v reakcích různých populací sýkory koňadry na cizí vejce (frekvence odmítání od 0 do 100 %) tedy znamená, že podobně jako u mezidruhového výběru hostitele kukačkou (viz výše) nelze jednoduše zobecňovat ani vnitrodruhově,

tedy mezi různými populacemi stejného hostitele (viz také Møller & Soler 2012).

Nejen u sýkory koňadry, ale i u dalších dutinových druhů (např. lejsků černohlavý, *Ficedula hypoleuca*, šoupálek dlouhoprstý, *Certhia familiaris*), jsou doloženy případy kukaččího parazitismu (Moksnes & Røskoft 1995), včetně úspěšného vyvedení kukaččích mláďat (Grim et al. 2014b). Navíc mláďata kukačky vychovaná koňadrou dosahují vyšší hmotnosti před vylétnutím než u jakéhokoli běžného hostitele kukačky (Grim 2006a, Grim et al. 2014b). Proto je důležité testovat reakce dalších dutinových pěvců na simulovaný parazitismus – o reakcích dutinových hnízdičů prakticky nic nevíme (Davies & Brooke 1989, Moksnes et al. 1991) a bez základních experimentálních dat napříč druhy a populacemi ani nelze testovat případné fylogenetické koreláty a příčiny mezi- a vnitrodruhové proměnlivosti jejich reakcí.

V této studii jsem proto testoval reakce dvou dutinových hnízdičů, sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) a lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), na parazitismus simulovaný jak ve stadiu vajec (vlození cizího vejce do hnízda hostitele), tak i přítomností dospělého parazita (prezentace vycpaniny kukačky u hnízda hostitele). Studovat reakce potenciálních hostitelů na různá ontogenetická stádia parazita je důležité (Grim et al. 2011), protože absenci parazitismu lze vysvětlit obranou hostitele ve kterémkoli vývojovém stadiu, ať už vajec (Procházka & Honza 2003), mláďat (Grim 2006b) nebo dospělců (Lovászi & Moskát 2004). Dutinově hnízdičím druhům byla zatím v souvislosti s parazitismem kukačkou obecnou věnována velmi omezená pozornost (Davies & Brooke 1989, Moksnes et al. 1991). Pokud byly sýkory modřinky a lejski bělokrčí ve střední Evropě alespoň v minulosti v interakci s kukačkou obecnou, predikoval jsem,

že budou v České republice schopni odmítnout alespoň část cizích vajec, budou agresivní vůči atrapě dospělé kukačky a dokáží jí rozpoznat od jiného druhu vetřelce u hnízda. Dále jsem testoval, jestli dokáží oba druhy rozpoznat cizí konspecifická vejce, protože hnízdní parazitismus příslušníky stejného druhu je alternativní evoluční tlak, který může také vést k evoluci schopnosti odmítnout cizí vejce (např. Samas et al. 2014).

## MATERIÁL A METODIKA

### Pokusy s vejci

Většinu dat z celkového vzorku pro sýkoru modřinku ( $n = 102$  hnízd) i lejska bělokrkého ( $n = 40$  hnízd) jsem získal s pomocí spolupracovníků (viz Poděkování) v letech 2009 a 2010 na lokalitě Velký Kosíř (cca 15 km západně od Olomouce: 49°32' N, 17°04' E; viz Krist 2009). Část dat získali spolupracovníci na lokalitách poblíž Grygova (cca 8 km jižně od Olomouce: 49°31' N, 17°19' E; J. Matrková,  $n = 14$ ; viz Matrková & Remeš 2012), Šumperka (cca 50 km severně od Olomouce: 50°00' N, 16°59' E; P. Kovařík,  $n = 2$ ; viz Liang et al. 2016) a Hynkova (cca 10 km severně od Olomouce: 49°40' N, 17°10' E; S. Bureš,  $n = 1$ ; Bureš & Weidinger 2003). Vyloučení těchto dat získaných na jiných lokalitách by nemělo žádný vliv na výsledky této studie (cca 90 % dat pochází z Velkého Kosíře). Hnízdní budky měly průměr vletového otvoru 32 mm a vnitřní rozměry 11 cm (šířka) × 12 cm (hloubka) × 24 cm (výška).

Reakce hostitelů často závisejí na zbarvení vejce (např. Davies & Brooke 1989, Fig. 2 ve studii Hauber et al. 2015). Proto přijetí určitého typu vejce nutně neznamená, že hostitel si nevytvořil schopnost odmítnout cizí vejce; absence odmítání jednoho typu vejce tedy není důkazem absence koevolučních interakcí mezi hostitelem a parazitem (Grim

2005a,b). Abych zvýšil šanci detekovat existující schopnost odmítání cizích vajec, použil jsem několik různě zbarvených typů vajec v rámci proměnlivosti ptačích vajec na barevné škále od modré po hnědou (Hanley et al. 2015a). Tato experimentální vejce byla různou měrou podobná vejším hostitelů (vejce sýkory modřínky jsou skvrnitá na světlém podkladě, vejce lejska černohlavého jsou bledě modrá a bez skvrnění). Použil jsem stejné modely vajec, jaké použili Liang et al. (2016) u sýkory koňadry. Všechny modely vyrobila stejná osoba (A. Antonov), proto jsou výsledky z této studie přímo kvantitativně srovnatelné s výsledky studie Lianga et al. (2016). Velikost těchto modelů (17,0 × 12,0 mm; pozn.: velikost modelů je ve studii Liang et al. 2016 uvedena chybně – namísto skutečné velikosti modelů je omylem uvedena velikost vajec kukačky obecné) byla podobná průměrné velikosti vajec hostitelů ve studijní populaci

na Velkém Kosíři (vlastní nepublikovaná data, vždy jedno náhodně vybrané vejce na snůšku, tj. bez pseudoreplikace *sensu* Hurlbert 1984; sýkora modřínka: 15,5 × 12,0 mm, n = 69; lejska bělokrký: 17,8 × 13,3 mm, n = 38). Do hnízd sýkory modřínky jsem vkládal modely zbarvené čistě bíle nebo světle modře (viz Fig. 2 ve studii Liang et al. 2016). Do hnízd lejska bělokrkého jsem vkládal vejce zbarvené čistě bíle nebo hnědě. Dále jsem použil konspicivní vejce (pro oba druhy hostitelů), která jsem získal z jiných stejně starých aktivních snůšek na stejné lokalitě. Nakonec jsem v některých snůškách jedno z vlastních vajec sýkory modřínky přemaloval tmavě modrým netoxickým fixem (obr. 1; viz také Hauber et al. 2014, 2015). Ačkoli se z hlediska lidského zraku některé uvedené barvy podobají vejším hostitele a jiné se výrazně odlišují, záměrně se vyhýbám používání termínů „mimetický“, „nemimetický“ či „mimikry“ (viz diskuzi v práci Grim 2005b).



**Obr. 1.** Experimentální vejce v hnízdě sýkory koňadry (*Parus major*; stejným způsobem byla přemalována vejce sýkory modřínky, *Cyanistes caeruleus*) – jedno z vajec původně nakladených hostitelem je přemalováno tmavě modře netoxickým fixem. Foto T. Grim.

**Fig. 1.** An experimental egg in a nest of the Great Tit (*Parus major*; experimental eggs in nests of the Blue Tit, *Cyanistes caeruleus*, were painted identically) – one of the eggs originally laid by the host has been painted dark blue with a non-toxic marker. Photo by T. Grim.

Hnízda jsem experimentálně manipuloval během kladení, nebo v časně inkubaci, protože většina hostitelů hnízdních parazitů reaguje na cizí vejce stejným způsobem, ať už se cizí vejce objeví v hnízdě během kladení hostitele, nebo až v době inkubace (Grim et al. 2014a). Hnízda jsem pak kontroloval po dobu následujících šesti dnů (standardní perioda pro sledování reakcí hostitelů kukačky na cizí vejce; Moksnes et al. 1991), zpravidla každý druhý den. Řada modelů nebo přemalovaných vajec zůstala v hnízdě i po skončení šestidenního období, ale ani poté nedošlo k vyhození žádného z nich (prodloužení expoziční periody by tedy nemělo vliv na výsledky této studie). Během kontrol jsem spočítal vejce a nově nakladená vejce jsem pomocí tenkého netoxického lihového fixu označil drobným číslem na tupém pólu (obr. 1). Každé hnízdo jsem použil pouze jednou a pouze pro jeden typ experimentálního zásahu; typ experimentálního zásahu (včetně kontrolních hnízd; viz níže) pro dané hnízdo jsem zvolil náhodně (hodem mincí), abych zajistil, že případné rozdíly v reakcích na různé typy zásahů nebudou vedlejším důsledkem jakýchkoli nekontrolovatelných vnitro-sezónních změn (*interspersión*; Hurlbert 1984).

Hostitelé hnízdních parazitů na cizí vejce reagují buď jejich vyhozením z hnízda (*ejection*), nebo opuštěním celého hnízda (Davies & Brooke 1989, Moksnes et al. 1991, Grim et al. 2011). Opuštění parazitovaného hnízda však nemusí být specifická reakce proti parazitismu, ale reakce na jiné faktory (pochází, vyrušení, vyčerpání, ztráta partnera apod.; Samas et al. 2014). Proto jsem náhodně vybranou část hnízd (tab. 1) kontroloval podobným způsobem a podobně často jako experimentální hnízda, ale nevkládal jsem do nich cizí vejce ani nepřemalovával vlastní vejce hostitele. Hnízdo jsem pokládal za opuštěné, pokud byla vejce studená a nezjistil jsem přítomnost rodičů v okolí hnízda při několika kontrolách po sobě v období alespoň jednoho týdne od poslední kontroly, kdy bylo hnízdo aktivní.

Během kontrol jsem také hodnotil, zda nedošlo k vnitrodruhovému parazitismu. Kritériem bylo nakladení dvou vajec do stejného hnízda během jednoho dne (Yom-Tov 1980).

### Pokusy s vycpaninami

Všechna data z pokusů s vycpaninami pocházejí z hnízdní sezóny 2010 z Velkého Kosíře (viz výše). Všechny

**Tab. 1.** Reakce (% opuštěných hnízd) sýkory modřínky a lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) na cizí vejce (simulovaný hnízdní parazitismus). \* Zahrnuje jediný zjištěný případ selektivního vyhození cizího vejce (tj. bez opuštění hnízda).

**Table 1.** Responses (% of deserted nests) of Blue Tits and Collared Flycatchers (*Ficedula albicollis*) to foreign eggs (simulated brood parasitism). \* Includes a single case of selective ejection of the foreign egg (i.e., without nest desertion).

pokusná skupina / <i>treatment</i>	sýkora modřínka / <i>Blue Tit</i>	lejska bělokrký / <i>Collared Flycatcher</i>
kontrola / <i>control</i>	8,7 (n = 46)	7,7 (n = 13)
konspecifické vejce / <i>conspecific egg</i>	0,0 (n = 23)	0,0 (n = 8)
modrý model / <i>blue model</i>	5,9 (n = 17)	-
modré konspecifické vejce / <i>blue conspecific egg</i>	11,1 (n = 9)*	-
bílý model / <i>white model</i>	0,0 (n = 7)	0,0 (n = 9)
hnědý model / <i>brown model</i>	-	0,0 (n = 10)

pokusy provedl konzistentně S. Skořepa podle instrukcí autora tak, aby byly výsledky metodologicky srovnatelné s předešlými studii (např. Grim et al. 2011). Pokud na daném hnízdě také probíhal pokus s vejcem, byl pokus s vycpaninou proveden až po jeho skončení, protože prezentace dospělé kukačky u hnízda může u některých hostitelů zvýšit jejich schopnost poznat a odmítnout cizí vejce (Davies & Brooke 1989, Moksnes et al. 1991).

Pokus byl proveden párově, tj. na každém testovaném hnízdě byla vystavena vycpanina hnízdního parazita a kontrolního druhu. Pořadí bylo znáhodněno (určeno hodem mincí) a druhá vycpanina byla prezentována v odstupu dvou hodin, aby nedošlo k habituaci nebo naopak sensitizaci (Grim 2005a). Hostitelé měli možnost reagovat na vycpaninu kukačky a sojky obecné (*Garrulus glandarius*). Sojka sloužila jako kontrola, tedy pro zjištění, zda případná absence agresivity vůči kukačce je důsledkem specifického rozpoznání kukačky, nebo důsledkem celkově nízké reaktivity testovaných ptáků vůči jakýmkoli vetřelcům u hnízda (viz také Grim et al. 2011).

Vycpanina byla umístěna na tyč tak, aby byla v rovině s vletovým otvorem, přibližně 0,5 m od něj a zobákem směřovala ke vchodu do budky. Po návratu alespoň jednoho z majitelů hnízda byly reakce sledovány po dobu 5 minut, přičemž pozorovatel byl ukryt cca 20 m daleko v maskovacím krytu, který byl postaven těsně před pokusem (Krist & Grim 2007). Reakce byly hodnoceny na ordinální škále podle předešlých studií (Moksnes et al. 1991, Grim et al. 2011): 1 = bez agrese (tj. hostitelé vycpaninu ignorovali), 2 = varovné volání (tj. hostitelé varovně volali směrem k vycpanině), 3 = mobbing (tj. hostitelé nalétávali na vycpaninu, ale bez fyzického kontaktu), 4 = útok (tj. hostitelé vycpaninu přímo

fyzicky kontaktovali). Pro analýzu byla použita nejvyšší dosažená kategorie intenzity reakce.

### Statistické zhodnocení dat

Reakce sýkor a lejsků v experimentech s vejci byly velice slabé – pouze jediné vejce bylo selektivně vyhozeno (sýkorou modřinkou) a také k opouštění hnízd došlo jen velmi vzácně (u obou druhů). Vzhledem k této omezenosti až absenci proměnlivosti v datech nemělo smysl data analyzovat statisticky.

Naopak reakce na vycpaniny byly dostatečně proměnlivé, aby je bylo možno statisticky analyzovat. Vzhledem k rozložení odpovědi ( $y$  = reakce na ordinální škále) a párovému uspořádání pokusu (vycpanina parazita i kontrolního druhu byla prezentována na stejném hnízdě) jsem použil zobecněné lineární smíšené modely (funkce `clmm`, balíček `ordinal` ve statistickém software R 3.3.1; R Development Core Team 2016). Identitu hnízda jsem zahrnul jako náhodný kategorický efekt. Celkový (výchozí) model zahrnoval prediktory „vycpanina“ (kategorický: kukačka vs. sojka), „pořadí“ (pořadí prezentace dané atrapy, ordinální: 1. vs. 2.), „datum“ (v sezóně, kontinuální) a „stáří hnízda“ (ve dnech od snesení prvního vejce, kontinuální). Celkový model jsem zjednodušil pomocí zpětné eliminace nevýznamných členů (Grafen & Hails 2002). Ponechání ostatních prediktorů v modelu (Forstmeier & Schielzeth 2011) by nemělo žádný vliv na závěry této studie. Hlavní zájmový prediktor („vycpanina“) zůstal v modelu až do posledního kroku (viz Grim et al. 2011).

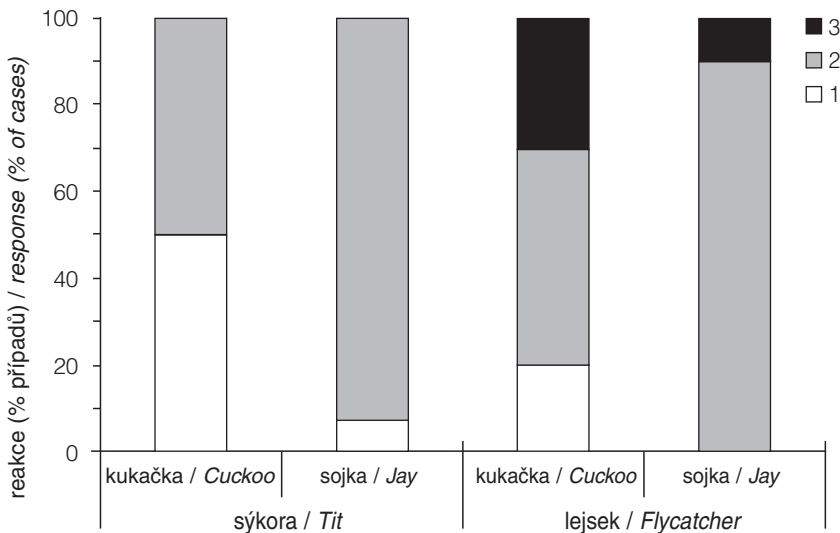
### VÝSLEDKY

Na simulovaný hnízdní parazitismus sýkory modřinky ani lejsci bělokrci téměř nereagovali; pouze jediné vejce bylo se-

**Tab. 2.** Výsledky zobecněného lineárního smíšeného modelu vysvětlujícího proměnlivost v reakcích hostitelů na vycpaninu kukačky obecné u hnízda. Odhady parametrů a statistické výsledky pro každý prediktor jsou uvedeny na základě zpětné eliminace nevýznamných členů. Hlavní zájmový prediktor („vycpanina“) zůstal v modelu až do posledního kroku. Referenční hladina pro prediktor „vycpanina“ je „sojka“.

**Table 2.** Results of the generalized linear mixed model explaining variation in host responses to dummy Cuckoos nearby the host nest. Parameter estimates and statistics for each predictor are from the backward elimination procedure. The main predictor of interest (“dummy”) was kept in the model until the last step. Reference level for the “dummy” predictor is “Jay”.

prediktor / predictor	sýkora modřinka / Blue Tit			lejsek bělokrký / Collared Flycatcher		
	odhad / estimate ± SE	z	p	odhad / estimate ± SE	z	p
vycpanina / dummy	-16,8 ± 11,3	-1,49	0,14	0,0 ± 1,1	0,02	0,98
pořadí / order	1,5 ± 4,4	0,33	0,74	0,8 ± 0,9	0,96	0,34
datum / date	-1,0 ± 1,0	-1,0	0,30	-0,5 ± 0,8	-0,68	0,49
stáří hnízda / nest age	0,1 ± 0,9	0,1	0,92	0,1 ± 0,3	0,33	0,74



**Obr. 2.** Reakce potenciálních dutinových hostitelů na vycpaniny kukačky obecné (*Cuculus canorus*; hnízdní parazit) a sojky obecné (*Garrulus glandarius*; kontrola) u hnízd sýkory modřinky ( $n = 14$ ) a lejseka bělokrkého ( $n = 10$ ). Reakce hodnoceny na ordinální škále: 1 = bez agrese, 2 = varovné volání, 3 = mobbing.

**Fig. 2.** Responses of potential cavity nesting hosts towards dummies of the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*; brood parasite) and Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*; control) at the nests of the Blue Tit ( $n = 14$ ) and Collared Flycatcher ( $n = 10$ ). Responses were measured at ordinal scale: 1 = no aggression, 2 = alarm calls, 3 = mobbing.

lektivně odstraněno sýkorou modřinkou. Sýkory modřinky jen vzácně opustily některá hnízda a frekvence odmítání byly prakticky stejné v experimentálních skupinách jako v kontrolní skupině (~0–10 % napříč pokusnými skupinami; tab. 1). Z toho plyne, že opuštění některých hnízd s experimentálními vejci nebylo výsledkem selektivního odmítnutí cizího vejce, ale jiných příčin. Lejscí bělokrcí neopustili žádná experimentální hnízda; jediné opuštěné hnízdo bylo kontrolní (tab. 1). Ani u jednoho z hostitelů jsem nezjistil chyby při rozpoznávání (*recognition errors*), tj. chybné vyhození vlastního vejce a přijetí cizího vejce. Stejně tak jsem ani u sýkory ani u lejska nezaznamenal žádný případ, který by bylo možné interpretovat jako vnitrodruhový či mezidruhový parazitismus.

Reakce sýkor modřinek na kukačku byla slabá, polovina testovaných párů vycpaninu úplně ignorovala, druhá polovina pouze vydávala varovná volání (obr. 2). Modřinky na kukačku reagovaly podobně slabě jako na kontrolní vycpaninu sojky (tab. 2). Reakce lejsků bělokrkých byly také slabé (tj. bez přímého fyzického kontaktu), ale o něco silnější než u modřinek: alespoň část lejsků na kukačku nalétávala a většina vydávala varovná volání (obr. 2). Reakce lejsků se co do intenzity průměrně nelišily mezi kukačkou a sojkou (tab. 2).

## DISKUSE

Sýkory modřinky i lejscí bělokrcí reagovali na simulovaný parazitismus velmi slabě. Cizí vejce téměř bez výjimky přijali a na vycpaninu dospělého parazita reagovali mírně, bez přímého kontaktu. U sýkory modřinky jsem nezjistil žádný případ vnitrodruhového parazitismu, což potvrzuje předešlá zjištění, že parazitismus v rámci druhu je u sýkory modřinky velmi vzácný (Vedder et al.

2007, Griffith et al. 2009). Podobně jako v předešlých studiích (Kempenaers et al. 1995) nebyla absence vnitrodruhového parazitismu důsledkem odmítnutí konkrétních vajec. U lejska bělokrkého jsem také nezaznamenal žádný případ konkrétního parazitismu a ke stejnému závěru vedla i analýza molekulárních dat ze stejné populace (Krist et al. 2005). Nezjistil jsem také žádný případ, který by šlo interpretovat jako mezidruhový parazitismus či uzurpaci hnízda (viz Paclík 1998, Grim et al. 2014b).

Závěry této studie lze pokládat za přinejmenším stejně hodnověrné jako u předešlých prací, neboť velikosti vzorků jsou vyšší v této než předešlých studiích. Ve Velké Británii (Davies & Brooke 1989) sýkory modřinky vždy přijaly čtyři různé typy experimentálních vajec ( $n = 3$  pro každý typ, tj. celkové  $n = 12$  hnízd), které byly neskrvnité (s čistě modrým podkladem), nebo skvrnité (s podkladem šedobílým, hnědošedým, nebo zelenavým). V Norsku (Moksnes et al. 1991) sýkory modřinky přijaly všechna ( $n = 12$ ) vejce, která byla skvrnitá s šedo-hnědým podkladem. Sýkory modřinky v Norsku (Moksnes et al. 1991) také nevykazovaly žádnou agresivitu vůči vycpanině kukačky u hnízda, ale velikost vzorku byla omezená ( $n = 4$ ).

U lejska bělokrkého nebyla před provedením této studie testována reakce ani na cizí vejce, ani na vycpaninu kukačky. Jeho blízký příbuzný, lejssek černohlavý, neodmítl v Norsku žádná cizí vejce ( $n = 13$ , skvrnitá s šedo-hnědým podkladem; Moksnes et al. 1991). Ve Velké Británii (Davies & Brooke 1989) tento druh odmítl pouze jediné vejce ze tří různých typů cizích vajec ( $n = 5$  pro každý typ, tj. celkové  $n = 15$ ). Lejscí černohlaví v Norsku (Moksnes et al. 1991) také neprojevovali žádnou agresivitu vůči vycpanině kukačky u hnízda, ale velikost vzorku byla malá ( $n = 3$ ).



Přijímání cizích vajec sýkorami modřinkami a jejich nízká agresivita vůči kukačce v České republice tedy podporuje dřívější závěry z Velké Británie (Davies & Brooke 1989) a Norska (Moksnes et al. 1991) a zároveň rozšiřuje obecnost závěrů těchto předešlých studií (viz použití jiných typů barev cizích vajec v této studii). Zjištění ohledně odmítání cizích vajec lejskem bělokrkým a jeho obraně hnízda proti kukačce nelze přímo vnitrodruhově srovnat, protože žádné předešlé studie na tomto druhu nebyly publikovány. Nicméně blízké příbuzný lejsk černohlavý se chová podobně, přinejmenším v západní (Davies & Brooke 1989) a severní Evropě (Moksnes et al. 1991).

Reakce vůči vejším i dospělému parazitovi nebyly ani u sýkor ani u lejsků ovlivněny žádnými ze zahrnutých matoucích proměnných (datum v sezóně, stáří hnízda apod.). Nedávná studie (Hanley et al. 2015b) však zjistila, že některé druhy hostitelů mohou odmítat cizí vejce častěji, pokud samice zahlédne experimentátora u hnízda. Toto zjištění bylo publikováno až několik let poté, co jsem s pomocí spolupracovníků sbírala data pro tuto studii (2009–2010), proto jsem daný faktor (přítomnost/nepřítomnost hostitele během založení experimentu) nezohlednil. Nicméně jak sýkory modřinky, tak lejsci bělokrčí prakticky neodmítali žádná cizí vejce, což vylučuje potenciální matoucí vliv přítomnosti/nepřítomnosti hostitele při započetí pokusu s vejcem.

Na základě nových znalostí se tedy zdá, že mezi dutinovými hnízdiči bude existovat dříve nečekaná proměnlivost v jejich reakcích na simulovaný parazitismus. Zatímco sýkory koňadry mohou v některých populacích silně odmítat vejce (Liang et al. 2016), včetně některých populací v České republice (T. Grim & P. Samaš nepubl.), sýkory modřinky a lejsci bělokrčí nejeví takovou schopnost

v žádné ze zatím studovaných populací. Jaké jsou příčiny těchto rozdílů je nejasné. Počet nálezů parazitismu je vyšší u sýkory koňadry než u sýkory modřinky, a to jak ve stádiu inkubace (Moksnes & Røskaft 1995), tak i mláďat (Grim et al. 2014b). Sýkora modřinka v důsledku mezidruhové kompetice (Dhondt & Adriaensen 1999) typicky obývá dutiny s menším vletovým otvorem a vnitřním prostorem než sýkora koňadra, ale dat z přirozených dutin je zatím velmi málo (Wesołowski 2007).

Tvar a velikost přirozených dutin je proměnlivější než u umělých hnízdních budek (Wesołowski 2007). Právě vyšší variabilita ve velikosti a tvaru přirozených dutin by mohla umožnit přístup samici kukačky a vylétnutí jejího mláděte alespoň u větších přirozených dutin. Umělé budky mají zpravidla příliš malé vletové otvory (32 mm v této studii) na to, aby mohly kukačky do dutin klást a z nich vyletovat. Například Löhrl (1979) zjistil, že minimální průměr vletového otvoru, který dovolí kukaččímu mláděti vylétnout, je 50 mm. Pokud by samice kukačky nakladla do budky s malým otvorem, její mládě by nemohlo vylétnout, k čemuž občas přirozeně dochází (např. Hejl-Mračovský 1979). Navíc se zdá, že architektura hnízda (sklon stěn hnízdního důlku) a případně jeho umístění uvnitř dutiny omezuje schopnost kukaččího mláděte vytlačit vejce a mláďata hostitele (Grim et al. 2009a, 2011, 2014b), což vede ke společnému soužití mláďat kukačky a hostitele. Sdílení rodičovské péče je pro parazitické mládě zpravidla fatální (Grim et al. 2009b, 2011). Z toho plyne, že výdaje na výchovu takového kukaččího mláděte jsou minimální, což by dále snižovalo selekční tlak na evoluci hostitelské obrany proti parazitovi. Potenciální koevoluce hnízdní parazit–hostitel by tedy zanikla už v první

generaci a tím by se vysvětlila absence odmítání cizích vajec.

Malé otvory umělých budek by také mohly snižovat úroveň světelných podmínek tak, že by omezily nebo dokonce znemožnily potenciálním dutinovým hostitelům rozpoznat a odmítnout cizí vejce (Langmore et al. 2005). Podle této hypotézy by konkrétní jedinec hostitele byl schopen poznat a odmítnout cizí vejce, ale pouze za dostatečného osvětlení; pokud by zahnízdil v příliš tmavé dutině, nemohl by tuto schopnost realizovat (viz také Reynolds et al. 2009). Přijímání cizích vajec v tmavých prostorech umělých budek by tedy bylo výsledkem fenotypové plasticity a nikoli důsledkem absence rozpoznávacích schopností. Tato hypotéza predikuje, že pouze jedinci hnízdící v budkách s dostatečně velkými vletovými otvory (např. 70 mm; Grim et al. 2014b) by byly schopny odmítnout cizí vejce. V budoucnu bude třeba provést studie, které by manipulovaly velikostí vletového otvoru a tím i světelné podmínky v hnízdní kotlince, kde dochází k rozpoznávání vajec.

Dále je třeba vzít v úvahu, že na prostá většina populací dutinových hnízdičů nehnízdí v umělých budkách, ale v přirozených dutinách. Proto je v přirozených dutinách mnohonásobně větší potenciál pro interakci parazit-hostitel. Lejsek černohlavý, který hnízdí ve srovnatelně velkých dutinách jako lejsek bělokrký (Walankiewicz 1991, Czeszczewik & Walankiewicz 2003), byl mezi dutinovými hnízdiči v minulosti jedním z nejčastěji zdokumentovaných hostitelů kukačky v severní Evropě (Liang et al. 2016). Zda je současná absence odmítání cizích vajec u obou druhů lejsků jen vedlejším produktem výzkumu omezeného na umělé dutiny, je nejasné. V každém případě nám v současné době stále chybí data, která by umožnila rozhodnout, jak velký

vliv má proměnlivá architektura přirozených hnízdních dutin různých druhů a populací na možnost kontaktu mezi kukačkou a dutinovými hnízdiči.

Vliv by mohl mít i průběh hnízdění, kdy podstatná část prvních hnízdění sýkor je načasována příliš brzy na to, aby je migrující kukačky stačily parazitovat. Nicméně druhá a náhradní hnízdění jsou alespoň v některých oblastech dostatečně častá i v době, kdy kukačky stále kladou (P. Samaš, T. Grim, nepublikovaná data z Finska a České republiky). Kromě toho má slabší překryv načasování reprodukce parazita a hostitele překvapivě malý vliv na koevoluční interakce v jiných hostitelsko-parazitických systémech (Gill 1998).

Na základě současných - a zatím velmi omezených - znalostí je tedy předčasné se pouštět do spekulativních vysvětlení zjištěných mezidruhových rozdílů. Přínosnější budou studie, které se pokusí metareplikovat (Johnson 2002) experimenty s vejci a vycpaninami na dalších druzích eurasijských sýkor a lejsků a také v dalších populacích už testovaných druhů. Zásadní bude také zjistit, zda jsou sýkory a lejsci schopni dobře vykrmit mládě kukačky do jeho samostatnosti: pokud např. lejsek bělokrký nedokáže dostatečně zásobovat potravou obří kukaččí mládě, nemůže za přirozených podmínek probíhat koevoluce kukačka-lejsek ani v populacích, kde by byly dutiny pro kukačku přístupné, např. tak jako jsou pro kukačky parazitující rehky zahradní v současnosti (Thomson et al. 2016) a jako byly pro kukačky snářejší k lejskům černohlavým v minulosti (Liang et al. 2016). Všechna publikovaná data zatím pocházejí z umělých budkových populací a zůstává tedy otevřenou otázkou, zda se podaří mezidruhové a mezipopulační rozdíly v reakcích na simulovaný parazitismus vysvětlit architekturou přirozených hnízd.

## PODĚKOVÁNÍ

Za pomoc v terénu si zaslouží poděkování S. Bureš, P. Kovařík, M. Krist, J. Matrková, P. Samaš a S. Skořepa. Modely vajec vyrobil A. Antonov. V době terénní práce můj výzkum podpořil Human Frontier Science Program (RGY69/2007), v době práce na rukopise pak Grantová agentura České republiky (P506/12/2404) a Human Frontier Science Program (RGY83/2012). Za konstruktivní připomínky k rukopisu děkuji anonymnímu recenzentovi, neanonymnímu recenzentovi P. Adamíkovi a šéfredaktorovi M. Paclíkovi.

## SUMMARY

*Two species of cavity nesters (Blue Tit, Cyanistes caeruleus, Collared Flycatcher, Ficedula albicollis) responded weakly to simulated brood parasitism by the Common Cuckoo (Cuculus canorus). Specifically, both potential host species accepted any of several experimental egg types (differing in colour but not spotting; Fig. 1.), even those highly dissimilar from the host's own eggs (as perceived by human eyes). Desertion rates (0–10%) were similar between control (non-manipulated) nests and nests parasitized experimentally (Table 1). Also the responses of the two species to Cuckoo dummies presented nearby active nests were very weak, with no individuals physically attacking the dummy (Table 2, Fig. 2). I did not find any case of conspecific brood parasitism in any of the two host species, using the criterion of two eggs laid per single day. I also did not detect any case of interspecific brood parasitism or nest usurpation (take-over) in either Tits or Flycatchers.*

*Findings from Blue Tits obtained in this study are similar to those from Blue*

*Tit populations in Western and Northern Europe. I did not find any comparable results from Collared Flycatchers which have never been tested before as for their responses to experimental egg parasitism or Cuckoo dummies. Closely related Pied Flycatchers (Ficedula hypoleuca) were previously shown to accept foreign eggs and responded weakly to Cuckoo dummies. These findings contrast with those from a recent study which detected surprisingly high foreign egg rejection rates in another typical cavity nester, the Great Tit (Parus major).*

*Why were some cavity nesters apparently involved in coevolution with Common Cuckoos (Great Tits) but other cavity nesters apparently were not (Blue Tits, Collared Flycatchers)? The size of nest entrance was hypothesized to prevent Cuckoo vs. cavity nesting passerines coevolution but this hypothesis is not in line with findings from recent studies of Great Tits. The main gap in our understanding is the lack of data from natural cavities (as opposed to artificial nest boxes) – natural cavities have often much larger entrances that may allow Cuckoo females to lay and their nestlings to fledge. Such larger entrances also increase visibility inside the cavity and thus also a potential for hosts to recognize and reject foreign eggs. Clearly, solving the question which species of cavity nesters are suitable Cuckoo hosts and which are not calls for additional studies, both within species (different conspecific populations) and between species (species of tits and flycatchers that have not been tested so far) and, most crucially, in natural cavities.*

---

## LITERATURA

Bureš S. & Weidinger K. 2003: Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia* 137: 634–647.

- Czeszczewik D. & Walankiewicz W. 2003: Natural nest sites of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a primeval forest. *Ardea* 91: 221–230.
- Čapek V. 1896: Beiträge zur Fortpflanzungsgeschichte des Kuckucks. *Ornithologisches Jahrbuch* 7: 41–72, 102–117, 146–157, 165–183.
- Davies N. B. 2000. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. T. & A. D. Poyser, London.
- Davies N. B. & Brooke M. L. 1989: An experimental study of co-evolution between the Cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58: 225–236.
- Dhondt A. A. & Adriaensen F. 1999: Experiments on competition between Great and Blue Tit: effects on Blue Tit reproductive success and population processes. *Ostrich* 70: 39–48.
- Forstmeier W. & Schielzeth H. 2011. Cryptic multiple hypotheses testing in linear models: overestimated effect sizes and the winner's curse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 47–55.
- Gill B. J. 1998: Behavior and ecology of the Shining Cuckoo *Chrysococcyx lucidus*. In: Rothstein S. I. & Robinson S. K. (eds): *Parasitic Birds and Their Hosts: Studies in Coevolution*. Oxford University Press, New York: 143–151.
- Grafen A. & Hails R. 2002: *Modern Statistics for the Life Sciences*. Oxford University Press, Oxford.
- Griffith S. C., Barr I., Sheldon B. C., Rowe L. V. & Burke T. 2009: Egg patterning is not a reliable indicator of intraspecific brood parasitism in the Blue Tit *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Avian Biology* 40: 337–341.
- Grim T. 2005a: Host recognition of brood parasites: implications for methodology in studies of enemy recognition. *Auk* 122: 530–543.
- Grim T. 2005b: Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 69–78.
- Grim T. 2006a: Cuckoo growth performance in parasitized and unused hosts: not only host size matters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 716–723.
- Grim T. 2006b: The evolution of nestling discrimination by hosts of parasitic birds: why is rejection so rare? *Evolutionary Ecology Research* 8: 785–802.
- Grim T., Rutila J., Cassey P. & Hauber M. E. 2009a: The cost of virulence: an experimental study of egg eviction by brood parasitic chicks. *Behavioral Ecology* 20: 1138–1146.
- Grim T., Rutila J., Cassey P. & Hauber M. E. 2009b: Experimentally constrained virulence is costly for Common Cuckoo chicks. *Ethology* 115: 14–22.
- Grim T., Samaš P. & Hauber M. E. 2014a: The repeatability of avian egg ejection behaviors across different temporal scales, breeding stages, female ages and experiences. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68: 749–759.
- Grim T., Samaš P., Moskát C., Kleven O., Honza M., Moksnes A., Røskft E. & Stokke B. G. 2011: Constraints on host choice: why do parasitic birds rarely exploit some common potential hosts? *Journal of Animal Ecology* 80: 508–518.
- Grim T., Samaš P., Procházka P. & Rutila J. 2014b: Are tits really unsuitable hosts for the Common Cuckoo? *Ornis Fennica* 91: 166–177.
- Hanley D., Grim T., Cassey P. & Hauber M. E. 2015a: Not so colourful after all: eggshell pigments constrain avian eggshell colour space. *Biology Letters* 11: 20150087.
- Hanley D., Samaš P., Heryán J., Hauber M. E. & Grim T. 2015b: Now you see it, now you don't: flushing hosts prior to experimentation can predict their responses to brood parasitism. *Scientific Reports* 5: 9060.
- Hauber M. E., Samaš P., Anderson M. G., Rutila J., Low J., Cassey P. & Grim T. 2014: Life-history theory predicts host behavioural responses to experimental brood parasitism. *Ethology Ecology & Evolution* 26: 349–364.
- Hauber M. E., Tong L., Bán M., Croston R., Grim T., Waterhouse G. I. N., Shawkey M. D., Barron A. B. & Moskát C. 2015: The value of artificial stimuli in behavioral research: making the case for egg rejection studies in avian brood parasitism. *Ethology* 121: 521–528.
- Hejl-Mračovský F. 1979: Příspěvek k hnízdní-

- mu parazitismu kukačky obecné (*Cuculus canorus* L.). *Zprávy MOS* 1979: 115–118.
- Hurlbert S. H. 1984: Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187–211.
- Johnson D. H. 2002: The importance of replication in wildlife research. *Journal of Wildlife Management* 66: 919–932.
- Kempnaers B., Pinxten R. & Eens M. 1995: Intraspecific brood parasitism in two tit *Parus* species: occurrence and responses to experimental parasitism. *Journal of Avian Biology* 26: 114–120.
- Krist M. 2009: Short- and long-term effects of egg size and feeding frequency on offspring quality in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Journal of Animal Ecology* 78: 907–918.
- Krist M. & Grim T. 2007: Are blue eggs a sexually selected signal of female Collared Flycatchers? A cross-fostering experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 863–876.
- Krist M., Nádvorník P., Uvírová L. & Bureš S. 2005: Paternity covaries with laying and hatching order in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 6–11.
- Langmore N. E., Kilner R. M., Butchart S. H. M., Maurer G., Davies N. B., Cockburn A., Macgregor N. A., Peters A., Magrath M. J. L. & Dowling D. K. 2005: The evolution of egg rejection by cuckoo hosts in Australia and Europe. *Behavioral Ecology* 16: 686–692.
- Liang W., Møller A. P., Stokke B. G., Yang C., Kovařík P., Wang H., Yao C.-T., Ding P., Lu X., Moksnes A., Røskaft E. & Grim T. 2016: Geographic variation in egg ejection rate by Great Tits across 2 continents. *Behavioral Ecology* 27: 1405–1412.
- Lovászi P. & Moskát C. 2004: Break-down of arms race between the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) and Common Cuckoo (*Cuculus canorus*). *Behaviour* 141: 245–262.
- Löhr H. 1979: Untersuchungen am Kuckuck, *Cuculus canorus* (Biologie, Ethologie und Morphologie). *Journal für Ornithologie* 120: 139–173.
- Matrková J. & Remeš V. 2012: Environmental and genetic effects on pigment-based vs. structural component of yellow feather colouration. *PLoS ONE* 7: e36640.
- Moksnes A. & Røskaft E. 1995: Egg-morphs and host preference in the Common Cuckoo *Cuculus canorus*: an analysis of Cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology* 236: 625–648.
- Moksnes A., Røskaft E., Braa A. T., Korsnes L., Lampe H. M. & Pedersen H. C. 1991: Behavioural responses of potential hosts towards artificial Cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116: 64–89.
- Møller A. P. & Soler J. J. 2012: A coevolutionary framework based on temporal and spatial ecology of host-parasite interactions: a missing link in studies of brood parasitism. *Chinese Birds* 3: 259–273.
- Paclík M. 1998: Smíšená snůška sýkor koňadry (*Parus major*) a modřinky (*P. caeruleus*) v budce. *Panurus* 9: 117–119.
- Procházka P. & Honza M. 2003: Do Common Whitethroats (*Sylvia communis*) discriminate against alien eggs? *Journal für Ornithologie* 144: 354–363.
- R Development Core Team 2016: *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Reynolds S. J., Martin G. R. & Cassey P. 2009: Is sexual selection blurring the functional significance of eggshell coloration hypotheses? *Animal Behaviour* 78: 209–215.
- Samas P., Hauber M. E., Cassey P. & Grim T. 2014: Host responses to interspecific brood parasitism: a by-product of adaptations to conspecific parasitism? *Frontiers in Zoology* 11: 34.
- Thomson R. L., Tolvanen J. & Forsman J. T. 2016: Cuckoo parasitism in a cavity nesting host: near absent egg-rejection in a northern Redstart population under heavy apparent (but low effective) brood parasitism. *Journal of Avian Biology* 47: 363–370.
- Vedder O., Kingma S. A., von Engelhardt N., Korsten P., Groothuis T. G. G. & Komdeur J. 2007: Conspecific brood parasitism and egg quality in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Avian Biology* 38: 625–629.
- Walankiewicz W. 1991: Do secondary cavity nesting birds suffer more from competition for cavities or from predation in a pri-

- meval deciduous forest? *Natural Areas Journal* 11: 203–211.
- Wesołowski T. 2007: Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *Journal of Ornithology* 148: 395–405.
- Yang C., Stokke B. G., Antonov A., Cai Y., Shi S., Moksnes A., Røskaft E., Møller A. P., Liang W. & Grim T. 2013: Host selection in parasitic birds: are open-cup nesting insectivorous passerines always suitable Cuckoo hosts? *Journal of Avian Biology* 44: 216–220.
- Yom-Tov Y. 1980: Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55: 93–108.
- Došlo 7. srpna 2016, přijato 13. září 2016.  
*Received 7 August 2016, accepted 13 September 2016.*