

# **EVOLUČNÍ VÝZNAM KONSPECIFICKÉHO HNÍZDNÍHO PARAZITISMU U PTÁKŮ**

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra zoologie**



**Bakalářská práce**

**Romana Michálková**

**Laboratoř pro výzkum biodiverzity, Praha 2009**

Školitel: Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Jakub Kreisinger

# OBSAH:

Abstrakt	3
1. Úvod	4
1.1 Výhody pro parazita, nevýhody pro hostitele?	5
1.1.1 Nevýhody týkající se hostitele	6
1.1.2 Výhody týkající se hostitele	7
1.1.3 Výhody týkající se parazita	7
1.1.4 Nevýhody týkající se parazita	8
2. Evoluce konspecifického hnízdního parazitismu (CBP)	9
2.1 Adaptivní význam CBP	9
2.1.1 Hypotéza reprodukční chyby	11
2.1.2 Hypotéza náhodného parazitismu	11
2.1.3 Hypotéza špatné tělesné kondice	11
2.1.4 Hypotéza dobré tělesné kondice	12
2.1.5 Hypotéza dostupnosti hnízdního prostoru	12
2.1.6 Hypotéza věku a zkušenosti	12
2.1.7 Hypotéza rozložení rizika	13
2.1.8 Hypotéza ztráty hnízda	14
2.1.9 Hypotéza příbuzenské selekce	15
2.2 Rozpoznávací systém	16
2.3 Parazitismus versus kooperace	17
2.4 Koevoluce parazita a hostitele	19
2.5 Optimální velikost snůšky	21
3. Přehled hnízdního parazitismu u vrubozobých	24
Závěr	28
Poděkování	28
Literatura	29

## **ABSTRAKT**

Předmětem této bakalářské práce je konspecifický hnízdní parazitismus u ptáků, alternativní rozmnožovací taktika, kdy samice klade vejce do hnízda jiné samice stejného druhu, která mláďata vychovává. Parazitická samice se tak vyhne veškerým nárokům na rodičovskou péči, včetně inkubace a krmení. Bylo vysloveno několik hypotéz vysvětlujících adaptivní význam a evoluci hnízdního parazitismu. K objasnění tohoto vztahu byla navržena i možnost příbuznosti mezi hostitelem a parazitem. Cílem práce je shrnout dosavadní poznatky o tomto způsobu rozmnožování a poskytnout ucelený přehled názorů, proč se některé samice chovají paraziticky, jaké jim to přináší výhody a jak jsou stanovena pravidla této pomyslné hry mezi parazitem a hostitelem. Práce je členěna do tří kapitol. První kapitola se věnuje hnízdnímu parazitismu obecně, výhodám a nevýhodám parazitů i hostitelů. Druhá kapitola se zabývá evolucí konspecifického hnízdního parazitismu u ptáků a jeho adaptivním významem. Třetí kapitolu jsem zahrnula do práce z osobního zájmu a jedná se v ní o konspecifický parazitismus mezi vrubozobými.

## **ABSTRACT**

Object of this bachelor work is the conspecific brood parasitism (CBP) in birds, an alternative breeding tactic, when a female purposely lays eggs in the nest of other female of the same species that raises the offspring to independence. A parasitic female avoids all costs of parental care, including incubation and feeding. Several hypotheses have been suggested to explain an adaptive significance and evolution of CBP, including the host-parasite relatedness that has been suggested to promote the evolution of this tactic. In this work I provide a review of information about this way of reproduction and I give a coherent view of assessments, why some females behave parasitically, how profitable it is and how the rules of this play are determined. This work consists of three chapters. The first one deals with brood parasitism in general terms and benefits and costs both to parasites and to hosts. The second one explains the evolution of brood parasitism in birds, its adaptive significance and provides an overview of hypotheses suggested to explain CBP in birds. The last chapter is about brood parasitism in waterfowl, a model group for studies of CBP in birds.

# 1. ÚVOD

Hnízdní parazitismus je alternativní způsob reprodukce rozšířený u mnoha skupin ptáků (Davies, 2000), ale je dokumentovaný i u jiných živočišných taxonů zahrnujících ryby (Sato, 1986; Wisenden, 1999), obojživelníky (Summers & Amos, 1997) a hmyz (Loeb, 2003; Tallamy, 2005). Spočívá v kladení vajec parazitické samice do cizího, hostitelského, hnízda, přičemž původní samice se dále nepodílí na inkubaci ani další rodičovské péči.

Rozlišujeme 2 druhy parazitismu: (1) interspecifický = heterospecifický (interspecific brood parasitism, IBP), kdy samice jednoho druhu využívá jako hostitele pro svá mláďata samici druhu jiného a (2) intraspecifický = konspecifický (conspecific brood parasitism, CBP), při kterém dochází k parazitaci v rámci jednoho druhu. Dále je možné parazitismus dělit na obligátní a fakultativní. O obligátních parazitech hovoříme, pokud je to pro daný druh jediný způsob rozmnožování a jedinec si není schopen založit vlastní hnízdo, o které by se dále staral. Typickým příkladem je kukačka obecná (*Cuculus canorus*). Naopak fakultativní parazité využívají parazitismus jen příležitostně, často i za současného vlastního hnízdění (Cichon, 1996; Yom-Tov & Geffen, 2006). Mezi takové druhy patří většina kachen (Sayler, 1992).

Asi 1% ptačích druhů se rozmnožuje obligátně interspecifickým parazitismem (Payne, 1977). Obligátní parazité naprosto ztratili schopnost stavby hnízda a inkubace vajec, a jsou tím pádem zcela odkázáni na hostitele. Mezi takové druhy patří například američtí vlhovci rodu *Molothrus*, kukačka obecná (*Cuculus canorus*) nebo kachnice černošedá (*Heteronetta atricapilla*). U dalších více než 185 druhů dochází k občasné reprodukci za využití konspecifického parazitismu (Eadie *et al.*, 1998). Podle současných souhrnů se mluví dokonce o 236 druzích, což představuje 2,4% všech druhů (Yom-Tov, 2001). U ptáků je tedy vnitrodruhový hnízdní parazitismus častější než parazitismus mezidruhový (Yom-Tov, 2001). Je to jednodušší krok v evoluci, protože v rámci jednoho druhu nevznikají tak silné antiparazitické strategie jako u mezidruhového parazitismu, ale na druhou stranu je CBP obtížněji pozorovatelný (Rohwer & Freeman, 1989).

Parazitická hnízda se tradičně identifikují třema metodami: (1) v hníždě je nakladeno více než jedno vejce v průběhu 24 hodin (Eadie 1989; MacWhirter, 1989), (2) v rámci snůšky se vyskytují výrazné odlišnosti – v barvě, velikosti, délce, šířce a váze (vejce musí překračovat průměrnou hodnotu daného znaku jakýchkoliv 2 vajec ve snůšce), a nebo (3) ve snůšce je abnormální počet vajec. V současnosti se k určení vejce od jiné samice v případě CBP ovšem používá metoda proteinového fingerprintingu (Andersson & Åhlund, 2001) či analýza DNA

mláďat a rodičů. Výhodou molekulárních metod je možnost určení identity parazita, což dále umožňuje například identifikaci prostorové škály, na níž k parazitaci dochází, stanovení celkového reprodukčního úspěchu parazita (Åhlund & Andersson, 2001) či určení míry příbuznosti parazita a hostitele (Andersson & Åhlund, 2001).

## **1.1 Výhody pro parazita, nevýhody pro hostitele?**

Jedinci, kteří vyvedou více přežívajících mláďat, mají z hlediska evoluce výhodu v podobě vyšší fitness. Ta se dá definovat jako schopnost jedince předat své geny do dalších generací, tzn. dožít se reprodukčního věku a vyprodukovat co nejvíce potomků, kteří budou schopni se dále rozmnožovat (Hamilton, 1964).

Obecný předpoklad je, že parazit ze svého chování získává určité výhody (fitness benefits), zatímco hostitel tímto chováním trpí (má nevýhody, fitness costs). Nevýhoda hostitele, spojená se zvýšenými náklady týkajícími se většího počtu potomků v hnízdě, se na druhé straně jeví jako výhoda pro parazita, který se těmito úkolům naopak svým chováním vyhne. Většina ptáků staví hnízdo, do kterého klade vejce, inkubuje je a stará se o mláďata, dokud nejsou schopná vzletnosti (Nielsen *et al.*, 2006). To vše zahrnuje běžná rodičovská péče, která je energeticky i časově náročná (Clutton Brock, 1991). Hnízdní parazitismus se většinou děje na úrovni kladení vajec, ostatní starost je ponechána hostitelským rodičům, kteří, pokud nejsou parazitováni příbuznými jedinci, platí náklady za péči o biologicky nepříbuzné potomstvo. K pochopení ovlivňování hostitelské fitness parazitismem jsou důležité informace o tom, jak parazitismus působí na nynější a budoucí reprodukci hostitele, na přežívání mláďat i samotných hostitelů (Nielsen *et al.*, 2006).

Existuje jistá mezidruhá variabilita v nákladech na péči o potomstvo, a tím pádem v nevýhodnosti parazitismu pro hostitele. Nejpatrnější jsou tyto rozdíly mezi altriciálními a prekociálními druhy. Altriciálními ptákům se rodí nesamostatná, slepá mláďata bez prachového peří, která nejsou schopná samostatného pohybu, obstarávání potravy ani termoregulace a rodiče se o ně starají dlouhou dobu po vylíhnutí. Na druhé straně stojí trend prekociality, u ptáků původního stavu (Starck & Ricklefs, 1998), který znamená menší nároky na péči o mláďata. Ty se rodí opeřená, s vyvinutou smyslovou soustavou, jsou schopná pohybu i samostatného krmení (Starck & Ricklefs, 1998). Rodičovská péče je tudíž mnohdy zúžena jen na inkubaci, případně na vodění mláďat (Sorenson, 1997). Z toho vyplývá, že parazitismus je zvláště nevýhodný pro altriciální hostitele, kteří si tím zvyšují reprodukční náklady spojené se zvýšenou mortalitou mláďat. Výsledkem toho u některých altriciálních

ptáků, kteří využívají mezidruhový hnízdní parazitismus, dochází k propracovanému koevolučnímu zápasu ve zbrojení mezi parazity a hostiteli v podobě antiparazitických strategií a naopak taktik, jak tyto strategie překonat (Lack, 1968; Payne, 1977; Davies & Brooke, 1988). Parazitismus je proto obecně častější u prekociálních druhů (Rohwer & Freeman, 1989; Lyon & Eadie, 1991; Dugger & Blums, 2001; Pöysä, 2004).

### 1.1.1 Nevýhody týkající se hostitele

Parazitismus může způsobovat hostiteli škody ve smyslu zvýšených nároků na péči v době inkubace i po vylíhnutí mládřat. Nevýhody parazitismu před vyvedením mládřat zahrnují sníženou úspěšnost vysezení vajec v parazitovaných hnízdech (Morse & Wright, 1969; Clawson *et al.*, 1979; Semel *et al.*, 1988), delší dobu inkubace (Hepp *et al.*, 1990) a vyšší míru opuštění hnízda (Jones & Leopold, 1967; Semel & Sherman, 1986). Opuštění hnízda se neděje vždy, hostitelské samice se nevyplatí opouštět hnízdo, pokud už do dosavadní snůšky investovala příliš energie. To je ovlivněno velikostí snůšky a její nasezelostí. Čím větší počet vajec má a čím více jsou nainkubovaná, tím spíše bude samice na hnízdě setrávat (Trivers, 1972, Ackerman & Eadie, 2003), ačkoliv bylo parazitováno jinou samicí.

Delší doba inkubace, spojená s větším objemem snůšky, znamená zvýšené energetické nároky pro hostitele (Kilpi & Lindström, 1997; Hanssen *et al.*, 2003). Náklady na inkubaci činí hodnotu bazálního metabolismu (basal metabolic rate, BMR) vynásobenou 2,62x (Thomson *et al.*, 1998) a tato hodnota se zvětšuje s tím, jak roste velikost snůšky vlivem parazity. Prodloužená doba inkubace může též snižovat reziduální žlutkové zásoby u vylíhlých mládřat, což má za následek nižší přežívání potomstva (Hepp *et al.*, 1990). K potvrzení této domněnky je však zatím nedostatek studií, které by dosvědčovaly korelaci mezi přežíváním mládřat a parazitismem.

U kachniček karolínských nebylo přežívání hostitele v dalším hnízdním období ovlivněno velikostí snůšky a parazitované samice neodkládaly hnízdění v následujících letech (Rohwer & Heusmann, 1991). Co se týče přežívání mládřat prekociálního druhu a budoucího reprodukčního úspěchu hostitele, zdají se být efekty parazitismu po vysezení vajec celkem zanedbatelné.

Dalším negativním efektem parazitismu je přemísťování nebo odstraňování hostitelských vajec (Sorenson, 1997). Odstranění hostitelských vajec se zdá být nejjednodušší způsob pro parazita, jak snížit kompetici mládřat v hnízdě. Takové chování bylo pozorováno u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) (Lombardo *et al.*, 1989), u kterého je CBP běžný a studia

ukazují, že okolo 5-46% hnízd bývá parazitováno, obvykle jedním cizím vejcem, ale ojediněle až pěti vejci (Evans, 1988; Pinxten et al., 1991; Romagnano et al., 1990). U poláka dlouhozobého (*Aythya valisineria*) dochází k častému přemísťování hostitelských vajec do vody během parazitické návštěvy (Sorenson, 1997).

### **1.1.2 Výhody týkající se hostitele**

Za některých okolností může hostitel z parazitace svého hnízda těžit. Možnou výhodou parazitismu pro hostitele se zdá být inkluzivní zdatnost, pokud jsou parazit a hostitel v příbuzenském vztahu (Andersson, 1984). Předpoklad vyššího stupně příbuznosti mezi samicemi hostitelskými a parazitickými potvrzují genetická data některých studií (Andersson, 2001; Roy Nielsen et al., 2006; Andersson & Waldeck, 2007). Hostitel tedy nevychovává úplně cizí potomstvo, ale potomstvo, které nese určitý podíl jeho vlastních genů.

Rozložení predačního rizika může být dalším kladem pro hostitele (Eadie et al., 1988). Tím, že se samici v hnízdě objeví několik cizích vajec, se snižuje pravděpodobnost výběru zrovna jejích vlastních vajec ze strany predátora při tzv. částečné predaci (Ackermann et al., 2003). Ještě patrnější je tento, tzv. dilution effect, u rodinek s vylíhlými mláďaty (Beuchamp, 1977). Zatímco predátor loví jedno z mláďat, ostatní mají možnost úniku. Takové výhody mohou vynahradit náklady spojené s parazitismem hostiteli i parazitovi.

### **1.1.3 Výhody týkající se parazita**

Výhody parazita spojené se sníženými náklady jsou zřetelné a jasné. Někteří jedinci inkubují vlastní hnízdo, a zároveň parazitují hnízdo jiné. Chovají se tak jako hostitel i parazit v jednom roce (Semel & Sherman, 2001). Tyto samice, tzv. hnízdící parazité, mohou takovým chováním až zdvojnásobit svůj reprodukční výkon (Andersson & Åhlund, 2001). Výsledky studie na hoholovi severním (*Bucephla clangula*) ukazují, že hnízdící parazité snesli 1,5x více vajec než samice neparazitické, a dokonce 2x více než samice využívající jen parazitismus. Jinými slovy, samice, které se chovaly jako parazit a zároveň si založily vlastní hnízdo, měly vyšší reprodukční výkon. Co se týče počtu vyvedených mláďat, byly výsledky podobné. I zde měli hnízdící parazité výhodu v podobě většího počtu vyprodukovaných mláďat, a to v poměru 3:1 v porovnání s neparazitickými jedinci a v poměru 6:1 ve srovnání s pravými parazity (Andersson & Åhlund, 2001). Když se taková samice uchýlí k parazitismu, může snést více vajec, než je schopna sama vysedět vzhledem k omezené inkubační kapacitě (Andersson & Åhlund, 2001). Nákladům na inkubaci se samice, užívající obě strategie

současně, nevyhnou, ale velikost snůšky ve vlastním inkubovaném hnízdě je minimalizována parazitickým kladením některých vajec do jiného hnízda. V případě, kdy samice zakládá hnízdo a jen některá vejce snese paraziticky, se snižuje potenciální kompetice mláďat v jejím vlastním hnízdě (Ruxton & Broom, 2002). Navíc se rozloží riziko predace, a tím zvýší pravděpodobnost, že alespoň některý z potomků se dožije reprodukčního věku.

#### **1.1.4 Nevýhody týkající se parazita**

Ačkoliv parazité těží z výhod spojených se ztrátou nákladů na hnízdo, vejce a později i mláďata, nevyhnou se svým chováním jistým rizikům. Delší doba sezení na hnízdě představuje prodlouženou expozici hnízda predátorům, a tím snížené přežívání jak vajec hostitelských, tak parazitických. Predační riziko může také narůstat tím, jak parazit zvyšuje svou návštěvou aktivitu na hnízdě (Roy Nielsen *et al.*, 2006). Navíc se často setkáváme s nižší úspěšností vysezení vajec při parazitaci. Tento fakt může vyplývat z opožděné inkubace parazitických vajec, která poskytuje nedostatečný čas pro vývoj embrya (Morse & Wright, 1969). To je důležitý faktor zejména u druhů se synchronním líhnutím, kdy se všechna mláďata líhnou téměř najednou. Alternativně by mohla být snižená schopnost vysedět vejce způsobená nekompletním zahříváním celé snůšky, čímž je ovlivněna i líhnivost hostitelských mláďat (Morse & Wright, 1969, Webb, 1987).



## 2. EVOLUCE KONSPECIFICKÉHO HNÍZDNÍHO PARAZITISMU (CBP)

Zdá se, že existují dvě základní situace v evoluci konspecifického hnízdního parazitismu: (1) hypotéza alternativní reprodukční strategie a (2) hypotéza záchranné, podmíněné strategie (Eadie *et al.*, 1988). Neexistuje žádný dobrý důvod se domnívat, že by obě taktiky nemohly probíhat současně (Sayler, 1992).

Davies (2000) popsal tři různé druhy vnitrodruhového parazitismu: (1) První typ zahrnuje jedince, kteří se pokusili hnízdit normálně, ale jejich hnízdo bylo zničeno, např. predátorem. Jestliže taková samice už začala snášet vejce, nemusí mít dostatek času k přestavění nebo založení nového hnízda, a uchýlí se proto k parazitickému kladení zbylých vajec jako k nejlepší volbě v dané situaci. (2) V druhém případě se někteří jedinci vůbec nepokoušejí o vlastní hnízdění, a namísto toho zvolí obligátní parazitismus. (3) Poslední typ hnízdního parazitismu nastává, když samice staví vlastní hnízdo, do kterého klade svá vejce, ale kromě toho klade některá vejce do hnízda cizího, paraziticky, aniž by její vlastní hnízdo bylo zničeno (Sorenson, 1997; Lyon, 1998).

### 2.1 Adaptivní význam CBP

Mnoho faktorů může ovlivňovat evoluci hnízdního parazitismu. Jestliže není snadno k dosažení vhodný hostitel, náklady na nalezení jiného hostitele se nemusí vyplatit. Proto se může u některých druhů či jedinců očekávat, že budou primárně využívat parazitismus jen jako podmíněnou strategii (Sayler, 1992).

Eadie a Fryxell (1992) zkoumali podmínky, za jakých by konspecifický parazitismus mohl být evolučně stabilní strategií (evolutionarily stable strategy, ESS). Za ESS lze považovat takovou strategii, která jakmile v populaci převládne, bude za každé situace úspěšnější než menšinové strategie jiné (Maynard Smith & Price, 1973). V případě ESS by měl být úspěch parazita a hostitele frekvenčně závislý. Nejlepšího hostitele představují jedinci stejného druhu, protože mají stejné nároky na složení potravy, selekci na habitat a chování, jako parazitující rodiče. Strategie konspecifického parazitismu může dobře fungovat, pokud ji využívá pouze menší podíl jedinců v populaci. Předpokládá se, že pokud je parazitické chování geneticky determinované a sklon k parazitismu se dědí, bude se frekvence parazitických jedinců v populaci zvyšovat a parazitismus jako reprodukční taktika začne ztrácet na výhodnosti kvůli

silnějším antiparazitickým strategiím. Každá samice, včetně těch parazitických, totiž bude riskovat to, že se sama stane hostitelem pro mláďata jiných samic. Parazitismus jako alternativní reprodukční strategie by proto měl být spjat s frekvenčně závislou selekcí ovlivňující jak výhody plynoucí z parazitické strategie, tak výhody plynoucí z antiparazitického chování hostitele. Výhody parazitické strategie se rapidně snižují s tím jak se tato strategie šíří v populaci, neboť se zároveň snižuje množství potenciálních neparaziticky hnízdících rodičů pro mláďata parazitů. Parazitismus na jiných druhích (IBP) nebo fakultativní parazitismus (jak IBP tak CBP) by neměl vyvíjet takový tlak na evoluci parazitismu, protože dostupnost hostitelů je v těchto případech větší. Druhy, které se specializují kompletně na parazitování jiných jedinců a vůbec nevychovávat svá mláďata, jsou obligátní hnízdní parazité a jsou vzácní (Lack, 1968, Yom-Tov & Geffen, 2006).

Byly navrženy čtyři proximální vysvětlení k podpoření vzniku hnízdního parazitismu jako podmínkové strategie (Eadie *et al.*, 1988): ztráta hnízda, dostupnost hnízdního místa, celková kondice samice a věk samice, popř. její zkušenosti. Na základě toho vzniklo několik hypotéz, zabývajících se otázkou vzniku parazitismu.

Souhrn hlavních hypotéz zabývajících se vznikem hnízdního parazitismu u ptáků (Saylor, 1992)

(1) Neadaptivní vysvětlení:

Reprodukční chyba

Náhodné kladení dvou a více samic do jednoho hnízda

(2) Záchrana reprodukčního úspěchu:

Špatná tělesná kondice

Ztráta hnízda

Kompetice o hnízdní prostor

Věk a zkušenost

(3) Jiné podmínkové hypotézy

Dobrá tělesná kondice

(4) Alternativní reprodukční strategie

Rozložení rizika

Zvýšení fekundity

Zvýšení dlouhověkosti a přežívání

### **2.1.1 Hypotéza reprodukční chyby**

Některé z dřívějších vysvětlení CBP u ptáků zdůrazňují např. selhání hnízdních instinktů, abnormální fyziologii, endokrinní nerovnováhu nebo selhání párovacího systému (Sayler, 1992). Vysoká frekvence výskytu parazitismu u některých druhů a zjevné účelné chování jedinců argumentují proti tomuto vysvětlení (Hamilton & Orians, 1965), ačkoliv v některých případech zřejmě skutečně dochází k parazitování omylem (Krakauer & Kimball, 2009). Nejedná se tedy o hlavní důvod existence parazitismu.

### **2.1.2 Hypotéza náhodného parazitismu**

Tato hypotéza úzce souvisí s předchozí. K parazitismu může docházet náhodně, když si samice vybere stejné místo jako samice jiná, obzvláště mezi druhy hnízdicími v dutinách (Yom-Tov, 1980). Podle této hypotézy mohou dvě samice začít klást do jednoho hnízda, aniž by o sobě navzájem tušily. Jedna z nich dokončí kladení snůšky dříve, začne s inkubací a následně donutí druhou samici, aby hnízdo opustila (Sayler, 1992). V takovém případě může být hnízdní parazitismus důsledkem kompetice o hnízdní prostor. Je otázkou, jak je možné, že si samice, která klade do hnízda jako druhá, nevšimne již přítomných vajec první samice.

Pozorování značených kachniček karolínských (*Aix sponsa*) ukazují, že parazitické samice se nesnaží začít inkubovat snůšku v hnízdě, do kterého kladly vejce (Clawson *et al.*, 1979). Podobně samice hohola severního (*Bucephala clangula*) neinkubuje hnízdo, které parazitovala, i když k tomu měla příležitost (Eadie, 1989). Empirická data naznačují, že nevědomá kompetice o hnízdo se sice u dutinově hnízdicích druhů může přihodit, ale není to primární vysvětlení hnízdního parazitismu, alespoň u vrubozobých.

### **2.1.3 Hypotéza špatné tělesné kondice**

Vrubozobí běžně využívají část endogenních zásob k vytvoření snůšky a zbytky používají během relativně dlouhého období inkubace (Ankey & MacInnes, 1978). Tyto zásoby se liší mezi druhy. Endogenní rezervy u poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) poskytují veškeré lipidy a kolem poloviny vápníku potřebného na produkci vajec (Laughlin, 1975). Podobné množství lipidových zásob bylo ponecháno na dobu inkubace. Předpokládá se, že chocholačky by mohly klást paraziticky v momentě, kdy mají nedostatek endogenních rezerv, čímž by se vyhnuly nákladům na inkubaci a střežení hnízda, což může být důležitý faktor k redukci hnízdní predace. Obecně lze tedy říci, že pokud je samice ve špatné kondici, bude

spíše inklinovat k tomu klást paraziticky. U poláka kahalky (*Aythya marila*) bylo naopak dokázáno, že endogenní rezervy minerálů, lipidů a proteinů se nesnižovaly během doby kladení vajec (Gorman *et al.*, 2008). Druhy o menší tělesné hmotnosti se musejí intenzivněji krmit a spoléhat na zdroje potravy v okolí hnízda, které jim poskytují značnou část jejich energie vyžadovanou během inkubace (Sayler, 1992). Ve studii na polácích velkých (*Aythya ferina*) a chocholačkách (*Aythya fuligula*) však nevyšla žádná korelace mezi tělesnou hmotností samice a jejich přežívání (Blums *et al.*, 1997). Tato hypotéza nevysvětluje běžnou situaci, kdy samice klade paraziticky některá vejce a zároveň inkubuje vlastní hnízdo (Weller, 1959).

#### **2.1.4 Hypotéza dobré tělesné kondice**

Samice v dobrém zdravotním stavu a tělesné kondici si mohou dovolit klást paraziticky a k tomu se starat o vlastní snůšku z důvodu zvýšení fekundity (Sayler, 1992; Arnold *et al.*, 1995). Samice si mohou dovolit produkovat některá vejce paraziticky, aniž by ohrozily současný pokus o vlastní hnízdění během jedné sezóny, ve které mají výbornou formu a dostatek endogenních zásob.

#### **2.1.5 Hypotéza dostupnosti hnízdního prostoru**

Samice se mohou uchýlit k parazitismu, pokud jsou místa k hnízdění limitovaná nebo pokud nastává kompetice o preferovaná místa (Weller, 1959; Clawson *et al.*, 1979; Andersson & Eriksson, 1982). Samice jsou potom nuceny klást paraziticky, aby zachránily svůj reprodukční pokus. Tato hypotéza uvažuje o parazitismu jako o záchranné taktice (Eadie *et al.*, 1988). Parazitismus se pak vyskytuje pouze tam, kde jsou vhodná místa pro hnízdění limitovaným zdrojem. Typickým příkladem jsou druhy hnízdící v dutinách nebo druhy s vysokou populační hustotou v daném roce. To byl příklad i u populace sýkorek modřinek (*Cyanistes caeruleus*), druhu, který není příliš známý konspicivním parazitismem. Přesto se v roce, kdy byla populační hustota extrémně vysoká, tato strategie u modřinek vyskytovala (Vedder *et al.*, 2007). Podobně byl CBP pozorován u datla zlatého (*Colaptes auratus*), který si silně kompetuje o hnízdní dutiny se špačkem obecným (*Sturnus vulgaris*) (Bower & Ingold, 2004). A stejně tomu bylo i u kachniček karolínských (*Aix sponsa*) (Semel & Sherman, 2001), kde se patrně také jednalo hlavně o obtížnou naležitelnost hnízdního prostoru (dutiny).

#### **2.1.6 Hypotéza věku a zkušenosti**

Reprodukční výkon samic hnízdících poprvé je často nižší než u samic starších a zkušenějších (Finney & Cooke, 1978). Proto bývá často věk a zkušenosti spojovány s výskytem parazitismu (Yom-Tov, 1980). Eadie (1989) zjistil, že častěji parazitují mladé samice hohola severního (*Bucephala clangula*). Přesto parazitismus u ptáků nepředstavuje reprodukční strategii striktně založenou na věku (Sayler, 1992). V populaci kachničky karolínské (*Aix sponsa*) byly mezi parazitickými samicemi zastoupeny jak samice mladé, tak samice dospělé, ve věku 8 a více let (Heusmann *et al.*, 1980). K podobným výsledkům dospěl Eadie (1989), který prováděl pozorování populace poláka amerického (*Aythya americana*) během několika let v různých přírodních podmínkách a zjistil, že za největší podíl parazitického kladení byli zodpovědní dospělí jedinci v suchém období. Za špatných podmínek se mladí jedinci vůbec nepokoušeli o hnízdní pokus, zatímco dospělci se chovali paraziticky. To bylo potvrzeno i později (Sorenson, 1991).

### 2.1.7 Hypotéza rozložení rizika

Predace hnízd je jednou z hypotéz navržených k vysvětlení adaptivního významu a evoluce konspecifického hnízdního parazitismu. Tato hypotéza je známá jako hypotéza rozložení rizika (risk spreading hypothesis) a předpokládá, že kladením vajec do více než jednoho hnízda zvyšuje parazit pravděpodobnost, že alespoň někteří jeho potomci přežijí (Rubenstein, 1982; Petrie & Møller, 1991). Základem je předpoklad náhodné predace hnízd a náhodného výběru hostitelských hnízd ze strany parazitů.

Nové poznatky ze zkoumání hohola severního (*Bucephala clangula*), kachny hnízdící v dutině, ovšem ukazují, že hnízda nejsou predována náhodně a parazité preferují bezpečná hnízda pro kladení svých vajec (Pöysä & Pesonen, 2007). Samice parazituje přednostně hnízda s nízkým predacním rizikem, pravděpodobně s využitím předchozích zkušeností s predací daného hnízdního místa. Tato hypotéza předpokládá, že parazit je schopný rozpoznat bezpečné místo k hnízdění a podle toho klást svá vejce (Pöysä, 1999b). Vychází tak najevo, že selektivní výhoda parazitického kladení, vztahujícího se k hnízdní predaci, je mnohem vyšší, než se původně myslelo. Využití odhadu predacního rizika v hnízdě hostitele, namísto náhodného rozložení nebezpečí, činí z parazitismu evoluční výhodu.

Parazité detekují rozdíly v predacním riziku a preferují kladení do hnízd s nižší pravděpodobností predace (Ruxton, 1999). U parazitických vlaštovek pestrých (*Hirundo pyrrhonota*), u kterých se vyskytuje CBP v podobě přemístování vajec v zobáku do hnízda sousedního, hostitelského (Jackson, 1993), bylo zjištěno, že samice jsou schopné najít hnízda,

kteřá jsou úspěšná ve vyvedení mláďat (Brown & Brown, 1991). V této studii byl za hlavního činitele výběru hnízd považován ektoparazitismus, spíše než riziko predace. Výzkumy ukazují, že hnízdní parazitismus je častější na místech, které nebyly predovány v předchozích letech, než v hnízdech predovaných nebo kontrolních, se kterými neměly samice zkušenosti (Pöysä, 1999b). To opět předpokládá, že parazité využívají individuální znalosti předchozích reprodukčních úspěchů na daných hnízdech, a že jsou schopni predikovat riziko predace. Predace hnízd se tak stává důležitým ekologickým faktorem vysvětlující konspecifický hnízdní parazitismus, obzvláště u dlouho žijících druhů, u kterých dochází k víceletým zkušenostem s predacním rizikem (Pöysä, 1999b).

U kajky mořské (*Somateria mollissima*), druhu hnízdícího na zemi, byly také nalezeny rozdíly mezi hnízdy - co se týče zranitelnosti ze strany predace (Robertson, 1998). Samice pátrající po místě k hnízdění mohou preferovat místa, kde už se nějaké vejce nachází, protože to indikuje ochranu místa proti predátorům (Robertson, 1998). V pokusu se experimentálně simulovala predace určitého počtu hnízd, zatímco u zbytku hnízd se predace neuskutečnila. Následující rok se přidala nová hnízda a sledovalo se, jak si budou samice vybírat místo pro hnízdění. Na výběr měly hnízda, o kterých věděly, že byli v minulé sezóně predovaná, hnízda, která predovaná nebyla a hnízda, se kterými neměly zatím zkušenost. Výsledky ukázaly, že paraziticky snášející samice nedělají rozdíly mezi predovanými a ještě nepoužitými hnízdy. Na druhé straně byla zřejmá výrazná preference nepredovaných hnízd (Robertson, 1998).

Eadie (1989) se domnívá, že parazitismus je nezafixovanou strategií u hohola severního (*Bucephala clangula*) a tvrdí, že samice střídají taktiky během jednotlivých let (jeden rok snáší samice vejce do svého vlastního hnízda, následující rok se chová paraziticky). Předpokládá se, že neúspěšné samice parazitují předešlá úspěšná hnízdní místa. Samice, které selhaly v hnízdění (ztráta hnízda nebo jeho opuštění) obvykle zůstávají na dané lokalitě po dobu několika týdnů (Pöysä, 1999b) a během této doby mohou získat informace o výsledku hnízdních pokusů ostatních samic, což mohou použít v přípravě na další hnízdní sezónu.

Parazité preferují bezpečnější hnízdní místa a jsou úspěšnější v odhadnutí predacního rizika než hnízdící samice (Pöysä & Pesonen, 2007). Vysvětlení tohoto jevu se nachází pravděpodobně ve skutečnosti, že nejhodnotnější informace o úspěšnosti určitých hnízdních míst získává samice v době, kdy mláďata opouštějí hnízdo (Pöysä, 1999b). To je moment, kdy je úspěšně hnízdící samice časově vytížená péčí o mláďata (Milonoff *et al.*, 2004), zatímco parazitům, kteří nemají vlastní hnízdo, tyto povinnosti odpadají a mohou tak investovat více času do monitorování a zkoumání hnízdních lokalit pro příští hnízdní sezónu (Pöysä, 2006; Pöysä & Pesonen, 2007).

### **2.1.8 Hypotéza ztráty hnízda**

Hypotéza ztráty hnízda vysvětluje parazitismus jako optimální strategii pro samice, které ztratí své hnízdo před dokončením kompletní snůšky a zbývající vejce kladou proto paraziticky, do hostitelských hnízd. Hnízdo může být zpredováno nebo může dojít k přírodní destrukci (McRae, 1997). Roli zde tudíž hraje odezva snášejších samic na danou situaci během jedné sezony (Hamilton & Orians, 1965; Yom-Tov, 1980).

Nedávné manipulativní studie, které simulovaly experimentálně hnízdní predaci (hnízdní destrukci), potvrdily následovné parazitické kladení samic u několika druhů (Emlen & Wrege, 1986; McRae, 1998; Stouffer & Power, 1991), ačkoliv ne ve všech případech (Rothstein, 1993).

Na druhou stranu fakt, že ke kladení většiny parazitických vajec dochází často před tím, než dojde k predaci hnízd, naznačuje, že ztráta hnízd není univerzálním faktorem pro vysvětlení hnízdního parazitismu (Pöysä, 1999b).

### **2.1.9 Hypotéza příbuzenské selekce**

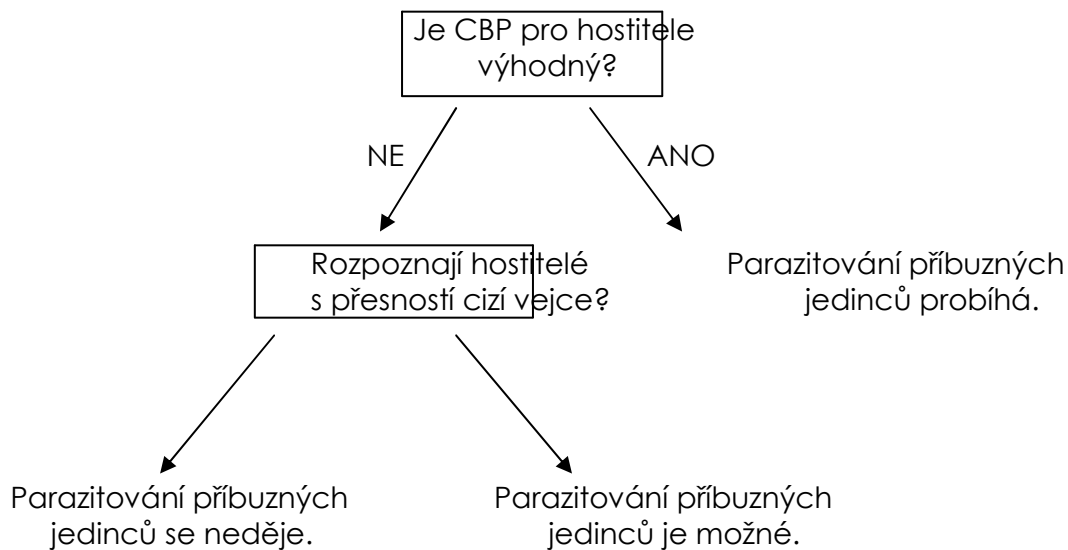
Konspecifický parazitismus se od heterospecifického liší v jednom významném faktoru – parazit a hostitel mohou být příbuzní. Na základě Hamiltonovy teorii o příbuzenské selekci (Hamilton, 1964), můžeme předpokládat, že genetická příbuznost by měla redukovat nevýhody toho být parazitován a vést k hostitelově preferenci vajec příbuzných parazitů (Andersson & Eriksson, 1982; Andersson, 1984). Jedna z hypotéz, která se snaží objasnit CBP, říká, že u druhů, kde se vyskytuje vysoká filopatrie k rodnému místu ze strany samice, může příbuzenská selekce zvýhodňovat evoluci hnízdního parazitismu. Děje se tak kvůli zvýšené inkluzivní zdatnosti (Andersson & Eriksson, 1982; Andersson, 1984; Lyon & Eadie, 2000; Andersson, 2001). Příbuznost je vyšší v hnízdech, kde parazit klade několik vajec, než tam, kde klade vejce pouze jedno (Andersson & Åhlund, 2000). Vraccující se mladé samice parazitují místa, kde se samy narodily, s větší pravděpodobností, než by se dalo očekávat náhodně. Příbuzní dospělci jsou také pozorováni spolu častěji, než by odpovídalo náhodě a po delší dobu, než ostatní jedinci (Andersson & Åhlund, 2000). To naznačuje, že příbuzné samice jsou schopny se vzájemně rozeznat.

Samice kachen mají vysokou míru návratů na místa, kde se narodily, což způsobuje větší pravděpodobnost, že na dané lokalitě budou samice často blízcí příbuzné, např. ve vztahu matka-dcera nebo sestra-sestra (Andersson & Åhlund, 2000). U kachen samec následuje

samici na její hnízdiště, které může být daleko od jeho místa narození, ne však od rodiště samice. Populace, kde je parazitismus hojný, vykazují vysokou míru filopatrie samic (McRae & Burke, 1996; Andersson & Åhlund, 2000). Vyšší míra příbuznosti mezi mláďaty a hostitelskými rodiči, byla pozorována i u labutě černé (*Cygnus atratus*) (Kraaijeveld, 2005). Pokud je příbuznost mezi parazitem a hostitelem dostatečná a náklady na parazitismus relativně nízké, hostitelé by měly cizí vejce akceptovat. Pokud příbuzní hostitele přijmou parazitická vejce a nepříbuzní je odmítnou, je pro parazita výhodné vybírat si příbuzné hostitele pro svá mláďata. V takovém případě, příbuznost podporuje hnízdní parazitismus (Andersson, 2001).

Hypotéza kin selekce byla ovšem kritizována, neboť pokud má parazitismus negativní důsledek na hostitelovu fitness, měli by se parazité vyhýbat parazitování svých příbuzných (Zink, 2000; Emlen & Wrege, 1986; Semel & Sherman, 2001). Je však otázkou, zda u prekociálních ptáků snižuje CBP nějak významně zdatnost hostitele.

Schematický souhrn výsledků (Lopéz-Sepulcre & Kokko, 2002).



## 2.2 Rozpoznávací systém

Stupeň rozpoznávání cizích vajec byl často studován u druhů s IBP, ale jen málo prací se zabývalo, jak je tomu u CBP. Rozpoznávací systém a odmítání parazitických vajec je z konspecifických druhů dobře vyvinuto jen u lysek (Lyon, 2003, 2007), snovačů (Jackson,



1998) a pštrosů (Bertram, 1992). Ve studii na lysce americké (*Fulica americana*), druhu s vysokou mírou CBP a odmítáním hostitelských vajec, se experimentálně prohazovala vejce mezi dvěma hnízdy, aby se změnila frekvence hostitelských a parazitických vajec (Lyon, 2007). Poté byla použita dvě kritéria rozpoznávání: odmítnutí vajec a nenáhodná inkubační pozice vajec v hnízdě. U 66% hnízd se dokázal skutečný rozpoznávací systém cizích vajec, bez ohledu na frekvenci hostitelských a parazitických vajec, která byla v pokusu stejná. Nenáhodná inkubační pozice znamená, že samice cizí vejce přímo neodmítne, ale zobákem je přemístí na okraj snůšky, kde je menší inkubační teplota, a tudíž snižená šance na vylíhnutí mládřat. Vejce umístěná na periferii snůšky mají pomalejší vývoj než vejce ve středu, kladená ve stejný čas (Lyon, 2003). Tato strategie se jeví jako méně extrémní obrana proti parazitismu než odmítnutí vajec, protože cizí vejce mají stále šanci na přežití. Nicméně to snižuje dopad parazitických vajec na hostitelovu fitness (Lyon, 2007). Předpokládá se dokonce, že samice lysek jsou schopny vejce počítat za využití vizuálních schopností (Lyon, 2003). Mezi faktory, které rozhodují o tom, zda samice cizí vejce odmítne nebo je nechá ve svém hnízdě na okraji, patří věk samice, stupeň odlišnosti mezi hostitelskými a parazitickými vejci vedoucí ke spolehlivému rozpoznání cizích vajec a dále to, zda je parazitická samice přistižena při kladení svých vajec do hostitelského hnízda (Lyon, 2007). Tento poslední faktor může také vysvětlovat, proč byla při umělém přidávání vajec míra jejich odmítnutí nižší než při reálném parazitování (Lyon, 2007). Rozpoznávací systémy se však často zdají být nedokonalé (Agrawal, 2001), zvláště když hostitel není přítomen na hnízdě v době parazitického kladení. Výsledky studií (López-Sepulcre & Kokko, 2002) naznačují, že existence přesného rozpoznávacího systému je zásadní v konečném výsledku otázky evoluce CBP.

U samice hohola severního (*Bucephala clangula*) bylo pozorováno, že kladou často svá vejce do hnízd úplně jiného druhu nebo dokonce do hnízd opuštěných a nejsou schopny rozpoznat, zda je hnízdo aktivní či ne (Pöysä, 1999a). V experimentu, kdy se samice mohla rozhodnout, zda bude klást vejce do aktivních hnízd nebo do hnízd pokusných, uměle připravených, a tudíž bez hostitele, nevyšly žádné statisticky signifikantní rozdíly v preferencích ani jednoho z typu hnízd (Pöysä, 2003a). Nicméně u hohola severního i u jiných druhů kachen byla prokázána parazitice příbuznými jedinci, což naznačuje, že minimálně u vrubozobých může příbuzenský výběr hrát roli při evoluci CBP (Andersson and Åhlund, 2000).

### **2.3 Parazitismus versus kooperace**

CBP může být považován za možný mezikrok v evoluci kooperativního hnízdění (Vehrencamp & Quinn, 2004). Samice má několik možností volby: (1) klást vejce do cizího hnízda a opustit ho = parazitismus, (2) snést vejce do cizího hnízda a zůstat na něm = kooperace, (3) snést vejce do cizího hnízda a toto hnízdo si přivlastnit a (4) založit si vlastní hnízdo = samostatné hnízdění (Zink, 2000).

V kontrastu s parazitickým kladením, existuje kooperace ze strany sekundárních samic (samic, které kladou vejce do jiného hnízda) se samicemi primárními (samicemi, kterým hnízdo patří). Kooperace spočívá ve sdílení rodičovské péče a neopuštění hnízda. Asi u 3% ptačích druhů je předpokládáno kooperativní hnízdění, často s určitým stupněm reprodukční asymetrie mezi samicemi (Vehrencamp, 1983; McRae, 1996; Arnold & Owens, 1998).

Jaké jsou faktory pro rozhodnutí, zda se chovat paraziticky nebo kooperativně po té, co sekundární samice snese vejce do jiného hnízda? Jedna ze studií (Emlen & Wrege, 1986) dokazuje, že samice vlhy běločelé (*Merops bullockoides*) opouštějí hnízdo po té, co ho parazitovaly, v případě, že nejsou příbuzné s hostitelskou samicí, a naopak zůstávají za předpokladu příbuzenského vztahu. Jiní autoři se domnívají, že příbuznost může usnadnit evoluci CBP (Andersson & Eriksson, 1982; Andersson, 1984; McRae & Burke, 1996) (viz výše).

Ukazuje se, že parazité často kladou celkově větší počet vajec než neparazitické samice, protože mohou vedle vlastního hnízdění klást ještě navíc vejce do jiných hnízd (Lyon, 1993a). Pro tyto samice obvykle platí, že vlastní hnízdění praktikují až poté, co se chovaly paraziticky. Například, u lysky americké (*Fulica americana*) bylo 84% parazitických vajec kladeno před tím, než si parazit začal zakládat vlastní hnízdo (Lyon, 1993b).

Zink (2000) ve své práci prezentoval model CBP založený na evolučně stabilní strategii, který předpovídá, jak bude příbuznost působit na evoluci CBP oproti kooperaci a samostatnému hnízdění. Výsledkem bylo, že CBP je méně častý při vyšší příbuznosti mezi parazitem a hostitelem. Parazitismus bude častější, čím budou vyšší náklady na samostatné hnízdění nebo čím vyšší bude plodnost potenciálního parazita. Na druhé straně kooperativní hnízdění je voleno při vysoké míře příbuznosti.

V případě CBP, samice, které parazitují, by měly být se svými hostiteli méně příbuzné, než náhodně vybraní jedinci, kteří hnízdí soliterně nebo kooperativně. Tyto výsledky byly nezávisle potvrzeny i v jiné studii (Emlen & Wrege, 1986), kde hnízdní parazité byli méně příbuzní ke svým hostitelům než jedinci, kteří s nimi kooperovali. Tento model je v kontradikci s předchozími hypotézami o tom, že parazitické samice budou naopak více příbuzné svým hostitelům, než náhodně vybraní jedinci (Andersson & Eriksson, 1982;

Andersson, 1984; McRae & Burke, 1996; Andersson & Waldeck, 2007). Vysvětlením může být inkluzivní zdatnost sekundární samice, které se při nalezení příbuzného hostitele, vyplatí spíše kooperovat, než se chovat zcela paraziticky.

## **2.4 Koevoluce parazita a hostitele**

Ptačí hnízdní parazitismus je modelový systém pro studii koevolučních interakcí mezi hostitelem a parazitem, které jsou často velmi úzce spojené. Zatímco fitness parazita kriticky závisí na úspěchu parazitismu, fitness hostitele závisí na jeho selhání (Rothstein, 1990).

Parazitické samice jsou, zvláště u IBP, v neustálém koevolučním boji se samicemi hostitelskými. Je to příklad v biologii známého trendu Červené královny, který spočívá v ustavičném vylepšování taktik obou hráčů (Ridley, 1994). Výsledkem je nikdy nekončící soutěž o to, kdo v evoluci vyvine lepší zbraně: kvalitnější triky parazita na jedné straně a na straně druhé včasné odhalení cizích vajec a jejich odmítnutí nebo rovnou zabránění jejich naklazení. Pečlivé studie o CBP odhalily sofistikované taktiky v chování parazitů za účelem přelstít hostitele (Emlen & Wrege, 1986; Brown & Brown, 1988), a naopak taktiky hostitelů vyhnout se nevýhodám parazitismu (Lyon, 2003), spočívající hlavně v hlídání hnízda a aktivního odmítání parazitických samic. To bylo pozorováno u několika koloniálních druhů (Brown & Brown, 1989; Emlen & Wrege, 1986; Møller, 1987).

Co se týče mezidruhového hnízdního parazitismu (IBP), využívají mlád'ata parazitů různé morfologické a behaviorální strategie k tomu, aby zvítězila v kompetici s mlád'aty hostitelské samice. Takovou taktikou může být např. větší velikost, přehnané žadonění o potravu, hlasitější projevy žebraání nebo barevnější ústní dutina (Cotton *et al.*, 1999; Lichtenstein & Sealy, 1998). Tyto rysy se evolučně zafixovaly u IBP druhů (Deaborn, 1998; Lichtenstein, 2001), neboť přírodní selekce tyto znaky zvýhodňuje a preferuje. Zvýšená soutěživost je výhodná, protože parazitická mlád'ata nejsou v žádném příbuzenském vztahu k hostitelským rodičům ani k ostatním mlád'atům v hnízdě. Známa jsou také různá charakteristická přizpůsobení, která vedou ke zvýšení úspěšnosti potomstva, jako např. mimikry vajec i samotných mlád'at, aby se omezila možnost jejich rozeznání a následného odmítnutí ze strany hostitele (Davies, 2000; Lichtenstein, 2001) nebo silná skořápka odolná vůči poškození (Davies, 2000; Rahin *et al.*, 1988).

Zcela jiná je situace v případě CBP. Jestliže mají být mlád'ata konspicivních parazitů více soutěživá a průbojná než potomci hostitele, potom se zvýšená soutěživost nemůže fixovat na úrovni druhu, protože by se konkurenceschopnost zvyšovala u všech mlád'at, včetně

mláďat hostitelských (Pilz *et al.*, 2005). Namísto toho by selekce měla preferovat zvýhodnění jen parazitických potomků. U mláďat je malá pravděpodobnost, že rozpoznají svůj cizí původ, zatímco samice může určit, zda bude klást parazitická vejce či ne. Proto se samice jeví jako mnohem pravděpodobnější iniciátor mechanismu zvyšujícího kompetici u potomstva (Pilz *et al.*, 2005). Poněvadž parazitická samice nemůže přímo interagovat se svými mláďaty v době inkubace na hnízdě, musí tento mechanismus předávat přes vejce (Pilz *et al.*, 2005). Byly předpokládány dva mechanismy, kterými může parazit zvyšovat soutěživost svých potomků přes uložení určitého materiálu do vejce. (1) kladení větších vajec nebo vajec s větším obsahem žloutku. Vejce s větším obsahem žloutku znamenají pro mláďě větší přísun energie z lipidů (Carey, 1996). Mláďata vysezená z větších vajec bývají obvykle větší a mají výhodu v přežívání a celkovém růstu nad mláďaty z menších vajec (Smith & Bruun, 1998). Velikost vajec se však liší relativně málo mezi samicemi u většiny ptačích druhů a anatomické nebo fyziologické rysy samice mohou představovat důležitá omezení (Christians, 2002). (2) Druhým mechanismem by mohlo být větší množství androgenů ve vejci. Mezi androgenní hormony nacházející se v ptačím žloutku patří testosteron T, androstenedion A4 a dihydrotestosteron. Všechny tyto hormony přispívají k růstu mláďete (Eising *et al.*, 2001; Schwabl, 1996). Kompetiční hypotéza týkající se rozmístění žloutkových androgenů do vejce předpokládá, že samice odlišně umísťuje tyto hormony do vajec, aby vytvořila asymetrii ve schopnosti kompetice mezi mláďaty (Pilz *et al.*, 2003). Ve studii, pracující se špačkem obecným (*Sturnus vulgaris*), však nedošlo k signifikantnímu potvrzení kvalitnějších parazitických vajec (Pilz *et al.*, 2005). Je možné, že výskyt androgenů ve vaječném žloutku je náhodný vedlejší produkt ovariální syntézy těchto hormonů závislé na fyziologii samice (Pilz *et al.*, 2003; Schwabl, 1993). Kladení vajec spotřebovává značné množství energie a proteinových rezerv (Drent & Daan, 1980). Pokud jsou samice fyziologicky omezené v množství androgenů, které do vejce mohou investovat, nebo ve velikosti vejce, které jsou schopné snést, mohou být konspecifičtí parazité neschopni odpovídat na selekční tlak kladením větších vajec a vajec s vyšším obsahem androgenních hormonů. Existuje podstatná evidence, že samičí investice do velikosti vejce je nákladná (Carey, 1996; Monaghan & Nager, 1997). Kromě toho, androgeny kolísají v rámci snůšek a postupného kladení vajec v rámci jedné snůšky (Gil, 2003; Pilz *et al.*, 2003).

Selhání v nalezení podpory pro hypotézy týkající se charakteristiky parazitických vajec může vycházet z vysokých investic do vejce, nedostatku kompetičně závislých výhod pro mláďata nebo fyziologických omezení samice. Možné je i vysvětlení, že parazitické samice si

nemohou dovolit nákladné zdroje potřebné k produkci „extra vejce“, neboť jsou nižší kvality než průměrné samice (viz výše).

## **2.4 Optimální velikost snůšky hostitele**

Množství rodičovských investic do potomstva je rozhodujícím faktorem určujícím jak fitness mláďat, tak fitness rodičů. U mnoha druhů samice často produkují více potomstva, než jsou schopny samy vychovat (Kozlowski & Stearns, 1989; Mock & Forbes, 1995). To může být výhodné, pokud jsou přírodní podmínky stochastické, mění se, a lokální podmínky ovlivňují počet potomků, kteří mohou být vychováni (Forbes & Mock, 2000). Nadprodukcí potomstva lze shrnout do tří hypotéz (Cunningham & Lewis, 2006): (1) zdroje v prostředí mohou být vyšší než obvykle a tím pádem se užíví více mláďat (the Resource-Tracking Hypothesis), (2) při možném úmrtí některého z mláďat ho nahradí mládě jiné (the Replacement Offspring Hypothesis), (3) větší investice zvyšuje pravděpodobnost reprodukčního úspěchu, šance na přežití jednotlivých mláďat může být zvýšena přítomností dalších členů v hnízdě (the Sib Facilitation Hypothesis).

Hostitelé, kteří nejsou schopni rozpoznat a odstranit parazitická vejce, potom inkubují a vychovávají cizí potomstvo. Takové jednání je téměř vždy škodlivé pro jejich vlastní mláďata a snižuje inkluzivní zdatnost hostitele. Tento fakt vede k selekčnímu tlaku, který nutí hostitelské samice, aby se vyhnuly ceně spojené s parazitováním (Brooke & Davies, 1988; Davies & Brooke, 1988; Dawkins & Krebs, 1979; Mason & Rothstein, 1986; Payne, 1977; Rothstein, 1990).

Uvažuje se ovšem, zda by mohl být hnízdní parazitismus jedním z faktorů vedoucích v evoluci ke zvětšování snůšky (Cunningham a Lewis, 2006). Nadbytečná vejce mohou chránit hostitele před nepříznivými vlivy parazitismu dvěma způsoby: (1) První způsob se týká mezidruhového parazitismu (IBP), kdy může přidané vejce usnadnit rozpoznání a následné odstranění parazitických vajec s větší přesností. V momentě, kdy se vejce parazita a hostitele velikostně i vzhledově liší, se vyplatí naučit se rozpoznávat svá vejce od cizích. Hostitelé buď porovnávají všechna vejce v hnízdě a to nejzvláštnější, nejvíce se lišící, odmítnou. Druhou možností, u ptáků častější, je naučené rozpoznání svých vlastních vajec a odmítnutí všeho, co se výrazně liší od templátu (Lotem *et al.*, 1995; Marchetti, 2001; Rothstein, 1975, 1990). V obou případech je kladení malé snůšky pro hostitele nevýhodou – rozhodnutí, které vejce nepřijmout může být neadekvátní vzhledem k nedostatečně velkému

vzorku vajec, se kterými se toto „extra“ vejce porovnává, a v druhém případě může malá snůška omezovat schopnost naučit správný vzor svého vlastního vejce. Pro většinu druhů je správné rozpoznání a odmítnutí cizích vajec hlavní obranou proti parazitismu (Rothstein, 1990). Podle výsledků studie IBP na vlhovcích aztéckých (*Psarocolius montezuma*), kteří vykazují vysoký výskyt parazity vlhovcem velkým (*Scaphidura oryzivora*), se však schopnost samice rozpoznat a odmítnout cizí vejce nezdála být ovlivňována počtem hostitelských vajec přítomných v hnízdě, se kterými mohla samice parazitická vejce porovnat (Cunningham & Lewis, 2006).

(2) V druhém případě může být nadbytečné vejce výhodné, pokud slouží jako pojistná strategie proti nepřímým vlivům parazitismu. To se může uplatňovat i u druhů s konspicivním hnízdním parazitismem (CBP). Parazité často poškodí hnízdo a odstraní některé z hostitelských vajec při své návštěvě. Vejce kladené navíc proto chrání hostitelskou samici před zničením celé snůšky. Hodnota produkce mláďete navíc, sloužícího jako pojistka pro případ, že první mláďe nepřežije, je však poměrně vysoká (Cash & Evans, 1986).

Počáteční práce týkající se konspicivního parazitismu (CBP) předpokládaly, že samice mohou těžit z menší investice do své snůšky, protože navýšení jejich snůšky vlivem parazitismu přesáhne limit, kdy je samice schopna zajistit dostatek potravy pro všechna mláďata v hnízdě (Power *et al.*, 1989). Menší snůška může navíc redukovat kompetici mezi potomky (Lyon, 1998). Zdá se proto, že z redukované snůšky mohou plynout jisté výhody a že tato redukce je odpovědí na přítomnost parazitismu (Jaatinen *et al.*, 2009). Míra zmenšování hostitelské snůšky roste s příbuzností hostitele a parazita (Jaatinen *et al.*, 2009). Podobně vede parazitismus ke zmenšení snůšky v případě, kdy jedna samice klade vejce jak do svého hnízda, tak do hnízda cizího, v porovnání se stejnou situací bez parazitismu (Lyon, 1998). Alternativní hypotéza (Ruxton & Broom, 2002) tvrdí, že tento jev nemusí nastat vždy a parazitismus může naopak vést ke zvýšení počtu vajec hostitelských samic. Záleží na míře akceptování cizích vajec v hostitelském hnízdě. U druhů, kde je tato míra vysoká (hostitel vejce nerozpozná nebo je z jiného důvodu neodmítne), je parazitismus atraktivní taktikou a parazité kladou hodně vajec. Potom se hostiteli vyplatí svou vlastní snůšku zredukovat, aby omezil kompetici mláďat v hnízdě a naprostému vyčerpání z důvodu nadměrného počtu potomstva. Na druhé straně stojí druhy, které mají míru akceptování cizích vajec v hnízdě nízkou a parazitická vejce často odmítají. V tomto případě klesá míra parazitismu. Aby hostitel ještě více posílil neatraktivnost svého hnízda pro cizí samici, klade naopak více vajec než normálně.

Na základě přidávacího experimentu, netrpěly vyššími náklady na vysezení vajec ani samice poláka velkého, ani samice poláka chocholačky. Nebyly zaznamenány žádné rozdíly ve velikosti snůšky, úspěchu vysezení vajec nebo hnízdního úspěchu obecně (Dugger a Blums, 2001). Protože se vejce do hnízda přidávala všechna najednou, minimalizovaly se interakce parazita a hostitele na hnízdě, a vzhledem k tomu nebylo možné hodnotit tento aspekt. Výsledkem práce byl fakt, že mírná úroveň parazitismu (přidávala se vejce v počtu 3) nemá téměř žádný vliv na reprodukční úspěch samic poláka velkého a poláka chocholačky. Při použití většího počtu experimentálně přidávaných vajec (>6) se zvýšila míra opouštění hnízd, ale jen u samice chocholaček (Dugger & Blums, 2001).

### 3. PŘEHLED HNÍZDNÍHO PARAZITISMU U VRUBOZOBÝCH

Tuto kapitolu jsem do své práce zařadila jednak pro velkou míru výskytu konspecifického hnízdního parazitismu u vrubozobých (*Anseriformes*), jednak z osobního zájmu o tuto skupinu, se kterou bych do budoucna ráda pracovala i ve své diplomové práci.

CBP je disproporcionálně velmi rozšířený mezi vrubozobými ve srovnání s ostatními skupinami (Eadie *et al.*, 1998, Sorenson, 1992). Vrubozobí byli dlouho pozorováni pro svůj relativně častý výskyt konspecifického parazitismu a v menší míře interspecifického parazitismu (Weller, 1959; Yom-Tov, 1980). Tato skupina se vyznačuje prekociálními mláďaty, která vyžadují menší nároky na péči po vysezení než altriciální mláďata, a tím minimalizují nevýhody pro hostitelské rodiče. Tím se dá vysvětlit velmi častý výskyt konspecifického hnízdního parazitismu v této ptačí skupině. Někteří autoři dokonce navrhují možnost, že u prekociálních ptáků mohou parazité přinášet svým hostitelům určité výhody (Payne, 1977; Andersson, 1984; Eadie *et al.*, 1988, viz též kapitola 1.1.2.).

Souhrn hypotéz vysvětlující vysokou frekvenci hnízdního parazitismu u vrubozobých (Sayler, 1992)

- (1) Dostupnost hostitele – velké snůšky, jednoduché umístění hnízda a z toho plynoucí snadný přístup, nedokonalá obrana hnízda
- (2) Vysoká míra filopatrie – kin selekce
- (3) Slabá selekce na antiparazitické strategie u prekociálních druhů
- (4) Omezení v evoluci antiparazitických mechanismů
- (5) Vysoké reprodukční úsilí
- (6) Dostatek příležitostí

Parazitismus je prokázán u husiček (*Dendrocygnini*), hus (*Anserini*), husic (*Tadornini*), pižmovek (*Cairinini*), kachen (*Anatini*), poláků (*Aythiini*), morčáků (*Mergini*) a kachnic (*Oxyurini*) (Yom-Tov, 1980; Eadie *et al.*, 1988; Eadie, 1989; Rohwer & Freeman, 1989). Naprostá většina druhů je fakultativními parazity, využívající často CBP i IBP. Jediným druhem mezi vrubozobými, pro který je typický obligátní hnízdní parazitismus je



jíhoamerická kachnice černošedá (*Heteronetta atricapilla*). Jejími typickými hostiteli jsou lysky, zejména lyska červenočelá (*Fulica rufifrons*) (Weller, 1971).

Parazitismus tedy nacházíme jak u skupin, které představují primitivní znaky vrubozobých, jako jsou husičky, tak u skupin odvozených, jako jsou kachnice. Zdá se, že neexistují žádná zřetelná omezení, která by limitovala objevování se hnízdního parazitismu mezi vrubozobými.

Přehled parazitismu u vrubozobých (Sayler, 1992)

Parazitický druh	Hostitel	Typ hnízdění	% zastoupení parazitismu/ Počet studovaných hnízd	
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	konspecifický	dutina	91%	78
<i>Dendrocygna viduata</i>	konspecifický	dutina	74%	778
<i>Dendrocygna viduata</i>	konspecifický	dutina	90%	20
<i>Anser anser</i>	konspecifický	Na zemi	4%	?
<i>Anser anser</i>	konspecifický	Na ostrově	3%	?
<i>Anser caerulescens</i>	konspecifický	Kolonie na zemi	6%	?
<i>Anser caerulescens</i>	konspecifický	Kolonie na zemi	80%	?
<i>Anser caerulescens</i>	konspecifický	Kolonie na zemi	31%	13148
<i>Anser canagicus</i>	konspecifický	Na zemi	5%	341
<i>Branta canadensis</i>	konspecifický	Na zemi	1%	?
<i>Tadorna tadorna</i>	konspecifický	dutina	27%	130
<i>Tadorna tadorna</i>	konspecifický	dutina	50%	?
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	32%	63
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	57%	274
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	53%	86
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	59%	202
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	65%	168
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	50%	1058
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	32%	31
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	43%	66
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	95%	21
<i>Aix sponsa</i>	konspecifický	dutina	50%	245
<i>Anas penelope</i>	konspecifický	Na ostrově	1%	1012
<i>Anas penelope</i>	Různé druhy	Na ostrově	11%	?
<i>Anas strepera</i>	konspecifický	Na ostrově	4%	140
<i>Anas strepera</i>	konspecifický	Na ostrově	2%	272

<i>Anas strepera</i>	konspecifický	Na ostrově	9%	161
<i>Anas strepera</i>	konspecifický	Na ostrově	9%	355
<i>Anas strepera</i>	<i>Anas platyrhynchos</i>	Na ostrově	4%	281
<i>Anas strepera</i>	Různé druhy	Na ostrově	13%	?
<i>Anas carolinensis</i>	Různé druhy	Na ostrově	1%	?
<i>Anas castanea</i>	konspecifický	Dutina	45%	55
<i>Anas platyrhynchos</i>	konspecifický	Na ostrově	10%	67
<i>Anas platyrhynchos</i>	konspecifický	Na ostrově	1%	301
<i>Anas platyrhynchos</i>	konspecifický	Na zemi + v budkách	21%	267
<i>Anas platyrhynchos</i>	konspecifický	Na ostrově	11%	280
<i>Anas platyrhynchos</i>	<i>Anas strepera</i>	Na ostrově	8%	161
<i>Anas platyrhynchos</i>	Různé druhy	Na ostrově	6%	?
<i>Netta rufina</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	48%	?
<i>Netta rufina</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	17%	?
<i>Netta rufina</i>	<i>Aythya ferina</i>	Náhodná vegetace	33%	199
<i>Aythya valisineria</i>	<i>Aythya americana</i>	Náhodná vegetace	1%	77
<i>Aythya americana</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	36%	59
<i>Aythya americana</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	29%	38
<i>Aythya americana</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	20%	180
<i>Aythya americana</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	17%	51
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas cyanoptera</i>	Náhodná vegetace	53%	?
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas cyanoptera</i>	Náhodná vegetace	48%	474
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas cyanoptera</i>	Náhodná vegetace	79%	?
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas cyanoptera</i>	Náhodná vegetace	25%	?
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas acuta</i>	Náhodná vegetace	44%	48
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas platyrhynchos</i>	Náhodná vegetace	70%	5,5
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas platyrhynchos</i>	Náhodná vegetace	68%	4
<i>Aythya americana</i>	<i>Anas platyrhynchos</i>	Náhodná vegetace	31%	29
<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Náhodná vegetace	30%	>5000
<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Náhodná vegetace	69%	?

<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Náhodná vegetace	37%	716
<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Náhodná vegetace	6%	5000
<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Náhodná vegetace	39%	33
<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Náhodná vegetace	7%	596
<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Na ostrově	19%	685
<i>Aythya americana</i>	Různé druhy	Na ostrově	1%	663
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	38%	58
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	98%	48
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	72%	384
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	68%	537
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	57%	2120
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	60%	?
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	45%	143
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	64%	200
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	80%	74
<i>Aythya americana</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	65%	129
<i>Aythya americana</i>	<i>Oxyura jamaicensis</i>	Náhodná vegetace	15%	71
<i>Aythya americana</i>	<i>Oxyura jamaicensis</i>	Náhodná vegetace	4%	158
<i>Aythya fuligula</i>	Konspecifický	Na ostrově	10%	?
<i>Aythya fuligula</i>	Konspecifický	Na ostrově	20%	?
<i>Aythya fuligula</i>	konspecifický	Na ostrově	11%	?
<i>Aythya fuligula</i>	konspecifický	Na ostrově	10%	215
<i>Aythya fuligula</i>	Různé druhy	Na ostrově	14%	?
<i>Aythya marila</i>	konspecifický	Na ostrově	8%	?
<i>Aythya marila</i>	konspecifický	Na ostrově	8%	?
<i>Aythya marila</i>	konspecifický	Na ostrově	11%	?
<i>Aythya marila</i>	Různé druhy	Na ostrově	9%	?
<i>Aythya affinis</i>	konspecifický	Na ostrově	8%	?
<i>Aythya affinis</i>	Konspecifický	Na ostrově	12%	?
<i>Aythya affinis</i>	<i>Anas strepera</i>	Na ostrově	8%	355
<i>Clangula hamalis</i>	konspecifický	Na ostrově	3%	?
<i>Clangula hamalis</i>	konspecifický	Na ostrově	1%	?
<i>Clangula hyemalis</i>	Různé druhy	Na ostrově	10%	?

<i>Melanitta nigra</i>	konspecifický	Na ostrově	1%	?
<i>Melanitta nigra</i>	Různé druhy	Na ostrově	3%	?
<i>Bucephala albeola</i>	konspecifický	dutina	8%	?
<i>Bucephala albeola</i>	konspecifický	dutina	5%	?
<i>Bucephala islandica</i>	konspecifický	dutina	13%	?
<i>Bucephala islandica</i>	Různé druhy	dutina	8%	?
<i>Bucephala clangula</i>	konspecifický	dutina	34%	?
<i>Bucephala clangula</i>	konspecifický	dutina	39%	?
<i>Mergus cucullatus</i>	konspecifický	dutina	35%	17
<i>Mergus cucullatus</i>	konspecifický	dutina	21%	?
<i>Mergus serrator</i>	konspecifický	dutina	5%	?
<i>Mergus merganser</i>	konspecifický	Na ostrově	64%	125
<i>Mergus merganser</i>	Různé druhy	-	19%	?
<i>Heteronetta atricapilla</i>	<i>Fulica rufifrons</i>	Náhodná vegetace	55%	133
<i>Heteronetta atricapilla</i>	<i>Fulica armilata</i>	Náhodná vegetace	16%	51
<i>Heteronetta atricapilla</i>	<i>Plegadis falcinellus</i>	Náhodná vegetace	<2%	2071
<i>Heteronetta atricapilla</i>	<i>Netta peposaca</i>	Náhodná vegetace	83%	6
<i>Oxyura dominica</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	38%	?
<i>Oxyura jamaicensis</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	8%	60
<i>Oxyura jamaicensis</i>	Různé druhy	Náhodná vegetace	8%	809
<i>Oxyura jamaicensis</i>	<i>Aythya americana</i>	Náhodná vegetace	11%	93
<i>Oxyura jamaicensis</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	<1%	?
<i>Oxyura jamaicensis</i>	<i>Aythya valisineria</i>	Náhodná vegetace	5%	42
<i>Oxyura maccoa</i>	konspecifický	Náhodná vegetace	14%	?

## ZÁVĚR

Ve své práci jsem se zabývala konspecifickým hnízdním parazitismem u ptáků, zejména u vrubozobých, kde je tato reprodukční taktika nejvíce zkoumaná a diskutovaná. Cílem bylo shrnout jednotlivé názory a hypotézy, vysvětlující vznik CBP v ptačí říši, jeho evoluční zafixování a výhody i nevýhody z něj plynoucí. Téma konspecifického parazitismu je stále aktuální a neustálý rozvoj molekulárních metod, používaných k přesnému určení příbuzenských vztahů mezi hostitelem a parazitem a mezi jejich mláďaty, nabízí odpovědi na zatím nezodpovězené otázky.

## **PODĚKOVÁNÍ**

Ráda bych poděkovala svému školiteli, Mgr. Tomášovi Albrechtovi, Ph.D., a svému konzultantovi, Mgr. Jakubovi Kreisingerovi, za ochotné konzultace, pomoc při psaní mé práce a čas strávený nad její opravou. Poděkování dále patří mé rodině a blízkým lidem, u kterých jsem našla pochopení a potřebnou podporu.

## **LITERATURA:**

- Ackerman J. T., Eadie J. M., 2003; Current versus future reproduction: an experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 264-273.
- Ackerman J. T., Eadie J. M., Yarris G. S., Loughman D. L., McLandress M. R., 2003; Cues for investment: nest desertion in response to partial clutch depredation in dabbling ducks. *Animal Behaviour* 66: 871-883.
- Agrawal A. F., 2001; Kin recognition and the evolution of altruism. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 268: 1099-1104.
- Åhlund M., Andersson M., 2001; Brood parasitism – Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414: 600-601.
- Amat J. A., 1985; Nest Parasitism of Pochard *Aythya ferina* by Red-crested Pochard *Netta rufina*. *Ibis* 127: 255-262.
- Andersson M., 1984; Brood parasitism within species. *In: Producers and Scroungers (ed Barnard C. J.)*, pp. 195-228. London: Chapman & Hall.
- Andersson M., 2001; Relatedness and the evolution of conspecific brood parasitism. *American Naturalist* 158: 596-614.
- Andersson M., Åhlund M., 2000; Host-parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 97: 13188-13193.
- Andersson M., Åhlund M., 2001; Protein fingerprinting: a new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology* 82: 1433-1442.
- Andersson M., Eriksson M. O. G., 1982; Nest parasitism in goldeneyes *Bucephala clangula*: some evolutionary aspects. *American Naturalist* 120: 1-16.
- Andersson M., Waldeck P., 2007; Host-parasite kinship in a female-philopatric bird population: evidence from relatedness trend analysis. *Molecular Ecology* 16: 2797-2806.
- Arnold K. E., Owens I. P. F., 1998; Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265: 739-745.
- Arnold T. W., Anderson M. G., Emery R. B., Sorenson M. D., Desorbino C. N., 1995; The effect of late-incubation body-mass on reproductive success and survival on canvasbacks and redheads. *Condor* 97: 953-962.
- Bertram B. C. R., 1992; *The Ostrich Communal Nesting System*. Princeton University Press, Princeton: 109-120.
- Beuchamp G., 1997; Determinants of intraspecific brood amalgamation in waterfowl. *Auk* 114: 11-21.
- Blums P., Mednis A., Clark R. G., 1997; Effect of incubation body mass on reproductive success and survival of two European diving ducks: a test of the nutrient limitation hypothesis.

- Condor 99: 916-925.
- Bower A. R., Ingold D. J., 2004; Intraspecific brood parasitism in the Northern Flicker.  
Wilson Bulletin 116: 94-97.
- Brooke M. D. L., Davies N. B., 1988; Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts.  
Nature 35: 630-632.
- Brown C. R., Brown M. B., 1988; A new form of reproductive parasitism in cliff swallows.  
Nature 331: 66-68.
- Brown C. R., Brown M. B., 1989; Behavioral dynamics of intraspecific brood parasitism in colonial swallows.  
Animal Behaviour 37: 777-796.
- Brown C. R., Brown M. B., 1991; Selection of high-quality host nests by parasitic cliff swallows.  
Animal Behaviour 41: 457-465.
- Cash K. J., Evans R. M., 1986; Brood reduction in the American white pelican (*Plecanus erythrorhynchus*).  
Behavioral Ecology and Sociobiology 18: 413-418.
- Carey C., 1996; Female reproductive energetics.  
*In: Avian energetics and nutritional ecology (ed Carey C.), pp. 324-369.*  
New York: International Thomson Publishing.
- Christians J. K., 2002; Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals.  
Biological reviews 77: 1-26.
- Cichon M, 1996; The evolution of brood parasitism: The role of facultative parasitism.  
Behavioral Ecology 7: 137-139.
- Clawson R. L., Hartman G. W., Frederickson L. H., 1979; Dump nesting in a Missouri wood duck population.  
Journal of Wildlife Management 43: 347-355.
- Clutton Brock T. H., 1991; The Evolution of Parental Care.  
Princeton NJ: Princeton University Press, pp. 352.
- Cotton P. A., Wright J., Kacelnik A., 1999; Chick Begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony.  
American Naturalist 153: 412-420.
- Cunningham E. J. A., Lewis S., 2006; Parasitism of maternal investment selects for increased clutch size and brood reduction in a host.  
Behavioral Ecology 17: 126-131.
- Davies N. B., 2000; Cuckoos, cowbirds and other cheats.  
London: Poyser.
- Davies N. B., Brooke M. D. L., 1988; Cuckoos vs. reed warblers: adaptations and counteradaptations.  
Animal Behaviour 36: 262-284.
- Dawkins R., Krebs J. R., 1979; Arms races between and within species.  
Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences 205: 489-511.

- Deaborn D. C., 1998; Begging behavior and food acquisition by brown-headed cowbird nestlings.  
Behavioral Ecology and Sociobiology 43: 259-270.
- Drent R. H., Daan S., 1980; The prudent parent-energetic adjustments in avian breeding.  
Ardea 68: 225-252.
- Dugger B. D., Blums P., 2001; Effect of conspecific brood parasitism on host fitness for Tufted Duck and Common Pochard.  
Auk 118: 717-726.
- Eadie J. M., 1989; Alternative reproductive tactics in a precocial bird: the ecology and evolution of brood parasitism in goldeneyes.  
PhD diss., University of British Columbia, Vancouver.
- Eadie J. M., Kehoe T. P., Nudds T. D., 1988; Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American Anatidae: a review of hypotheses.  
Canadian Journal of Zoology 66: 1709-1721.
- Eadie J. M., Lumsden H. G., 1985; Is nest parasitism always deleterious to goldeneyes?  
American Naturalist 126: 859-866.
- Eadie J. M., Fryxell J. M., 1992; Density dependence, frequency-dependence, and alternative strategies in goldeneyes.  
American Naturalist 140: 621-641.
- Eadie J. M., Sherman P., Semel P., 1998; Conspecific brood parasitism, population dynamics, and the conservation of cavity-nesting birds.  
Behavioral Ecology and Conservation Biology (ed Caro T.), pp. 306-340.  
Oxford, UK: Oxford University Press.
- Eising C. M., Eikenaar C., Schwbl H., Groothuis T. G. G., 2001; Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for Chin development.  
Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences 268: 839-846.
- Emlen S. T., Wrege P. H., 1986; Forced copulations and intraspecific parasitism: two costs of social living in the white-fronted bee eater.  
Ethology 71: 2-29.
- Finney G., Cooke F., 1978; Reproductive habits in snow goose – influence of female age.  
Condor 80: 147-158.
- Forbes S., Mock D. W., 2000; A tale of two strategies: life history aspects of family strife.  
Condor 102: 23-34.
- Gil D., 2003; Golden eggs: Maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds.  
Ardeola 50: 281-294.
- Godfray H. C. J., 1995; Evolutionary theory of parent-offspring conflict.  
Nature 376: 133-138.
- Gorman K. B., Esler D., Flint P. L., Williams T. D., 2008; Nutrient reserve dynamics during egg production by female Greater Scaup (*Aythya marila*): Relationships with timing of reproduction.  
Auk 125: 384-394.
- Hamilton W. D., 1964; The evolution of social behavior.  
Journal of Theoretical Biology 7: 1-52.



- Hamilton W. J., Orians G. H., 1965; Evolution of brood parasitism in altricial birds.  
Condor 67: 361-382.
- Hanssen S. A., Hasselquist D., Folstad I., Erikstad K. E., 2005; Costs of reproduction in a long lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction.  
Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences 272: 1039-1046.
- Hauber M. E., 2003; Interspecific brood parasitism and the evolution of host clutch sizes.  
Evolutionary Ecology Research 5: 559-570.
- Hepp G. R., Kennamer R. A., Harvey W. F. IV., 1990; Incubation as a reproductive cost in female wood ducks.  
Auk 107: 756-764.
- Heusmann H. W., Bellville R. H., Burell R. G., 1980; Further observations on dump nesting by wood ducks.  
Journal of Wildlife Management 44: 908-915.
- Jaatinen K., Jaari S., O'Hara R. B., Ost M., Merila J., 2009; Relatedness and spatial proximity as determinants of host-parasite interactions in the brood parasitic Barrow's goldeneye (*Bucephala islandica*).  
Molecular Ecology 18: 2713-2721.
- Jackson W. M., 1993; Causes of conspecific nest parasitism northern masked weaver.  
Behavioral Ecology and Sociobiology 32: 119-126.
- Jackson W. M., 1998; Parasitic Birds and Their Hosts.  
Oxford University Press, Oxford: 406-416.
- Jones R. E., Leopold A. S., 1967; Nesting interference in a dense population of wood ducks.  
Journal of Wildlife Management 31: 221-228.
- Kilpi M., Lindström K., 1997; Habitat-specific clutch size and cost of incubation in common eidos, *Somateria mollissima*.  
Oecologia 111: 297-301.
- Kozlowski J., Stearns S. C., 1989; Hypothesis for the production of excess zygotes: models of bet-hedging and selective abortion.  
Evolution 43: 1369-1377.
- Kraaijeveld K., 2005; Black swans *Cygnus atratus* adopt related cygnets.  
Ardea 93: 163-169.
- Krakauer A. H., Kimball R. T., 2009; Interspecific brood parasitism in galliform birds.  
Ibis 151: 373-381.
- Lack D., 1968; Bird migration and natural selection.  
Oikos 19: 1-9.
- Lichtenstein G., 2001; Selfish begging by screaming cowbirds, a mimetic brood parasite of the bay-winged cowbird.  
Animal Behaviour 61: 1151-1158.
- Lichtenstein G., Sealy S. G., 1998; Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic brown-headed cowbird chick in yellow warbler nests.  
Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences 265: 249-254.
- Loeb M. L. G., 2003; Evolution of egg dumping in a subsocial insect.  
American Naturalist 161: 129-142.

- Lombardo M. P., Power H. W., Stouffer P. C., Romagnano L. C., Hoffenberg A. S., 1989; Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European starling (*Sturnus vulgaris*). Behavioral Ecology and Sociobiology 24: 217-223.
- Lopéz-Sepulcre A., Kokko H., 2002; The role of kin recognition in the evolution of brood parasitism. Animal Behaviour 64: 215-222.
- Lotem A., Nakamura H, Zahavi A., 1995; Constraints on egg discrimination and cuckoo host coevolution. Animal behaviour 49: 1185-1209.
- Lyon B. E., 1993a; Conspecific brood parasitism as a flexible reproductive tactic in American coots. Animal Behaviour 46: 911-928.
- Lyon B., E., 1993b; Tactics of parasitic American coots: host choice and the pattern of egg dispersion among host nests. Behavioral Ecology and Sociobiology 33: 87-100.
- Lyon B. E., 1998; Optimal clutch size and conspecific brood parasitism. Nature 392: 380-383.
- Lyon B. E., 2003; Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. Nature 422: 495-499.
- Lyon B. E., 2007; Mechanism of egg recognition in defenses against conspecific brood parasitism: American coots (*Fulica americana*) know their own eggs. Behavioral Ecology and Sociobiology 61: 455-463.
- Lyon B. E., Eadie J. M., 1991; Mode of development and interspecific avian brood parasitism. Behavioral Ecology 2: 309-318.
- Lyon B. E., Eadie J. M., 2000; Family matters: kin selection and the evolution of conspecific brood parasitism. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America 97: 12942-12944.
- Marchetti K., 2001; Egg rejection in a passerine bird. Size does matter. Animal Behaviour 59: 877-883.
- Mason P., Rothstein S. I., 1986; Coevolution and avian brood parasitism: cowbirds show evolutionary response to host discrimination. Evolution 40: 1207-1214.
- Maynard Smith J., Price G. R., 1973; The logic of animal conflicts. Nature 246: 15-18.
- McRae S. B., 1996; Family values: costs and benefits of communal nesting in the moorhen. Animal Behaviour 52: 225-245.
- McRae S. B., 1997; A rise in nest predation enhances the frequency of intraspecific brood parasitism in a moorhen population. Journal of Animal Ecology 66: 143-153.
- McRae S. B., 1998; Relative reproductive success of female moorhens using conditional strategies of brood parasitism and parental care. Behavioral Ecology 9: 93-100.

- McRae S. B., Burke T., 1996; Intraspecific brood parasitism in the moorhen; parentage and parasitic-host relationship determined by DNA fingerprinting.  
Behavioral Ecology and Sociobiology 38: 115-129.
- Milonoff M. H., Pöysä H., Runko P., Ruusila V., 2004; Brood rearing costs affect future reproduction in the precocial common goldeneye *Bucephala clangula*.  
Journal of Avian Biology 35: 344-351.
- Mock D. W., Forbes S., 1995; The evolution of parental optimism.  
Trends in Ecology & Evolution 10: 130-134.
- Monaghan P., Nager R. G., 1997; Why don't birds lay more eggs?  
Trends in Ecology & Evolution 12: 270-274.
- Morse T. E., Wright H. M., 1969; Dump nesting and its effect on production in wood ducks.  
Journal of Wildlife Management 33: 284-293.
- Møller A. P., 1987; Intraspecific nest parasitism and antiparasite behavior in swallows, *Hirundo rustica*.  
Animal Behaviour 35: 247-254.
- Nielsen CH. R., Parker P. G., Gates R. J., 2006; Intraspecific nest parasitism of cavity-nesting wood ducks: costs and benefits to hosts and parasites.  
Animal Behaviour 72: 917-926.
- Payne R. B., 1977; The ecology of brood parasitism in birds.  
Annual Review of Ecology and Systematics 8: 1-28.
- Petrie M., Møller A. P., 1991; Laying eggs in other nests – intraspecific brood parasitism in birds.  
Trends in Ecology & Evolution 6: 315-320.
- Pilz K. M., Smith H. G., Sandell M. I., Schwabl H., 2003; Inter-female variation in egg yolk androgen allocation in the European starling: do high-quality females invest more?  
Animal Behaviour 65: 841-850.
- Pilz K. M., Smith H. G., Andersson M., 2005; Brood parasitic European starlings do not lay high-quality eggs.  
Behavioral Ecology 16: 507-513.
- Power H. W., Kennedy E. D., Romagnano L. C., Lombardo M. P., Hoffenberg A. S., Stouffner P. C., McGuire T. C., 1989; The parasitism insurance hypothesis.  
Condor 91: 753-765.
- Pöysä H., 1999a; Association between conspecific nest parasitism and the timing of breeding in the common goldeneye *Bucephala clangula*.  
Ornis Fenn 76: 89-92.
- Pöysä H., 1999b; Conspecific nest parasitism is associated with inequality in nest predation risk in the common goldeneye (*Bucephala clangula*).  
Behavioral Ecology 10: 533-540.
- Pöysä H., 2003; Low host recognition tendency revealed by experimentally induced parasitic egg laying in the common goldeneye (*Bucephala clangula*).  
Canadian Journal of Zoology 81: 1561-1565.
- Pöysä H., 2004; Relatedness and the evolution of conspecific brood parasitism: parameterizing a model with data for a precocial species.  
Animal Behaviour 67: 673-679.

- Pöysä H., 2006; Public information and conspecific nest parasitism in goldeneyes: targeting safe nests by parasites.  
Behavioral Ecology 17: 459-465.
- Pöysä H., Pesonen M., 2007; Nest Predation and the Evolution of Conspecific Brood Parasitism: From Risk Spreading to Risk Assessment.  
American Naturalist 169: 94-104.
- Rahin H., Curran-Everett L., Booth D. T., 1988; Eggshell differences between parasitic and nonparasitic *icteridae*.  
Condor 90: 962-964.
- Ridley M., 1994; Unfaithful reproduction (reprinted from the Red Queen – Sex and the Evolution of Human – Nature, 1993).  
New Statesman & Society 7: 30-31.
- Robertson G. J., 1998; Egg adoption can explain joint egg-aying in common eidos.  
Behavioral Ecology and Sociobiology 43: 289-296.
- Rohwer F. C., Freeman S., 1989; The distribution of conspecific nest parasitism in birds.  
Canadian Journal of Zoology 67: 239-253.
- Rohwer F. C., Heusmann H. W., 1991; Effects of brood size and age on survival of female wood ducks.  
Condor 93: 817-824.
- Rothstein S. I., 1975; Mechanisms of avian egg recognition: do birds know their own eggs?  
Animal Behaviour 23: 268-278.
- Rothstein S. I., 1990; A model system of coevolution: avian brood parasitism.  
Annual Review of Ecology and Systematics 21: 481-508.
- Rothstein S. I., 1993; An experimental test of the Hamilton-Orians hypothesis for the origin of avian brood parasitism.  
Condor 95: 1000-1005.
- Roy Nielsen C., Semel B., Sherman P. W., Westneat D. F., Parker P. G., 2006; Host-parasite relatedness in wood ducks: patterns of kinship and parasite success.  
Behavioral Ecology 17: 441-496.
- Ruxton G. D., 1999; Are attentive mothers preferentially parasitised?  
Behavioral Ecology and Sociobiology 46: 71-72.
- Ruxton G. D., Broom M., 2002; Intraspecific brood parasitism can increase the number of eggs that an individual lays in its own nest.  
Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences 269: 1989-1992.
- Sato T., 1986; A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika.  
Nature 323: 58-59.
- Sayler R. D., 1992; Ecology and Management of Breeding Waterfowl.  
University of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 290-322.
- Schwabl H., 1993; Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds.  
Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America 90: 11446-11450.
- Schwabl H., 1996; Environment modifies the testosterone levels of a female bird and its eggs.  
Journal of experimental zoology 276: 157-163.
- Semel B., Sherman P. W., 1986; Dynamics of nest parasitism in wood ducks.

- Auk 103: 813-816.
- Semel B., Sherman P. W., 2001; Intraspecific nest parasitism and nest-site competition in wood ducks.  
Animal Behaviour 61: 787-803.
- Semel B., Sherman P. W., Byers S. M., 1988; Effects of brood parasitism and nest box placement on wood duck breeding ecology.  
Condor 90: 920-930.
- Sorenson M. D., 1991; The functional-significance of parasitic egg-laying and typical nesting in redhead duck – an analysis of individual behavior.  
Animal Behaviour 42: 771-796.
- Sorenson M. D., 1992; Why is conspecific nest parasitism more frequent in waterfowl than in other birds – comment.  
Canadian Journal of Zoology 109: 272-292.
- Sorenson M. D., 1997a; Effects of intra- and interspecific brood parasitism on a precocial host, the canvasback, *Aythya valiseneria*.  
Behavioral Ecology 8: 153-161.
- Starck J. M., Ricklefs R. E., 1998; Avian Growth and Development. Evolution within the altricial-precocial spektrum.  
Oxford University Press, New York, pp. 3-30.
- Stouffer P. C., Power H. W., 1991; Brood parasitism by starlings experimentally forced to desert their nests.  
Animal Behaviour 41: 537-539.
- Summers K., Amos W., 1997; Behavioral, ecological, and molecular genetic analyses of reproductive strategies in the Amazonian dart-poison frog, *Dendrobates ventrimaculatus*.  
Behavioral Ecology 8: 260-267.
- Tallamy D. W., 2005; Egg dumping in insects.  
Annual Review of Entomology 50: 347-370.
- Thomson D. L., Monaghan P., Furness R. W., 1998; The demands of incubation and avian clutch size.  
Biological Reviews 73: 293-304.
- Trivers R. L., 1974; Parent-offspring conflict.  
American Zoologist 14: 249-264.
- 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.
- Vehrencamp S. L., 1983; Optimal degree of skew in cooperative societies.  
American Zoologist 23: 327-335.
- Vehrencamp S. L., Quinn J. S., 2004; The evolution of joint-nesting systems: mutual cooperation or conspecific brood parasitism? *In* Cooperative Breeding in Birds: Recent Research and New Theory (ed Koenig W. D., Dickinson J.), pp. 177-196.  
Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Webb D. R., 1987; Thermal tolerance of avian embryos – a review.  
Condor 89: 847-898.

- Wellwe W., 1959; Parasitic egg laying in the redhead (*Aythya americana*) and other american anatidae.  
Ecological monographs 29: 333-365.
- Weller M. W., 1971; Experimental Parasitism of American Coot Nests.  
Auk 88: 108-115.
- Wisenden B. D., 1999; Alloparental care in fish.  
Reviews in Fish Biology and Fisheries 9: 45-70.
- Yom-Tov Y., 1980; Intraspecific nest parasitism in birds.  
Biological Reviews 55: 93-108.
- Yom-Tov Y., 2001; An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds.  
Ibis 143: 133-143.
- Yom-Tov Y., Geffen E., 2006; On the origin of brood parasitism in altricial birds.  
Behavioral Ecology 17: 196-205.
- Zink A. G., 2000; The evolution of intraspecific brood parasitism in birds and insects.  
American Naturalist 155: 395-405.