

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



Bc. Michal Šulc

**Vliv UV složky spektra na odmítání parazitických
vajec rákosníkem obecným**

The role of UV reflection in parasitic egg rejection
in the reed warbler

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Petr Procházka, Ph.D

Praha, 2012

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Michal Šulc

V Praze dne 27. srpna 2012

.....

Poděkování

Za odborné rady a pečlivé vedení děkuji svému školiteli RNDr. Petrovi Procházkovi, Ph.D.

Za pomoc při sběru dat děkuji celému jádru rákosničímú týmu, jmenovitě Ing. Miroslavu Čapkovi, CSc., RNDr. Petru Procházkovi, Ph.D., Mgr. Milici Požgayové, Ph.D., Mgr. Václavu Jelínkovi, Bc. Tereze Bolckové a doc. Ing. Marcelu Honzovi, Dr. Poslednímu jmenovanému děkuji také za zajištění materiální podpory.

Děkuji také všem, kteří byli tak laskaví a podíleli se na hodnocení míry vnitrosnúškové variability.

Za užitečné rady děkuji konzultantovi RNDr. Ondřeji Sedláčkovi, Ph.D.

Za obětavou podporu děkuji své rodině a nejbližším.

Diplomová práce byla financována grantem

IAA600930903 – Podněty, rozpoznávání a reakce v koevolučních závodech ve zbrojení mezi
hnízdními parazity a jejich hostiteli

Abstrakt

Jeden z nejlepších způsobů obrany hostitele před hnízdním parazitismem je rozpoznání a odmítnutí parazitického vejce. Řada studií prokázala, že UV složka světelného spektra, kterou jsou ptáci schopni na rozdíl od lidí vnímat, hraje důležitou roli v chování ptáků. Použitím spektrofotometru jsme zjistili, že vejce rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) a kukačky obecné (*Cuculus canorus*) se liší především svou světlostí, ale také UV odstínem. Ve své diplomové práci jsem si proto položil otázku, jaký vliv má UV odrazivost vajec na rozpoznávání a odmítání parazitických vajec. Abychom to zjistili, provedli jsme tři experimenty. V prvním experimentu jsme parazitovali hnízda modelovými vejci natřenými speciálními bílými barvami lišícími se pouze v UV složce spektra (UV+ a UV-). Ve druhém jsme hnízda rákosníků parazitovali jedním konspecifickým vejcem natřeným buď UV blokem, látkou redukující odrazivost vajec v rozmezí 300–400 nm, nebo vazelínou, která odrazivost nijak neovlivňuje. Ve třetím pokusu jsme pak UV blokem a vazelínou přetírali jedno z vlastních vajec hostitele. V každém experimentu jsme sledovali reakci hostitele na parazitická vejce. Protože vejce rákosníků sama odrážejí UV záření, očekávali jsme, že vejce UV- budou odmítána častěji podobně jako vejce natřená UV blokem, spíše než vejce UV+ a vejce natřená vazelínou. Zjistili jsme, že naopak vejce UV+ byla odmítána častěji než vejce UV-. Vejce natřená UV blokem nebo vazelínou byla ve většině případů přijímána a nelišila se mezi sebou mírou odmítání. Zdá se tedy, že ptáci mohou využívat UV složku spektra k rozpoznávání parazitických vajec, ale rozhodující roli pravděpodobně nehraje. Navíc jsme nezjistili, že by nižší míra vnitrosněškové variability usnadňovala rozpoznání parazitických vajec. Potvrdili jsme ale, že pevnost parazitických vajec ovlivňuje způsob, kterým budou tato vejce odmítnuta.

Klíčová slova: hnízdní parazitismus, parazitické vejce, rákosník obecný, *Acrocephalus scirpaceus*, kukačka obecná, *Cuculus canorus*, vnitrosněšková variabilita, UV spektrum

Abstract

One of the best ways how hosts may defend their clutch against brood parasitism is recognition and rejection of parasitic eggs. It has been documented that ability to percept UV light in birds affects their behaviour. By using a spectrophotometer we found that Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) eggs and Common cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs differ mainly in brightness but also in UV hue. We investigated the influence of birds' UV vision on recognition and rejection of parasitic eggs. Therefore we performed three experiments to reveal the role of eggshell UV reflectance on egg rejection in this host. In the first experiment, we parasitized clutches with artificial white eggs differing only in UV reflectance (UV- and UV+). In the other two, we experimentally reduced UV reflectance from conspecific and host own eggs. We used a UV light blocker, which did not influence the reflectance shape in the other parts of spectra. As a control we used a group of conspecific and own eggs coated in Vaseline, which did not affect eggshell reflectance. In each experiment, we monitored host response to parasitic eggs. Because the Reed Warbler's eggs reflect UV radiation themselves, we expected that white UV- eggs would be rejected as well as the eggs coated in UV blocker at a higher rate than white UV+ eggs and eggs coated in Vaseline, respectively. Contrary to our prediction, we found that white UV+ eggs were rejected more often than white UV- eggs. Eggs coated in UV blocker or Vaseline were in most cases accepted and did not differ in rejection rate. Thus it seems that birds can use UV part of spectra for the recognition of parasitic eggs, but it does not play a key role. Moreover, we did not confirm the hypothesis that a lower intraclutch variation in host egg appearance facilitates the recognition of parasitic eggs. Finally, we found that strength of parasitic eggs may influence the mode of their rejection by the hosts.

Key words: brood parasitism, parasitic egg, Eurasian Reed Warbler, *Acrocephalus scirpaceus*, Common Cuckoo, *Cuculus canorus*, intraclutch variability, UV spectrum

Obsah

1	Úvod	9
1.1	Zrak.....	9
1.2	Svět očima ptáků	11
1.3	Vnímání UV záření	12
1.4	Zbarvení vajec	13
1.5	Hnízdní parazitismus	14
1.5.1	<i>UV mimize a vliv UV na rozpoznávání parazitických vajec</i>	15
1.5.2	<i>Další optické signály v rozpoznávání parazitických vajec</i>	17
1.5.3	<i>Způsob odmítání parazitických vajec</i>	19
1.6	Hypotézy a predikce	19
2	Metodika	21
2.1	Studijní lokalita.....	21
2.2	Studovaný druh	21
2.3	Hledání hnízd a vedení hnízdních karet.....	22
2.4	Měření odrazivosti (reflektance)	22
2.4.1	<i>Práce se spektrofotometrem</i>	23
2.4.2	<i>Měření reflektance a výpočet barevných charakteristik vajec</i>	24
2.5	Vliv UV na odmítání vajec – tři pokusy.....	26
2.5.1	<i>Bílá parazitická vejce</i>	26
2.5.2	<i>Konspicivní vejce natřená UV blokem či vazelínou</i>	28
2.5.3	<i>Vlastní vejce natřená UV blokem či vazelínou</i>	29
2.6	Hodnocení vnitrosněškové variability	29
2.7	Způsob odmítání bílých parazitických vajec	31
2.8	Statistická analýza	31
3	Výsledky	33
3.1	Barevné charakteristiky vajec.....	33
3.2	Vliv UV na odmítání parazitických vajec.....	34
3.3	Způsob odmítání parazitických vajec.....	37
4	Diskuze	37
4.1	Zbarvení vajec	38
4.2	Vliv UV na odmítání parazitických vajec.....	40
4.3	Vliv vnitrosněškové variability na odmítání.....	43
4.4	Způsob odmítání parazitických vajec.....	44
5	Závěr	47
	Seznam použité literatury	48

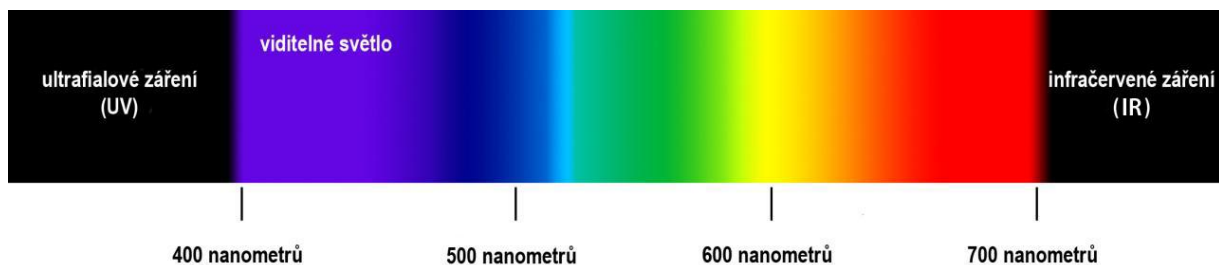
Cíle diplomové práce

Cílem této diplomové práce je kvantifikovat rozdíl ve zbarvení vajec hnízdního parazita kukačky obecné (*Cuculus canorus*) a jejího hostitele rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) a prostřednictvím tří pokusů zjistit, zda rozdíl v UV složce světelného spektra slouží rákosníkům jako významná informace pro rozpoznávání a odmítání parazitických vajec. Nový přístup využívající speciální barvy by měl odhalit, zda záření, které člověk není schopen vnímat, může ovlivňovat rozpoznávání vajec, které je zásadním momentem v koevoluci parazita a jeho hostitele. Součástí jednoho z experimentů bylo i ověření vlivu míry vnitrosněškové variability vzhledu vajec hostitele na odmítání parazitických vajec. Navíc, protože v jednom z experimentů byly využívány dva typy parazitických vajec lišících se svou pevností, jsme ověřovali hypotézu, zda materiál parazitického vejce ovlivňuje způsob jeho odmítnutí.

1 Úvod

1.1 Zrak

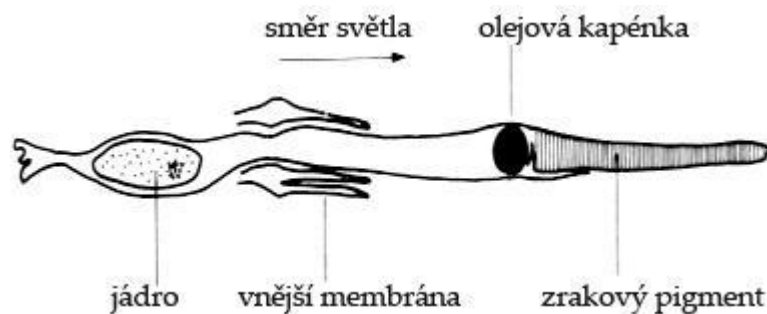
Živočichové vnímají své okolí prostřednictvím smyslů. Jedním z nich je zrak – smysl, který umožňuje svému nositeli vnímat elektromagnetické záření. Lidské oko dokáže postřehnout elektromagnetické záření v rozmezí přibližně 400–700 nm. Této části spektra se říká světlo (obr. 1). Záření o nižších vlnových délkách se nazývá ultrafialové (UV), o vyšších pak infračervené (IR).



Obr. 1 Elektromagnetické spektrum. Upraveno dle (<http://local.content.compendiumblog.com/uploads/user/2af9dc1d-8541-42e4-a91f-6aaf97caf33a/4844a17e-a4fb-4018-9d3a-31dc846044ee/Visible%20spectrum.jpg>).

Paprsky záření dopadající na sítnici podráždí fotoreceptory, specializované světločivné buňky, které předají informaci do mozku. Fotoreceptory u obratlovců jsou dvou typů, tyčinky a čípky. Tyčinky umožňují vnímání intenzity osvětlení, čípky zprostředkovávají barevné vidění (Cuthill et al. 2000, obr. 2). Lidské oko obsahuje tři druhy čípků, každý citlivý na určitou část světla. Proto můžeme rozlišovat tři základní barvy (červenou, zelenou a modrou), a dále všechny ty, které vznikají jejich kombinací. Zrak ptáků je navíc vybaven ještě jedním typem čípků, díky nimž mohou ptáci vnímat i UV záření přibližně v rozmezí 300–400 nm (Bennett et al. 1994, Bowmaker et al. 1997, Hart et al. 1998).

Schopnost vnímat i UV část spektra není pouze výsadou ptáků. Je široce rozšířená u mnoha dalších obratlovců, včetně ryb, plazů a savců (Jacobs 1992). I lidské oko má určitý potenciál vnímat UV záření. Čípky citlivé na krátkovlnné záření, díky kterým vnímáme hlavně odstíny modré barvy (čípky VS, obr. 3), jsou částečně citlivé i na část UV složky spektra. Nicméně toto záření až na sítnici neproniká, protože je filtrováno očním aparátem, především čočkou a rohovkou (Taylor et al. 2001). Avšak lidé postižení afakií, jimž čočka chybí, mohou UV záření vnímat (Stark et al. 1994). Naopak rohovka, komorová voda, čočka i sklivec ptáků jsou pro UV záření dobře propustné (Hart et al. 1998, 1999).

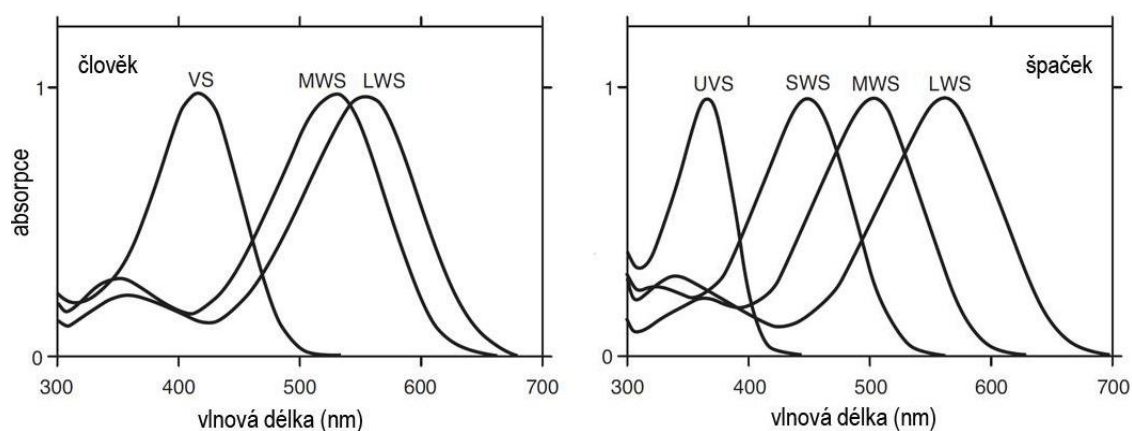


Obr. 2 Stavba ptačího čípku a zobrazení směru světla. Upraveno dle (http://www.phys.ufl.edu/~avery/course/3400/vision/bird_cone.gif).

Schopnost vnímat UV záření není jediný rozdíl mezi zrakovým systémem ptáků a lidí. Čípky ptáků obsahují navíc olejové kapičky s karotenovým barvivem, které filtrují dopadající záření (Vorobyev et al. 1998, Hart et al. 2000). Spektrální citlivost jednotlivých typů čípků je tak specificky upravena (zúžena), čímž je snížen jejich překryv. Díky tomu ptáci vnímají barvy více nasycené (saturované) – neboli více odlišné od šedé, a dokáží také rozlišovat více odstínů (Vorobyev et al. 1998, Hart et al. 2000).

Rozdíly ve vnímání světa prostřednictvím zraku jsou u ptáků a lidí značné a mohou mít významný vliv na správné pochopení chování ptáků. Je proto nezbytné

využívat postupy umožňující postřehnout i UV složku spektra a „vidět tak svět ptačíma očima“. Jak je možné tohoto výsledku dosáhnout, ukáže následující kapitola.



Obr. 3 Spektrální citlivosti třech typů lidských čípků a čtyř typů čípků špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) změřené mikrospektrofotometrickou metodou. Průměrné hodnoty vlnových délek při maximální absorpci záření vizuálními pigmenty jsou: člověk VS (violet sensitive) = 419 nm, MWS (middle-wave sensitive) = 531 nm, LWS (long-wave sensitive) = 558 nm (Darnall et al. 1983); špaček UVS (UV sensitive) = 362 nm, SWS (short-wave sensitive) = 449 nm, MWS = 504 nm, LWS = 563 nm (Hart et al. 1998). Upraveno dle Hill a Mcgraw (2006).

1.2 Svět očima ptáků

Prvním a zásadním krokem k tomu, jak zjistit, co ptáci vidí, je objektivně měřit kvalitu zbarvení. K tomuto účelu se používá přístroj zvaný spektrofotometr, který dokáže určit a číselně vyjádřit množství odraženého záření (více viz kap. 2.4). Z těchto spektrálních dat lze poměrně snadno zjistit, jak je barva světlá, jaký je její odstín, kolik obsahuje UV složky nebo jak je UV složka sytá (tab. 2, str. 26). Takovéto barevné charakteristiky již mohou objektivně vypovídat o možném vlivu zbarvení na chování ptáků.

Protože oči ptáků (stejně jako ostatních obratlovců) ovšem nejsou ke všem vlnovým délkám stejně citlivé, je nutné do analýz zakomponovat i informace o citlivosti jednotlivých typů čípků (viz obr 3). K tomuto účelu se dnes využívá především počítačový program Avicol (Gomez 2006) a aplikace TetraColorSpace (Stoddard a Prum 2008). Oba tyto programy navíc umožňují porovnat dvě barvy v jejich chromatické

(odstín barvy) a achromatické (především světlost barvy) složce (více viz manuály k jednotlivým programům). Navíc je do těchto programů možné importovat i hodnotu intenzity osvětlení okolního prostředí, která pravděpodobně může významně ovlivňovat vnímání barev (Kelber et al. 2003, Antonov et al. 2011, Honza et al. 2011). Díky těmto moderním metodickým postupům je možné objektivně posoudit nejrůznější projevy chování ptáků a také odhalit, jak významný je vliv UV složky spektra na jejich mezidruhové a vnitrodruhové interakce (Stoddard 2012).

1.3 Vnímání UV záření

Přestože UV záření má obecně na organismus negativní vliv a může například poškozovat sítnici oka (<http://www.who.int/uv/health/en>), je citlivost na tuto složku spektra široce rozšířená u většiny druhů ptáků (Bennett a Cuthill 1994). Je proto velice pravděpodobné, že schopnost ptáků vnímat UV záření má v evoluci adaptivní funkci. Neustále přibývají vědecké studie, které odhalují vliv ultrafialového záření na nejrůznější aspekty chování ptáků (Withgott 2000).

Nejprve byl prokázán jeho význam v pohlavním výběru. Samice často upřednostňují samce, jejichž opeření odráží UV záření, před samci, kteří byli této odrazivosti uměle zbaveni (Bennett et al. 1996, Andersson a Amundsen 1997, Hunt et al. 1997, Hunt et al. 1999, Maddocks et al. 2001, Pearn et al. 2001, Siitari et al. 2002). Tento výsledek je navíc podpořen zjištěním, že UV ornamentace peří souvisí s fyzickou kondicí jedinců. UV ornamenty mohou pravdivě vypovídat o kvalitě výživy (Keyser a Hill 1999, Doucet 2002, Siefferman a Hill 2005), množství střevních parazitů (Doucet a Montgomerie 2002 a 2003, Mougeot et al. 2005) či o intenzitě imunitní odpovědi (Peters et al. 2004, Griggio et al. 2010).

Nejen peří dospělých ptáků, ale i kůže mlád'at nebo vnitřek zobáku odráží UV záření. UV složka je v hnízdě dobře postřehnutelná, protože výrazně kontrastuje s hnízdní kotlinkou, která UV záření neodráží (Heeb et al. 2003, Hunt et al. 2003). Mlád'ata mohou navíc prostřednictvím UV odrazivosti signalizovat rodičům svou fyzickou zdatnost (Johnsen et al. 2003, Bize et al. 2006, Jacot a Kempenaers 2007, De Ayala et al. 2007), a ti pak mohou na základě této informace rozdělovat potomkům potravu (Jourdie et al. 2004).

Schopnost ptáků vnímat UV záření není využívána jen ke komunikaci mezi ptáky navzájem, ale také k vyhledávání potravy. Zatímco plodožraví ptáci mohou využívat UV signály k vyhledávání zralých plodů (Honkavaara et al. 2004), hmyzožraví zase k vyhledávání hmyzu (Church et al. 1998). Mezi lovecké strategie poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) patří mimo jiné i vyhledávání kořisti hraboše mokřadního (*Microtus agrestis*) pomocí nápadných močových cest, které výrazně odrážejí UV záření (Viitala et al. 1995).

Je zřejmé, že UV složka spektra významně ovlivňuje chování ptáků. Není proto nijak překvapivé, že důležitou roli hraje i v interakci mezi hnízdním parazitem a jeho hostitelem. Hlavním optickým podnětem v tomto vztahu je zbarvení vajec.

1.4 Zbarvení vajec

Stejně jako se peří ptáků vyznačuje širokou barevnou rozmanitostí, podobně je tomu i u ptačích vajec. Vaječná skořápka je barvena pigmenty při průchodu spodní částí vejcovodu (Zhao et al. 2006). Jde především o protoporfyrin způsobující hnědé zbarvení skvrn a biliverdin zodpovědný za podkladovou barvu v odstínech modré a zelené (Mikšík et al. 1996). Vejce ale kromě barevné složky odráží i UV záření.

Zbarvení vajec má bezpochyby často adaptivní charakter. Hypotéz vzniku je uváděno hned několik. Jako nejvýznamnější se jeví adaptace na predáční tlak. Krypticky zbarvená vejce ptáků by podle této hypotézy měla snižovat riziko predace. Pravdivost tohoto tvrzení ale dosud nebyla uspokojivě potvrzena (Kilner 2006, Večlová a Hořák 2009). Současné zbarvení vajec se mohlo také vyvinout v souvislosti s intenzivním slunečním zářením, jak navrhuje termoregulační hypotéza. Pigmenty v tomto případě slouží jako účinná ochrana před nebezpečným přehřátím vajec (Bakken et al. 1978, Lahti 2008). Investice vápníku do tvorby skořápky může být pro řadu druhů vysoce nákladnou záležitostí. Třetí hypotéza proto předpokládá, že barvivo protoporfyrin může zastupovat vápník a dodávat tak skořápce potřebnou pevnost (Gosler et al. 2005). Další hypotéza hovoří o tom, že samice prostřednictvím barvy vajec může signalizovat samci svoji kvalitu. (Moreno a Osorno 2003). Cherry a Gosler (2010) shrnují, že na zbarvení vajec se často nepodílí pouze jeden z těchto selekčních faktorů, nýbrž že působí vzájemně. Významný vliv v evoluci zbarvení vajec hraje jistě i tlak ze strany hnízdních parazitů (Kilner 2006).

1.5 Hnízdní parazitismus

Obligátní mezidruhový hnízdní parazitismus je reprodukční strategie vyskytující se asi u 1 % druhů ptáků (Payne 1977, Rothstein 1990). Spočívá v tom, že hnízdní parazit klade svá vejce do snůšek jiného druhu, který pak jeho vejce inkubuje a později i krmí jeho mláďata (Davies 2000, Stokke et al. 2005). Kukačka obecná má výrazně negativní vliv na fitness hostitele, protože čerstvě vylíhlé mládě kukačky vyhazuje z hnízda jeho vejce i mláďata (Davies 2000), což výrazně snižuje reprodukční úspěšnost hostitele (Øien et al. 1998, Krüger 2007).

Vztah mezi kukačkou a jejím hostitelem je jednou z nejlepších ukázek koevoluce u obratlovců. Během koevolučních závodů ve zbrojení vznikla řada nejrůznějších adaptací a protiadaptací u obou jejich aktérů (Brooke a Davies 1988, Davies a Brooke 1988, Stokke et al. 2005, Davies 2011). Samice kukačky se často specializují na určitý druh hostitele, se kterým mají synchronizované snášení vajec. Při kladení vajec tráví v hníždě hostitele velice krátkou dobu, doslova několik sekund (Moksnes et al. 2000). Vejce jsou vzhledem k velikosti kukačky malá (Krüger a Davies 2004), mají pevné skořápky (Honza et al. 2001a), krátkou dobu inkubace (Birkhead et al. 2011) a vynikají mimořádnou mírou mimeze (Brooke a Davies 1988). To na druhou stranu vyvolává silný selekční tlak na hostitele, který je nucen se parazitismu bránit (Takasu 1998). Nejlepším způsobem obrany hostitele poté, co kukačka úspěšně parazituje jeho snůšku, je bezesporu rozpoznání a odstranění parazitického vejce. Současné vědecké poznatky připisují významný vliv i ultrafialové složce spektra (např. Honza et al. 2007, Honza a Poláčiková 2008).

1.5.1 UV mimeze a vliv UV na rozpoznávání parazitických vajec

Vejce hnízdních parazitů často vynikají vysokou mírou mimeze (Brooke a Davies 1988). Kukačka obecná je generalistický druh, který parazituje více druhů hostitelů. V rámci druhu však vytváří minimálně 16 ras (v literatuře *races* nebo *gentes*), které se specializují na jednoho nebo několik málo druhů hostitelů (Moksnes a Røskaft 1995, Gibbs et al. 2000, Fossøy et al. 2011). Nicméně studie využívající spektrofotometrická měření naznačují, že kukačky snášejí mnohem více odlišných typů vajec, jen lidský zrak, díky nemožnosti vnímat UV záření, není schopen tuto variabilitu odhalit (Cherry a Bennett 2001, Avilés a Møller 2004, Starling et al. 2006).

Spektrofotometrie také nabízí odpověď na dlouho trvající otázku, jak je možné, že z pohledu člověka nemimetická vejce jsou hostitelem přijímána a naopak mimetická odmítána. Cherry a Bennett (2001) zjistili, že na první pohled odlišná vejce kukačky červenoprsé (*Cuculus solitarius*) a drozdíka kapského (*Cossypha caffra*) se výrazně shodují v UV složce spektra. Proto je drozdík může vnímat jako mimetická. Hypotézu „skryté mimeze“ podporuje i práce Honzy et al. (2007). Drozd zpěvný (*Turdus philomelos*) v této experimentální studii překvapivě často přijímal modelová vejce hodnocená člověkem jako nemimetická, naopak mimetická odmítal. Spektrofotometrie ale posléze odhalila, že UV záření ve spojení se „zelenou“ oblastí spektra výrazně ovlivňovaly odmítání modelových vajec. Výsledky byly podpořeny i při využití optického modelu zraku ptáků na stejném souboru dat (Cassey et al. 2008). Pokud skutečně UV záření slouží hnízdním parazitům jako účinná mimeze jejich vajec, která se navíc může v průběhu let zlepšovat (Avilés et al. 2006a, Spottiswoode a Stevens 2012), dá se předpokládat, že i hostitelé tuto část spektra mohou využívat při rozpoznávání parazitických vajec (Honza et al. 2007, Cassey et al. 2008, Honza a Polačiková 2008).

Vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*) je severoamerický hnízdní parazit využívající více než 200 druhů hostitelů (Friedmann a Kiff 1985). Některé druhy ve většině případů vejce vlhovce přijímají, jiné je naopak téměř vždy odmítají. Míra UV mimeze se ovšem u těchto dvou skupin neliší (Underwood a Sealy 2008). Nezdá se tedy, že by hostitelé vlhovce využívali UV složku spektra k rozpoznávání parazitických vajec. U vlhovce hnědohlavého ovšem není tento výsledek překvapující, protože tento druh parazituje velké množství nejrůznějších druhů a nevytváří specializované rasy, které by úspěšně napodobovaly vejce hostitelů (Underwood a Sealy 2008). Vliv UV složky spektra

bylo nutné otestovat i na druzích specializovanějších a pokud možno experimentálním přístupem.

Důležitým předpokladem pro ověření vlivu UV záření na chování ptáků byla úspěšná manipulace s touto složkou spektra. Nejprve Bennett et al. (1996) použili vertikální UV filtry, díky kterým samice zebřičky (*Taeniopygia guttata*) vnímaly samce bez jeho UV ornamentů. Později byly využívány také horizontální UV filtry zamezující prostupnosti UV záření do experimentálních klecí, čím bylo opět dosaženo požadovaného efektu redukce UV složky spektra (Maddocks et al. 2001). Nejvhodnější metodou se ovšem zdá být aplikace UV bloků, látek redukujících UV záření (viz kap. 2.5). Tyto látky byly poprvé využity opět při pokusech týkajících se pohlavního výběru ptáků (např. Andersson a Amundsen 1997 nebo Kurvers et al. 2010), uplatnění ovšem našly i v otázkách hnízdního parazitismu (Avilés et al. 2006b, Honza a Polačiková 2008).

Obě zmíněné práce využily UV blok, kterým byla natřena parazitická vejce. Ta se pak od ostatních vajec výrazně lišila svou UV odrazivostí. Sledována byla pak především reakce hostitelů na takto upravená vejce. Zatímco Honza a Polačiková (2008) zjistili, že vejce natřená UV blokem jsou hostitelem odmítána prokazatelně častěji, Avilés et al. (2006b) toto chování nepozorovali. Honza a Polačiková (2008) nabízejí hned několik vysvětlení, proč se výsledky těchto studií liší. Uvedme například rozdílnou rozpoznávací schopnost dvou studovaných hostitelských druhů, jejich rozdílnou citlivost na UV složku spektra nebo odlišné světelné podmínky v hnízdech hostitelů.

1.5.2 Další optické signály v rozpoznávání parazitických vajec

Vejce hnízdních parazitů často vynikají kromě zbarvení i dalšími způsoby mimize. Dosud poměrně opomíjená byla například velikost parazitických vajec (ale např. Alvarez

2000, Marchetti 2000 nebo Antonov et al. 2010) nebo jejich tvar (Moskát et al. 2003, Underwood a Sealy 2006). Nejnápadnější je ovšem napodobování hostitelských vajec vzorem skvrn, který může také mít na rozpoznávání parazitických vajec zásadní vliv (Lahti a Lahti 2002, Moskát et al. 2008). Původní práce opět k hodnocení mimeze vajec ve vzoru skvrn přistupovaly výhradně z lidského pohledu (Moksnes a Røskoft 1995, Gosler et al. 2000 nebo Lahti a Lahti 2002). Dnes jsou k dispozici mnohem přesnější metody využívající digitální analýzu obrazu (Stevens et al. 2007), které by mohly odhalit, jak významný je vliv mimeze z hlediska množství, velikosti či tvaru pigmentových skvrn (Stoddard a Stevens 2010, Spottiswoode a Stevens 2010).

Podstatnou roli při rozpoznávání pravděpodobně hraje i míra vnitrosněškové variability. Bylo prokázáno, že vnitrosněšková variabilita zbarvení vajec je u druhů parazitovaných kukačkou nižší, než u druhů neparazitovaných (Soler a Møller 1996, Stokke et al. 2002), dokonce i s důrazem na UV složku spektra (Avilés a Møller 2003). Byla navržena hypotéza, že nízká vnitrosněšková variabilita může hostiteli usnadňovat rozpoznávání parazitických vajec, protože ta vypadají mezi navzájem podobnými vejci hostitele nápadně (Davies a Brooke 1989, Soler a Møller 1996). Některé práce tuto skutečnost potvrzují i experimentálně (Stokke et al. 1999 nebo Soler et al. 2000).

Hodnocení vnitrosněškové variability prochází v podstatě stejným vývojem jako hodnocení mimeze vajec. Určení míry podobnosti vajec mezi sebou bylo a je nejčastěji prováděno prostřednictvím prostého hodnocení několika respondentů podle určité předem stanovené stupnice (viz např. Stokke et al. 1999). I hodnocení vnitrosněškové variability již adoptovala využívání spektrofotometrických měření, aby mohla být přesně stanovena barva vajec. Digitální analýza obrazu dosud nebyla při hodnocení vnitrosněškové variability využita, ale je pravděpodobně jen otázkou času, kdy získá

využití i v této oblasti. Cherry et al. (2007) doporučují využívat jak spektrofotometrická data o zbarvení, tak i klasická hodnocení respondentů, která zahrnují hodnocení nejen barvy, ale i vzoru skvrn.

1.5.3 Způsob odmítání parazitických vajec

Hostitelé mají dvě základní možnosti, jak se zbavit parazitismu ve svých hnízdech. Cizí vejce mohou ze své snůšky vyhodit, nebo ji jednoduše celou opustit. Je zřejmé, že opuštění celé snůšky kvůli přítomnosti parazitického vejce je v celkovém součtu mnohem nákladnějším způsobem odmítnutí než jeho vyhození (Servedio a Hauber 2006). Rodiče tímto způsobem ztratí veškeré dosavadní investice spojené především se stavbou hnízda, samice pak přichází i o všechna svá doposud snesená vejce. Naopak vyhození parazitického vejce se jeví jako levnější způsob odmítnutí, nicméně schopnost vyhození je závislá na velikosti zobáku hostitele (Moksnes et al. 1991) a pro hostitele s malým zobákem je to buď extrémně náročné, nebo zcela nemožné (Antonov et al. 2006).

Stokke et al. (2010) zjistili, že vliv velikosti parazitických vajec výrazně ovlivňuje způsob jejich odmítání u rákosníka obecného. Konspecifická vejce dokázali rákosníci z hnízda vyhodit, heterospecifická vejce větší velikosti nutila hostitele snůšky opouštět. Zároveň navrhují hypotézu, že způsob odmítání těchto vajec ovlivnila pevnost jejich skořápky. Důležité je poznamenat, že dva zmíněné typy parazitických vajec měly vliv pouze na způsob odmítání, nikoli na míru odmítání.

1.6 Hypotézy a predikce

Nejednoznačné výsledky předchozích studií pro nás byly hlavní motivací k dalšímu testování vlivu UV složky spektra na rozpoznávání parazitických vajec. K experimentům

byly poprvé využity barvy, které odrážejí UV složku spektra. Cílem bylo zjistit, zda se dva typy nemimetických vajec, natřených právě těmito barvami, a lišících se pouze v UV složce spektra (viz kap. 2.5.1) budou lišit i v míře odmítání hostitelem. Dále byl podobně jako v předchozích studiích využit UV blok zcela redukující UV záření vajec. Protože vejce rákosníka obecného vykazují v UV části spektra zvýšenou odrazivost (viz obr. 9 na str. 33), očekávali jsme, že vejce natřená barvou s nízkou UV odrazivostí (UV-) budou hostiteli považována za odlišnější, lépe rozpoznatelná a budou odmítána častěji než vejce s vyšší UV odrazivostí (UV+). Naším dalším předpokladem bylo, že jakákoli manipulace s UV odrazivostí vajec pomocí UV bloku se projeví zvýšenou mírou odmítání těchto vajec.

Protože předchozí studie na rákosníkově obecném v naší lokalitě ukázala, že míra vnitrosnůškové variability zbarvení vajec výrazně ovlivňuje rozpoznávání parazitických vajec (Stokke et al. 1999), rozhodli jsme se i my její vliv otestovat. Podle hypotézy a výsledků zmíněné práce jsme očekávali, že hostitelé snůšek s nižší mírou vnitrosnůškové variability budou mít usnadněné rozpoznávání parazitických vajec a budou je častěji odmítat.

Navíc jsme v jednom z experimentů využili k parazitaci dva odlišné typy parazitických vajec lišících se ve své tvrdosti (umělá a reálná, kap. 2.7). Proto jsme také chtěli zjistit, zda vliv materiálu parazitického vajec ovlivňuje způsob odmítání těchto vajec. Podle výsledků předchozí studie (Stokke et al. 2010) jsme očekávali, že tvrdá umělá vejce budou častěji odmítána opuštěním celé snůšky, naopak vejce reálná budou rákosníci schopni rozbít a vyhodit z hnízda, přičemž vlastní snůška opuštěna nebude.

2 Metodika

2.1 Studijní lokalita

Sbírání dat probíhalo v letech 2010 a 2011 od května do července na jižní Moravě na rybnících mezi obcemi Mutěnice, Dubňany, Dolní Bojanovice a Hodonín (48°53' s. š., 17°04' v. d.). Více než 30 různě velkých vodních ploch (nejmenší – 0,35 ha, největší Písečenský rybník – téměř 50 ha) zde rozděluje železniční trať a silniční komunikace na dvě hospodářsky využívané rybníční soustavy – severní Mutěnickou a jižní Hodonínskou. Výzkum probíhal celkem na 28 rybnících, jejichž břehy každoročně zarůstají litorální vegetací s dominujícím rákosem obecným (*Phragmites australis*). V mělkých oblastech s pozvolným břehem hrází se často nacházejí také široké porosty orobince úzkolistého (*Typha angustifolia*) a orobince široolistého (*Typha latifolia*).

2.2 Studovaný druh

Studovaným druhem byl rákosník obecný, jeden z hlavních hostitelů kukačky obecné v Evropě (Moksnes a Røskaft 1995). Hnízdí až dvakrát do roka, a to od konce května do července. Hnízdo si staví především na stéblech rákosu, často ale využívá i porosty orobince. Snáší tři až pět zeleno-hnědě skvrnitých vajec (obr. 8 na str. 30). Zbarvení těchto vajec napodobuje kukačka obecná. Ta klade své vejce do hnízda hostitele v období jeho snášení, přičemž jedno nebo více z jeho vajec zpravidla sežere (Moksnes et al. 2000). Parazitace hnízd rákosníka obecného kukačkou obecnou je na Hodonínských a Mutěnických rybnících běžným jevem (Kleven et al. 2004). Kukačka zde jako svých hostitelů využívá nejen rákosníka obecného, ale i další tři druhy rákosníků (Kleven et al. 2004). V letech 2010 a 2011 jsme našli vždy přes 100 hnízd rákosníka obecného, ale lze předpokládat, že celková velikost populace je každoročně několikanásobně vyšší.

2.3 Hledání hnízd a vedení hnízdních karet

V průběhu celé hnízdni sezóny byly systematicky prohledávány vhodné porosty. Každé nalezené hnízdo bylo označeno barevnou plastikovou značkou s číslem připevněnou na okolním porostu. V případě nálezu rozestavěného či čerstvě dostavěného hnízda jsme tato hnízda pravidelně kontrolovali, abychom zjistili datum snesení prvního vejce a mohli je následně podrobit testování. Při nalezení hnízd s již nasnášenými vejci jsme pomocí vodního testu stanovili fázi inkubace (Hays a Lecroy 1971) a datum snesení prvního vejce dopočetli podle počtu nasnášených vajec. K testování jsme použili pouze hnízda s právě dokončenou snůškou nebo hnízda v rané fázi inkubace. Na hnízdech v pokročilém stadiu inkubace jsme pokus neprováděli, protože vyšší vložená investice do inkubace by mohla ovlivnit reakci rodičů. Každému hnízdu byla založena podrobná hnízdni karta. Do ní byl zaznamenáván stav hnízda při jednotlivých kontrolách a informace využívané později ke statistickým analýzám. Jedná se především o datum snesení prvního vejce hostitelem, typ parazitického vejce, nátěr parazitického vejce a reakce rodičů na parazitické vejce. Datum snesení prvního vejce bylo přepočítáno podle kalendářních dnů tak, že 1. lednu bylo přiděleno číslo jedna.

2.4 Měření odrazivosti (reflektance)

Záření dopadající na předmět se dělí na dvě části – pohlcené a odražené. Právě odražená část záření dopadá na sítnici oka a vytváří barevný vjem. Černá tělesa se lidskému oku jeví jako černá, protože veškeré světlo pohlcují a žádné neodráží. Naopak bílé předměty odrážejí veškeré námi viditelné záření.

Lidské oko není schopné vnímat UV záření a postřehnout tak celou šíři variability ve zbarvení vajec, kterou jsou schopni vnímat ptáci. Při studiu reakcí ptáků na optické podněty je proto nezbytné opírat své výsledky o objektivní hodnocení barev. A právě

spektrofotometr je přístroj, který tímto způsobem umožňuje barvu předmětů měřit (Cuthill et al. 2000, Hill a McGraw 2006).

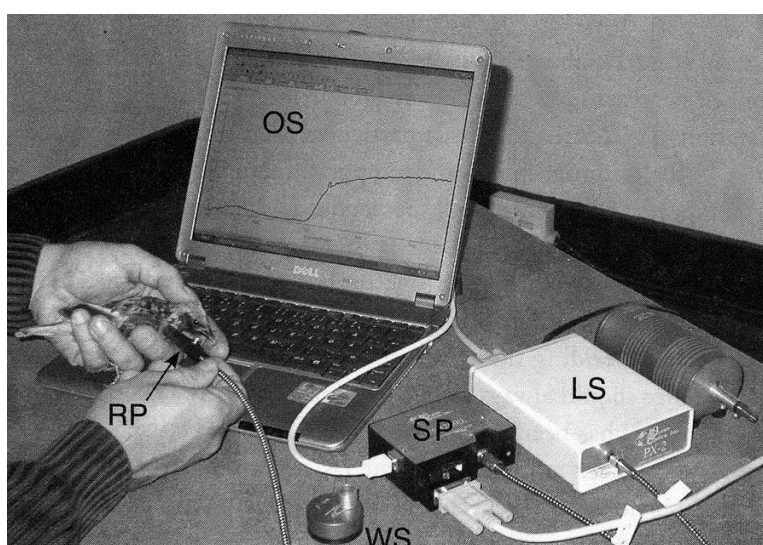
2.4.1 Práce se spektrofotometrem

K měření barvy předmětů nestačí pouze samotný spektrofotometr. Je zapotřebí celá sestava vhodných zařízení (obr. 4) a také vhodný počítačový program. Princip spektrofotometrie je následující. Elektromagnetické záření vychází ze světelného zdroje optickým kabelem, který má na svém konci reflexní sondu. Ze sondy jsou vysílány paprsky záření na studovaný předmět, který určitou část z nich odrazí. Tato část se vrací středovým kanálkem optického kabelu, dále jeho druhým ramenem až k samotnému spektrofotometru, který příchozí informace o odraženém záření analyzuje. Spektrometr je propojen pomocí USB rozhraní s počítačem. Software umožňuje získaná data například graficky zobrazit, upravovat nebo ukládat do paměti počítače (Hill a McGraw 2006). Konečným výsledkem je především tabulkový soubor naměřených hodnot reflektance v jednotlivých bodech vlnové délky (tab. 1.) a z těchto dat vytvořená křivka reflektance (obr. 9, str. 33).

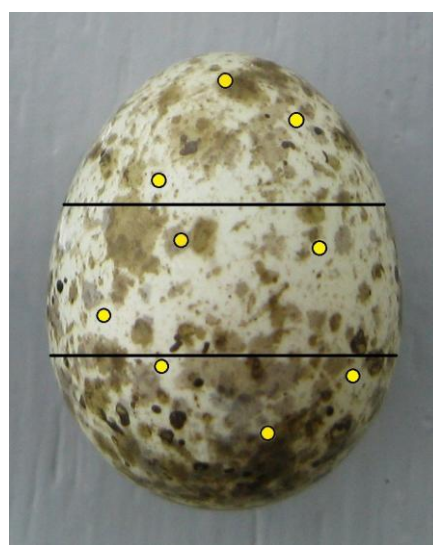
Důležitým předpokladem před měřením každého vzorku je správné nakalibrování přístroje. K tomu slouží bílý standard, který odráží téměř 100 % dopadajícího záření. S tímto referenčním měřením je vždy srovnáván každý vzorek, jehož výsledek je tedy vůči standardu relativní. Součástí kalibrace je i změření absolutně temného prostředí, protože teplota čipu spektrofotometru sama o sobě určitý signál vytváří (A. Feugier in litt.). Konečně samotné měření je nutné provádět v tmavých podmínkách, protože okolní záření může částečně ovlivňovat získaná data.

Tabulka 1 Tabulkový soubor naměřené reflektance pomocí spektrofotometru. Náš spektrofotometr USB 2000 ukládá mezi 300–700 nm celkem 1146 dat reflektance po přibližně 0,3 nm.

řádek	vlnová délka (nm)	reflektance – kukačka (%)	reflektance – rákosník (%)
1	300.02	13.96611111	15.00333333
2	300.4	13.309	14.08877778
3	300.77	13.61444444	14.64861111
4	301.14	13.97644444	14.77894444
...			
...			
...			
1144	699.19	47.47944444	28.36911111
1145	699.51	48.029	28.90788889
1146	699.84	47.87566667	28.72966667



Obr. 4 Sestava spektrofotometru a příslušenství. LS = světelný zdroj, SP = spektrofotometr, RP = reflexní sonda na konci optického kabelu, WS = bílý standard, OS = počítačový program



Obr. 5 Vejce rákosníka obecného rozdělené na tři oblasti s vyznačenými body k měření reflektance.

2.4.2 Měření reflektance a výpočet barevných charakteristik vajec

V letech 2008, 2010 a 2011 byla s použitím spektrofotometru USB 2000 (Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA) změřena reflektance všech vajec v 31 parazitovaných snůškách rákosníka obecného v rozmezí 300–700 nm. Protože pigmenty nejsou na povrchu vajec ukládány rovnoměrně, bylo každé vejce pomyslně příčně rozděleno na tři stejně široké části – ostrý pól, střední část a tupý pól. V každé z těchto částí byla naměřena reflektance tří náhodně zvolených bodů (1mm²), jak je vidět na obrázku 5.

Jako světelný zdroj byl použit DT-Mini-GS (Ocean Optics). Světlo bylo vedeno optickým kabelem QR400-7-UV/VIS-BX (Ocean Optics). Sonda na konci kabelu byla k vejším přikládána vždy pod úhlem 45° od roviny povrchu vejce. Naměřená data byla ukládána prostřednictvím programu OOIBase 32 (Ocean Optics). Kalibrace byla prováděna pomocí bílého standardu WS-2 (Ocean Optics) a temného prostředí před měřením každé snůšky.

Abychom zjistili, jak se vejce kukačky a rákosníka liší ve zbarvení, byly pro každou parazitovanou snůšku spočteny průměrné hodnoty reflektance pro vejce obou druhů. Spektrum jsme rozdělili na čtyři stejně dlouhé úseky po 100 nm odpovídající přibližně citlivosti čtyř typů ptačích čípků (Avilés a Møller 2004, viz obr. 3 na str. 11) a označili je podle převažující základní barvy (UV, modrá, zelená a červená). Z dat reflektance byly dále vypočteny specifické barevné charakteristiky – celková reflektance (v literatuře označovaná jako *total brightness*), reflektance pro jednotlivé úseky spektra (*colour brightness*), sytost pro jednotlivé úseky spektra (*chroma*) a odstín pro jednotlivé úseky spektra (*hue*). Celková **reflektance** je součet dat reflektance v celé oblasti spektra, kterou ptáci dokáží vnímat, tedy mezi 300 a 700 nm (1146 čísel dlouhý vektor, viz tab. 1). Reflektance pro jednotlivé úseky spektra je pak součet těchto dat v daném úseku. **Sytost** je podíl součtu dat reflektance v určité oblasti spektra k celkové reflektanci a dá se tedy vyjádřit v procentech (Sheldon et al. 1999). **Odstín** je vlnová délka, při které dosahuje reflektance svého maxima (Endler 1990). Všechny barevné charakteristiky jsou pro přehlednost uvedeny v tabulce 2.

Tabulka 2 Barevné charakteristiky vajec vypočtené z dat reflektance.

celková reflektance	= součet reflektance v oblasti 300–700 nm
reflektance UV	= součet reflektance v oblasti 300–400 nm
reflektance "modré"	= součet reflektance v oblasti 400–500 nm
reflektance "zelené"	= součet reflektance v oblasti 500–600 nm
reflektance "červené"	= součet reflektance v oblasti 600–700 nm
UV sytost	= reflektance UV/celková reflektance
„modrá“ sytost	= reflektance "modré"/celková reflektance
„zelená“ sytost	= reflektance "zelené" /celková reflektance
„červená“ sytost	= reflektance "červené"/celková reflektance
UV odstín	= vlnová délka v intervalu 300–400 nm, při které je reflektance nejvyšší
„modrý“ odstín	= vlnová délka v intervalu 400–500 nm, při které je reflektance nejvyšší
„zelený“ odstín	= vlnová délka v intervalu 500–600 nm, při které je reflektance nejvyšší
„červený“ odstín	= vlnová délka v intervalu 600–700 nm, při které je reflektance nejvyšší

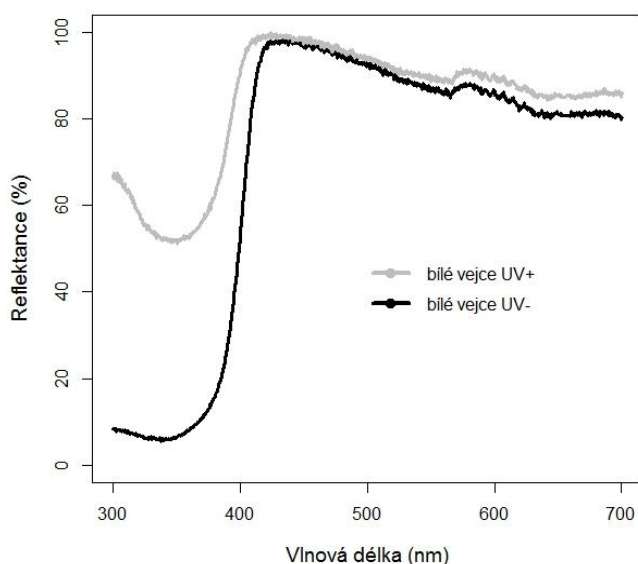
2.5 Vliv UV na odmítání vajec – tři pokusy

Pro otestování hypotézy, zda UV složka spektra ovlivňuje rozpoznávání a následné odmítání parazitických vajec, byly provedeny tři samostatné pokusy. V prvním jsme hnízda rákosníka obecného parazitovali nemimetickými bílými vejci (2.5.1), ve druhém a třetím pokusu byla použita vejce rákosníka obecného přetřená UV blokem a vazelínou (2.5.2 a 2.5.3). Pokusná hnízda jsme parazitovali v den snesení čtvrtého vejce nebo v počáteční fázi inkubace (max. 3–4 dny). Následujících pět dní jsme tato hnízda denně kontrolovali, abychom zjistili reakci hostitelů. Pokud byla snůška několik dní po sobě studená a rodiče ji tedy evidentně opustili, nebo když bylo parazitické vejce z hnízda vyhozené, hodnotili jsme reakci jako odmítnutí. Přijetí jsme konstatovali v případě, že parazitické vejce zůstalo v zahříváné snůšce po dobu pěti sledovaných dní (Stokke et al. 1999).

2.5.1 Bílá parazitická vejce

Dvě bílé barvy (UV+ a UV-, Reel Wings Bird Vision® UV Paint) použité v prvním pokusu jsou pro lidské oko neodlišitelné, jejich odrazivost ve viditelném spektru (400–700 nm)

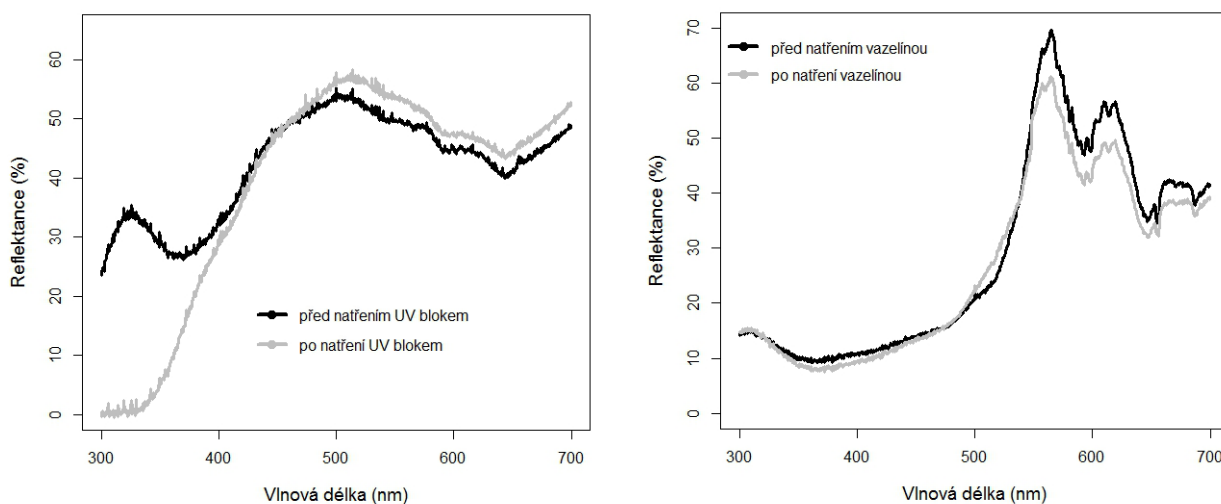
je stejná. Naopak v UV části spektra (300–400 nm) se výrazně liší (obr. 6). Tato metoda je novinkou, protože barvy, které odráží UV záření, dosud nebyly v žádném podobném pokusu použity. Těmito barvami jsme nejprve natírali umělá polyuretanová vejce, která velikostí přibližně odpovídala kukaččím. Rákosníci obecní ovšem tato vejce odmítali výhradně opuštěním celé snůšky. Proto jsme později z etických důvodů začali namísto umělých vajec používat vejce reálná heterospecifická z opuštěných snůšek rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*), která mají také podobnou velikost. Tato vejce již byli hostitelé při odmítání schopni z hnízda vyhodit a ve svém hnízdění bez problémů pokračovali (viz také Soler et al. 2002). Podle výsledků nedávné studie (Stokke et al. 2010) předpokládáme, že typ vajec nemá na míru odmítání žádný vliv. Bílá parazitická vejce jsme vždy k snůšce hostitele přidali, žádné vejce hostitele jsme z hnízda neodebírali (na rozdíl od následujících pokusů, viz kap. 2.5.2 a 2.5.3). Ani tento metodický rozdíl nemá na reakci hostitele žádný vliv (Davies & Brooke 1988, Poláčiková et al. 2007).



Obr. 6 Graf reflektance vajec natřených dvěma typy bílých barev (UV+ a UV-).

2.5.2 Koncepční vejce natřená UV blokem či vazelínou

Protože jsou ale vejce rákosníka skvrnitá a tento vzor není (s použitím barev odrážejících i neodrážejících UV záření) snadné napodobit, rozhodli jsme se vliv UV složky ověřit i se zachováním tohoto druhově charakteristického barevného vzoru. Ve druhém pokusu jsme jako parazitická používali koncepční vejce z opuštěných snůšek rákosníka obecného. Tato vejce jsme natírali buď UV blokem, nebo lékařskou vazelínou. UV blok je směs oktyl-metoxy-cinamátu a benzofenonu-3 a je to látka pohlcující UV záření a fungující v podstatě podobně jako opalovací krém. Pohlčení UV záření způsobuje výrazné snížení jeho odrazivosti (obr. 7 vlevo). Důležité je poznamenat, že UV blok snižuje pouze odrazivost v UV oblasti spektra (300–400 nm), na viditelnou oblast žádný vliv nemá. Vazelína naopak slouží pouze jako kontrolní nátěr, který vůbec zbarvení vajec neovlivňuje (obr. 7 vpravo) a je podobný svou konzistencí UV bloku (obě látky jsou podobně mastné).



Obr. 7 Graf reflektance vejce rákosníka obecného před a po natření UV blokem (vlevo) a před a po natření vazelínou (vpravo). Křivky reflektance obou změřených vajec se mezi sebou výrazně liší. Jedná se totiž o odlišně zbarvená vejce z různých snůšek.

Nátěry nevydávají žádný zápach a rákosník s už tak omezenými čichovými možnostmi vejce tímto smyslem nevnímá. Přesto jsme ještě vytvořili kontrolní skupinu hnízd, která jsme parazitovali konspicivními vejci bez nátěru, to abychom prokázali, že nátěr jako takový nemá na odmítání vajec vliv. Ve všech případech jsme parazitaci prováděli po vzoru kukačky obecné a jedno vejce rákosníka jsme vždy sebrali. Tato odebraná vejce jsme dále používali k dalším pokusům.

2.5.3 Vlastní vejce natřená UV blokem či vazelínou

V posledním třetím experimentu jsme chtěli zjistit, zda pouhá redukce UV odrazivosti jednoho z vlastních vajec bude stačit na to, aby ho hostitel odmítnul. Proto jsme předchozí pokus s konspicivními vejci zopakovali pouze s tím rozdílem, že za parazitické vejce bylo považováno jedno z vlastních vajec hostitele, které bylo opět ošetřeno UV blokem nebo vazelínou. Jako kontrola byla založena skupina hnízd, která jsme pouze denně navštěvovali, ale vejce ničím nenatírali. Touto skupinou jsme ověřili, zda naše přítomnost u hnízd a manipulace s vejci neovlivňuje odmítání vajec.

2.6 Hodnocení vnitrosněškové variability

Celé snůšky, které byly parazitovány bílými vejci (kap. 2.5.1), byly fotografovány (Canon PowerShot A3000 IS) na univerzální šedé podložce. Na podložce byla také umístěna šedá a barevná škála (Danes-Picta, BST13) pro porovnání barev fotografovaného objektu se známými tiskovými barvami. Vejce byla focena z boční strany (obr. 8). Pro zjištění míry vnitrosněškové variability byly fotografie dále klasifikovány dvaceti nezávislými respondenty. Hodnocena byla variabilita ve vzhledu vajec v rámci každé snůšky podle zbarvení skvrn, podkladové barvy a podle rozmístění a velikosti skvrn.

Pětibodová škála hodnocení byla převzata z předchozích prací (Øien et al. 1995, Stokke et al. 1999):

- 0 – Žádná variabilita, všechna vejce si jsou podobná
- 1 – Alespoň jedno vejce se mírně liší od ostatních
- 2 – Alespoň jedno vejce se výrazně liší od ostatních
- 3 – Alespoň jedno vejce se velmi výrazně liší od ostatních
- 4 – Každé vejce je jiné

Z dvaceti dotazovaných osob bylo vybráno pět, které se nejvíce shodovaly ve svém hodnocení (koeficient opakovatelnosti $r=0,617$, $F=9,07$, $d.f.=62$; 252, $p<0,0001$). Ke každému hnízdu byla přiřazena průměrná hodnota variability získaná od těchto pěti hodnotitelů. Na obrázku 8 můžeme vidět rozdíl mezi nízkou a vysokou vnitrosnůškovou variabilitou.



Obr. 8 Snůška hnízda 152 s vysokou vnitrosnůškovou variabilitou (průměr pěti respondentů = 2,8) a hnízda 611 s nízkou vnitrosnůškovou variabilitou (průměr pěti respondentů = 0,2).

2.7 Způsob odmítání bílých parazitických vajec

Způsob odmítání byl testován pouze pro bíle natřená vejce, a to proto, že jsme v tomto pokusu použili dva odlišné typy parazitických vajec – umělá z polyuretanu a heterospecifická z opuštěných snůšek rákosníka velkého (kap. 2.5.1). Chtěli jsme potvrdit hypotézu, že pevnost parazitických vajec může u rákosníka obecného ovlivňovat způsob jejich odmítnutí (Stokke et al. 2010). Bílá vejce byla odmítána dvěma odlišnými způsoby, a to buď vyhozením z hnízda, nebo opuštěním celé snůšky.

2.8 Statistická analýza

Data reflektance byla upravována v tabulkovém procesoru Microsoft Excel 2010 z kancelářského balíku MS Office. Veškeré statistické výpočty a grafické výstupy byly prováděny ve statistickém programu R (R Core Team 2012).

Celkem bylo upraveno 954 dat reflektance vajec z 31 parazitovaných hnízd. Pro vejce hostitele i parazita byly v každé snůšce spočteny již zmiňované barevné charakteristiky (viz tab. 2). Odlišnost ve zbarvení vajec rákosníka a kukačky byla testována právě na těchto barevných charakteristikách. Pokud data vykazovala normální rozložení, byl použit dvouvýběrový t-test, v opačném případě jsem použil neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test.

Pro tři samostatné experimenty byly provedeny tři analýzy testující vliv UV složky spektra na rozpoznávání parazitických vajec (viz kap. 2.5). V každé z nich byl použit zobecněný lineární model (GLM) logistické regrese s několika vysvětlujícími proměnnými. Závislou binární proměnnou byla reakce hostitelů na vložené vejce (0 – odmítnuto, 1 – přijato).

Odmítání bílých parazitických vajec (kap. 2.5.1) je v GLM modelu vysvětlováno nejen typem nátěru (UV+ a UV-), ale také typem použitého vejce (umělé a reálné) a mírou vnitrosnúškové variability hostitele. Do modelu byly zahrnuty i dvě kovariáty, rok, kdy byl pokus proveden, a datum snesení prvního vejce rákosníka, protože i tyto proměnné mohou významně ovlivňovat míru odmítání parazitických vajec (např. Lotem et al. 1992, Brooke et al. 1998). Testován byl vliv všech hlavních efektů a třech dvojných interakcí (typ nátěru:variabilita, typ nátěru:typ vejce a variabilita:typ vejce).

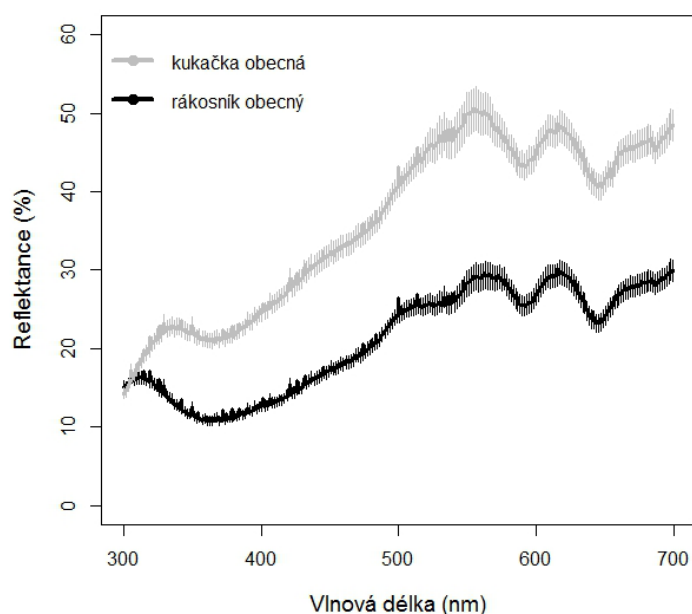
Odmítání konspecifických a vlastních vajec ve druhém a třetím experimentu je v modelu logistické regrese vysvětlováno pouze typem ošetření vajec (UV blok, vazelína, bez ošetření) a kontrolováno na datum snesení prvního vejce. Proměnná rok nebyla do analýzy zahrnuta, protože experimenty probíhaly pouze v roce 2011.

Způsob odmítání bílých vajec dvou typů (reálné heterospecifické a umělé polyuretanové, viz kap. 2.7) byl otestován Fisherových exaktním testem. Nemohl být použit χ^2 test, protože v některých kombinacích kategorií nebylo dosaženo dostatečných četností.

3 Výsledky

3.1 Barevné charakteristiky vajec

Zbarvení vajec obou studovaných druhů se výrazně liší ve všech měřeních reflektance (viz tab. 3). Sytost se liší pouze v oblasti záření mezi 400–500 nm („modrá“, $p < 0,01$). Ostatní úseky spektra nevykazují v sytosti mezi oběma druhy výrazný rozdíl. Naopak rozdíl odstínu je mezi oběma druhy výrazný pouze v UV složce spektra ($p < 0,001$). Výsledky všech testů jsou uvedeny v tabulce 3. Z grafu průměrné reflektance vajec obou druhů (obr. 9) je dobře patrné, že kukaččí vejce jsou mnohem světlejší a liší se tedy především ve své achromatické části. Obě křivky mají ovšem velice podobný průběh, což značí, že odstín zbarvení vajec je velice podobný a chromatická složka kukaččích vajec se tedy vyznačuje poměrně dobrou mimezí.



Obr. 9 Graf průměrné reflektance vajec kukačky obecné (n=31 vajec) a rákosníka obecného (n=31). Sloupce označují střední chybu průměru.

Tabulka 3 Průměrné hodnoty barevných charakteristik pro kukačku a rákosníka \pm sd. T-statistika a p-hodnota jsou výsledky testů porovnávající rozdíl mezi charakteristikami kukačky a rákosníka. Použit byl parametrický dvouvýběrový t-test, *v případě nedodržení normality dat pak Wilcoxonův dvouvýběrový test.

charakteristika	kukačka (n = 31)	rákosník (n = 31)	t-statistika	p-hodnota
celková reflektance	41856,66 \pm 8082,18	24504,03 \pm 6000,28	-9,60	< 0,001
reflektance UV	5789,64 \pm 1405,10	3537,72 \pm 957,83	-7,37	< 0,001
reflektance „modré“	8964,51 \pm 2020,92	4898,13 \pm 1235,49	-9,56	< 0,001
reflektance „zelené“	13404,17 \pm 3237,24	7777,91 \pm 2139,27	-8,07	< 0,001
reflektance „červené“	13698,34 \pm 2962,68	8290,27 \pm 2183,13	-8,18	< 0,001
UV sytost	0,14 \pm 0,02	0,14 \pm 0,02	1,08	0,29
„modrá“ sytost	0,21 \pm 0,03	0,20 \pm 0,02	–	* < 0,01
„zelená“ sytost	0,32 \pm 0,03	0,32 \pm 0,02	–	*0,96
„červená“ sytost	0,33 \pm 0,03	0,34 \pm 0,02	1,36	0,18
UV odstín	371,57 \pm 35,80	314,89 \pm 16,61	-8,00	< 0,001
„modrý“ odstín	499,01 \pm 1,04	499,18 \pm 0,65	0,7679	0,45
„zelený“ odstín	553,49 \pm 22,57	549,06 \pm 32,84	0,6188	0,54
„červený“ odstín	660,48 \pm 42,88	669,78 \pm 39,60	-0,886	0,38

Původně jsme chtěli na těchto 31 přirozeně parazitovaných hnízdech otestovat i vliv UV složky na odmítání kukaččích vajec, ale reakce hostitelů byla extrémně vychýlená (z 31 hnízd v 21 případech hostitelé vejce přijali, pouze dvakrát vejce odmítli, v osmi případech došlo k predaci). Na položené otázky jsme se tedy snažili odpovědět pomocí experimentů.

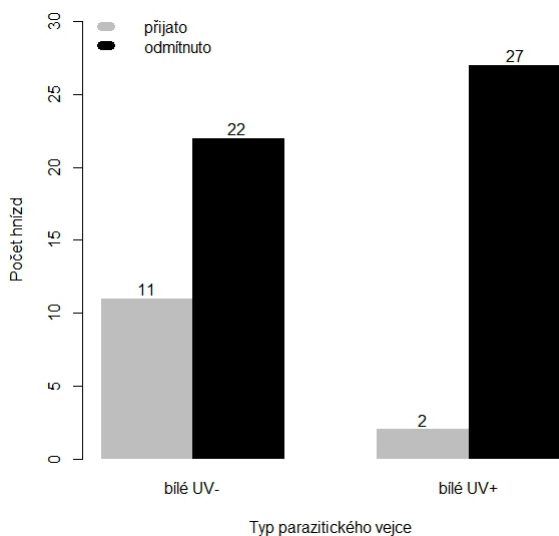
3.2 Vliv UV na odmítání parazitických vajec

Celkem jsme použili 62 bílých parazitických vajec (33 UV- a 29 UV+). Rákosníci přijali pouze 13 z nich (11 UV- a dvě UV+). Počáteční GLM model s pěti vysvětlujícími proměnnými a třemi interakcemi je zobrazen v tabulce 4. Po vyřazení všech nevýznamných vysvětlujících proměnných zbyla jediná významná, kterou byl typ nátěru. Průměrná vnitrosněšková variabilita hnízd, ve kterých došlo k odmítnutí bílého vejce, byla 1,58 (S.D.=0,84), zatímco u hnízd, která vejce přijala, 1,6 (S.D.=0,92). Vliv vnitrosněškové variability na odmítání parazitických vajec tedy zjištěn nebyl, a to ani

v rámci jednotlivých skupin (interakce obsahující variabilitu). Hnízda byla parazitována 33 umělými vejci, z nichž 26 bylo odmítnuto (79 %), a 27 reálnými heterospecifickými vejci, z nichž 23 bylo odmítnuto (85 %). Ani typ materiálu vejce neovlivňoval míru odmítání, a to ani v interakci s typem nátěru. Kovariáty, na které jsme naše data kontrolovali (rok a datum snesení prvního vejce), byly také nevýznamné. Jedinou proměnnou, která významně ovlivnila odmítání bílých parazitických vajec, byl typ nátěru. Bílá vejce UV+ s vysokou UV odrazivostí byla odmítána častěji než vejce UV- s nízkou UV odrazivostí (odhad parametru z výsledného GLM: $-1,91 \pm 0,82$ (S.E.); $p=0,008$; viz také obr. 10).

Tabulka 4 Počáteční GLM model zahrnující všechny proměnné použité k vysvětlení míry odmítání **bílých** parazitických vajec. Pro odhad parametrů kategorických prediktorů v modelu byly využity treatment kontrasty. Signifikance jednotlivých členů v modelu se vztahuje k χ^2 testům GLM.

vysvětlující proměnná	odhad parametru	S.E.	p
intercept (UV-)	-1,87	3911,67	–
typ nátěru (UV+)	-18,08	2249,49	<0,01
vnitrosněšková variabilita	-0,70	0,59	0,61
typ vejce – umělé	-2,00	3911,67	0,65
datum snesení 1. vejce	-0,02	0,05	0,85
rok pokusu	-0,20	3911,67	0,46
typ nátěru (UV+):variabilita	-0,29	1,22	0,55
typ nátěru (UV+):typ vejce (umělé)	17,46	2249,49	0,23
variabilita:typ vejce (umělé)	1,05	0,95	0,26

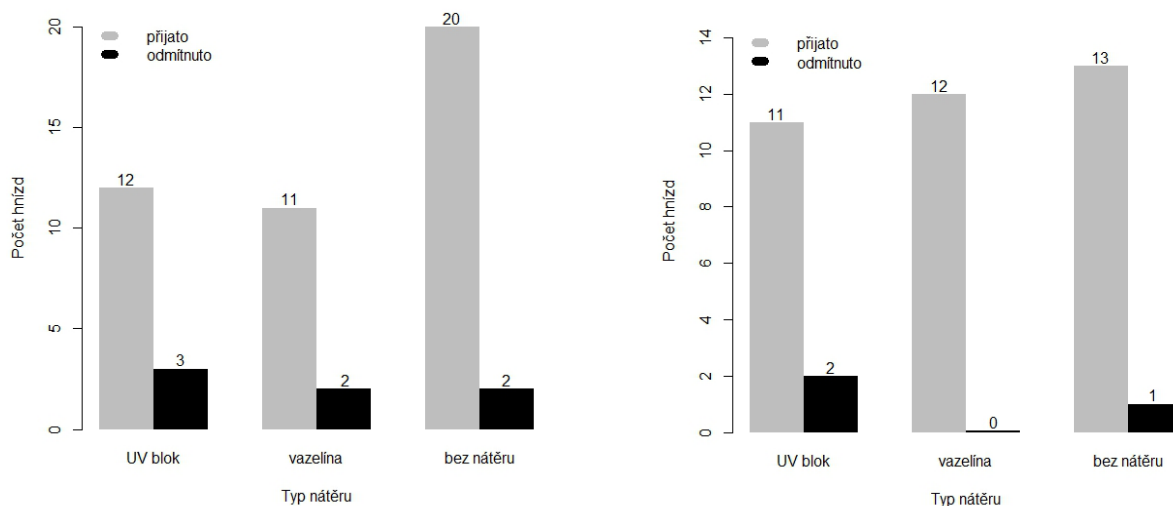


Obr. 10 Odmítání dvou typů bílých parazitických vajec (UV+ a UV-).

Tři skupiny parazitických konspecifických vajec lišících se typem ošetření povrchu (UV blok, vazelína, bez nátěru) se mírou odmítání mezi sebou neliší (výsledný GLM: $p=0,63$). Obdobný výsledek vyšel i v případě třetího experimentu s vlastními vejci (výsledný GLM: $p=0,25$). Z obrázku 11 je patrné, že v obou experimentech byla vejce všech tří skupin převážně přijímána. Kovariáta datum snesení prvního vejce byla v pokusech s konspecifickými i vlastními vejci také nevýznamná. Počáteční GLM modely pro oba typy experimentů jsou zobrazeny v tabulkách 5 a 6.

Tabulka 5 Počáteční GLM model zahrnující všechny proměnné použité k vysvětlení míry odmítání **konspecifických** parazitických vajec. Pro odhad parametrů kategorických prediktorů v modelu byly využity treatment kontrasty. Signifikance jednotlivých členů v modelu se vztahuje k χ^2 testům GLM.

vysvětlující proměnná	odhady parametrů	S.E.	p
intercept (vazelína)	3,03	15,72	
typ nátěru (UV blok)	-0,32	1,01	0,63
ld	-0,01	0,10	0,30



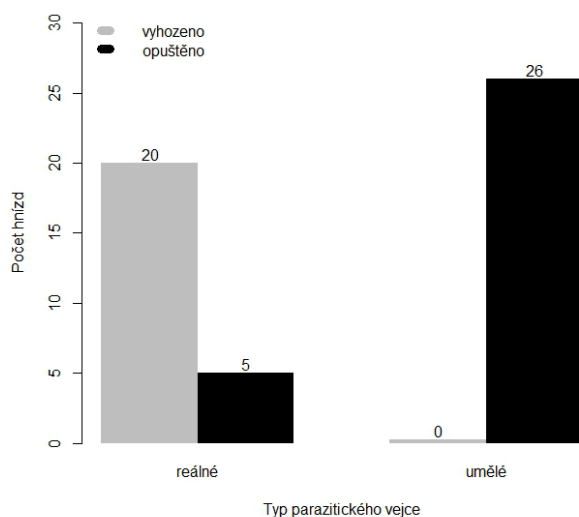
Obr. 11 Míra odmítání konspecifických parazitických vajec (vlevo) a vlastních vajec (vpravo) pro tři experimentální skupiny.

Tabulka 6 Počáteční GLM model zahrnující všechny proměnné použité k vysvětlení míry odmítání **vlastních** parazitických vajec. Pro odhad parametrů kategorických prediktorů v modelu byly využity treatment kontrasty. Signifikance jednotlivých členů v modelu se vztahuje k χ^2 testům GLM.

vysvětlující proměnná	odhady parametrů	S.E.	p
Intercept (vazelína)	19,27	5116,00	
typ nátěru (UV blok)	-18,82	5116,00	0,25
Id	0,01	0,09	0,90

3.3 Způsob odmítání parazitických vajec

Z celkem 51 odmítnutých bílých parazitických vajec bylo 26 umělých a 25 reálných. Všechna umělá vejce byla odmítnuta opuštěním celé snůšky (100 %), ani jedno nebylo z hnízda vyhozeno (0 %). Naopak většina reálných vajec byla z hnízda vyhozena (80 %), pouze pět jich bylo opuštěno (20 %). Prokázali jsme, že typ vejce výrazně ovlivnil způsob odmítnutí (Fisherův exaktní test, $p < 0,001$, obr. 12).



Obr. 12 Způsob odmítání dvou typů bílých parazitických vajec (umělá a reálná).

4 Diskuze

4.1 Zbarvení vajec

Při pohledu na vejce rákosníka obecného a kukačky obecné si ihned můžeme všimnout, že vejce kukačky jsou mnohem světlejší (obr. 13). Je to důsledek menšího množství tmavých protoporphyrinových pigmentů na jednotku plochy skořápky (pravděpodobně i absolutního množství) kukaččích vajec. Tato skutečnost se projevila na výsledcích testů porovnávajících mezi oběma druhy celkovou reflektanci a reflektance jednotlivých úseků spektra, protože zbarvení tmavých skvrn pohlcuje elektromagnetické záření mnohem účinněji než světlá biliverdinová podkladová barva.



Obr. 13 Tři vejce rákosníka obecného a vejce kukačky obecné (vpravo dole).

Na rozdíl od intenzity reflektance, vypovídající především o achromatické složce zbarvení (světlosti vajec), jsou sytost a odstín proměnné charakterizující chromatickou složku zbarvení. V těchto aspektech již kukaččí vejce velice dobře napodobují vejce rákosníka obecného (jak je vidět na téměř totožném průběhu křivek reflektance pro oba druhy, obr. 11, str. 33) a podobné výsledky ukazují i studie na rákosníkově velkém (Cherry et al. 2007, Honza et al. in prep.). Z těchto prací vyplývá, že kukačka svá vejce vyvinula

v evoluční historii tak, aby v co nejvyšší míře imitovala především chromatickou složku zbarvení (odstín) hostitelských vajec, nikoli achromatickou část (světlost). Náš současný výzkum dokonce odhalil, že kukačka může zvyšovat svou fitness i v ekologickém čase tím, že v rámci populace přednostně parazituje hnízda hostitele, se kterým má podobnější vejce v této chromatické složce (Honza et al. in prep.).

Stejně jako je mimeze v chromatické složce klíčová pro úspěšné rozmnožení kukačky obecné, tak druhou stranou téže koevoluční mince pak pravděpodobně je pak vliv chromatické složky na rozpoznávání parazitických vajec rákosníkem obecným. Avilés et al. (2010) zjistili, že odmítání kukaččích vajec je dobře předpověditelné právě na základě míry chromatického kontrastu mezi vejci parazita a hostitele. Naše výsledky ukazují, že vejce rákosníka a kukačky se v chromatické oblasti prokazatelně liší „modrou“ sytostí a UV odstínem. Rozdíl v „modré“ sytosti je ovšem velice nepatrný, kukaččí vejce mají pouze o 1 % vyšší „modrou“ sytost než vejce rákosníka, který má naopak nepatrně vyšší sytost „červené“ barvy. Vzhledem k tomu, že jsou výsledky sytostí ve všech oblastech spektra u obou druhů prakticky totožné, nepřikládám této barevné charakteristice zásadní vliv na rozpoznávání parazitických vajec u rákosníka obecného. Bylo by ovšem třeba toto tvrzení ověřit na přirozeně parazitované populaci. V našem případě jsme bohužel tento test nemohli uskutečnit, protože reakce hostitelů na přirozené parazitace byla extrémně vychýlená. Pouze ve dvou z 23 hnízd bylo kukaččí vejce odmítnuto. Vysvětlením nízké míry odmítání v naší populaci rákosníka může být odpověď na snížené riziko parazitace v posledních letech. Výzkum totiž odhalil, že rákosník obecný může tímto způsobem pružně reagovat na míru parazitace kukačkou obecnou (Brooke et al. 1998). Alternativním vysvětlením může být to, že jsme odmítnutí vejce nepostřehli, protože bylo vyhozeno ještě před naší každodenní kontrolou. To je ale

velice nepravděpodobné, protože kukačka zpravidla těsně před samotnou parazitací jedno z hostitelských vajec sežere (Moksnes et al. 2000) a díky dennímu číslování vajec bychom tuto skutečnost odhalili. Navíc rákosníkům (*Acrocephalus* spp.) většinou trvá několik dní, než mimetická vejce vyhodí (Lotem et al. 1995, Antonov et al. 2008a).

Odstínem se vejce rákosníka a kukačky liší pouze v UV složce spektra. Tento rozdíl je výrazný a je patrný i z obrázku 9 (str. 33). Vejce obou druhů se vyznačují mírným vrcholem reflektance v UV oblasti spektra, kukačka ho má ovšem posunutý směrem k vyšším vlnovým délkám. Dá se tedy říct, že vejce rákosníka a kukačky se v chromatické oblasti nejvíce odlišují právě v ultrafialové složce spektra. K podobným výsledkům došli Starling et al. (2006), kteří pomocí spektrofotometrie zjistili, že vejce kukačky australské (*Cuculus pallidus*) velice věrně napodobují vejce několika hostitelů, ovšem v UV složce spektra se odlišují.

Podle hypotézy mohou ptáci využívat při rozpoznávání parazitických vajec jen některé oblasti spektra (Cherry a Bennett 2001). Nedávné výzkumy skutečně ukázaly, že drozd zpěvný výrazně častěji odmítá parazitická vejce, která se od jeho vlastních vajec více liší pouze v UV a „zelené“ složce spektra (Honza et al. 2007, Cassey et al. 2008). Může i rákosník obecný využívat k rozpoznávání parazitických vajec UV složku spektra?

4.2 Vliv UV na odmítání parazitických vajec

Ačkoli Honza a Polačiková (2008) potvrdili, že redukce UV složky spektra konspecifických vajec pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) výrazně zvyšuje pravděpodobnost jejich odmítnutí, my jsme nic podobného nepozorovali. Rákosník obecný v podstatě neregistroval rozdíl mezi vejci natřenými UV blokem a vejci kontrolními, a to ani v případě parazitace konspecifickými vejci, ani v případě přetírání

vlastních vajec. Naprostá většina vajec byla přijata. Naopak pěníce černohlavá poměrně často odmítala i vejce natřená vazelínou (31 %) a konspecifická vejce bez nátěru dokonce ještě častěji (45 %). To signalizuje, že pěníce se vyznačuje dobrou schopností rozpoznat parazitické vejce (Honza et al. 2004, Polačiková et al. 2007). Navíc za vysokou míru odmítání konspecifických vajec pravděpodobně může i poměrně vysoká mezisnůšková variabilita vzhledu vajec u tohoto druhu (Stokke et al. 2002). V našem pokusu byla nenatřená konspecifická vejce většinou přijímána, což může být naopak důsledek velké podobnosti vajec mezi různými samicemi.

Schopnost rozpoznat parazitické vejce se v průběhu koevoluce hostitele s parazitem mění (Soler a Møller 1990). Kukačka obecná v minulosti využívala pěníci černohlavou jako svého hostitele (Honza et al. 2001b), dnes však tento druh parazituje pouze výjimečně (Honza a Polačiková 2008). Vypadá to, že pěníce svůj koevoluční závod s parazitem vyhrála právě díky své mimořádné rozpoznávací schopnosti. Naopak rákosník obecný je dnes jedním z hlavních hostitelů kukačky obecné v Evropě (Moksnes a Røskaft 1995) a, jak jsme sami zjistili, v posledních letech je na naší lokalitě jeho schopnost rozpoznat kukaččí vejce nízká (str. 34).

Dalším možným vysvětlením rozdílného výsledku obou prací by mohly být odlišné světelné podmínky v hnízdech rákosníka a pěníce. Oba druhy sice hnízdí v otevřených hnízdech, ale v průběhu sezóny se světelné podmínky v hnízdech pěníc s postupným olistováním lesa mění (Endler 1993, Honkavaara et al. 2002). Protože již byl prokázán vliv světelných podmínek na rozpoznávání parazitických vajec (Honza et al. 2011) a protože vliv dostupnosti UV záření může hrát významnou roli i při detekci vajec v hnízdě (Avilés et al. 2006c), je namístě tuto proměnnou v dalších experimentech zohlednit.

Stejně jako naše práce, ani studie na strace obecné (*Pica pica*) nepotvrdila vliv UV složky spektra na rozpoznávání parazitických vajec (Avilés et al. 2006b). Autoři této studie parazitovali hnízda strak mimetickými vejci kukačky chocholaté (*Clamator glandarius*), která je jejich častým hnízdním parazitem. Straka obecná má ovšem poněkud odlišný zrakový systém než rákosník obecný. Krkavcovití ptáci se vyznačují nižší citlivostí ke krátkovlnnému záření (Ödeen a Håstad 2003) a nevnímají tedy nejspíš UV záření tak intenzivně jako evolučně odvozenější pěvci. Je možné, že straky využívají k rozpoznávání parazitických vajec hlavně viditelnou oblast spektra, protože právě v této oblasti se vejce straky a kukačky chocholaté nejvíce odlišují (Avilés et al. 2004).

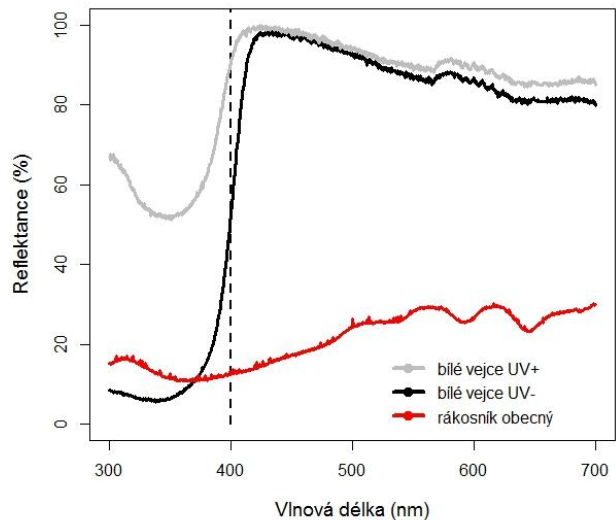
Bílá vejce jsou nemimetická a na první pohled se od vajec rákosníků liší (obr. 14). I když se nám oba bílé nátěry (UV+ a UV-) zdají shodné, ptáci mají díky své citlivosti na UV složku spektra (Bennett et al. 1994, Bowmaker et al. 1997, Hart et al. 1998) možnost je od sebe odlišit. A to se projevilo i na frekvenci jejich odmítání. I když jsme očekávali, že vejce UV- budou odmítána častěji než vejce UV+ (viz kap. 1.6), výsledek byl přesně opačný. Vejce odrážející velké množství UV záření (UV+) byla odmítána mnohem častěji než vejce s nízkou UV reflektancí (UV-). Pohled na grafy reflektance bílých vajec a průměrného vejce rákosníka obecného (obr. 15) nám může logicky tento výsledek odůvodnit. Vejce UV+ odrážejí tolik UV záření, že se rákosníkovi jeví jako ještě více nemimetická než vejce UV-, která jsou svou mírou UV reflektance rákosničím vejcím podobnější.

Výsledek, že dva typy bílých vajec lišících se pouze svou UV odrazivostí se liší i mírou odmítání, napovídá, že UV složka může být při rozpoznávání parazitických vajec využívána. Nicméně výsledky pokusů využívajících UV blok jasně ukazují, že zásadní roli

v rozpoznávání parazitických vajec rákosníkem obecným UV složka hrát nebude, podobně jako u straky obecné (Avilés et al. 2006b).



Obr. 14 Bílé parazitické vejce v hnízdě rákosníka.



Obr. 15 Graf reflektance bílých vajec UV+ a UV- a průměrného vejce rákosníka obecného.

4.3 Vliv vnitrosněškové variability na odmítání

Protože v naší lokalitě a na stejném druhu byl již dříve vliv vnitrosněškové variability na odmítání parazitických vajec testován (Stokke et al. 1999), využili jsme shodný postup, abychom mohli výsledky porovnat. Zatímco my jsme vliv variability nepotvrdili, Stokke et al. (1999) prokázali, že hnízda, která odmítala nemimetická vejce, měla vnitrosněškovou variabilitu mnohem nižší. Jak je možné, že se tyto dvě studie na stejném druhu svým výsledkem liší? Důvodem může být rozdílná velikost studovaného vzorku. Hlavním cílem starší práce (Stokke et al. 1999) bylo zjistit vliv variability na odmítání, a proto hnízda parazitovali jen jedním typem vajec. My jsme přednostně testovali vliv UV složky na odmítání, a použili jsme tedy k parazitaci dva typy různě zbarvených nemimetických vajec (UV+ a UV-). Protože ale vliv vnitrosněškové variability na odmítání vajec je nutné otestovat na obou typech zbarvení vajec zvlášť, byla velikost našeho vzorku omezena. Dalším vysvětlením může být různé vnímání

variability vajec ptáky a lidmi. Proto by další případné studie zabývající se hodnocením vnitrosnůškové variability měly pokud možno využívat objektivnější metody, například digitální analýzu obrazu (Stevens et al. 2007, Stoddard a Stevens 2010, Spottiswoode a Stevens 2010), spektrofotometrii (Honza et al. 2007) a také zahrnout fyziologický model zraku ptáků (např. Cassey et al. 2008).

Přestože byla navržena hypotéza, že nízká vnitrosnůšková variabilita vajec může usnadňovat rozpoznávání parazitických vajec, doposud byla potvrzena pouze dvakrát (Stokke et al. 1999 a Soler et al. 2000). Většina dosavadních prací přišla s podobnými výsledky jako my a vliv variability na odmítání vajec neprokázala (Lotem et al. 1995, Karcza et al. 2003, Procházka a Honza 2003, 2004, Honza et al. 2004, Lovászi a Moskát 2004, Stokke et al. 2004). Je zajímavé, že další dvě studie využívající k parazitaci mimetická vejce přinesly dokonce zcela opačné výsledky (Avilés et al. 2004 a Cherry et al. 2007). Cherry et al. (2007) navrhuje, že vliv vnitrosnůškové variability je kontextově závislý, a že nabývá na významu jen při rozpoznávání mimetických parazitických vajec. Nemimetická vejce jsou totiž hostiteli rozpoznávána snadno na základě jejich značné odlišnosti. S tímto tvrzením se shodují i výsledky naší studie, kdy bílá nemimetická vejce byla odmítána v poměrně vysoké míře. Příčina skutečnosti, že hnízda hostitelů odmítajících mimetická parazitická vejce měla navzdory původní hypotéze ne nižší, ale vyšší vnitrosnůškovou variabilitu (Avilés et al. 2004 a Cherry et al. 2007) je nejasná a stojí za další zkoumání.

4.4 Způsob odmítání parazitických vajec

Způsob odmítání parazitických vajec se podle našich předpokladů výrazně lišil pro vejce reálná a umělá. Vejce reálná rákosníci v převážné většině případů vyhodili z hnízda, kdežto všechna umělá vejce byla odmítnuta opuštěním.

Některé studie ukázaly, že způsob odmítání vajec závisí na velikosti zobáku hostitele (Moksnes et al. 1991, Antonov et al. 2006). Rákosník obecný je druh s poměrně malým zobákem a nedokáže, jako některé jiné druhy, např. drozdi, uchopit parazitické vejce do zobáku a odnést ho z hnízda pryč (Honza et al. 2005), což je pro hostitele energeticky méně náročné (Soler et al. 2002). Navíc tento způsob snižuje riziko rozbití vlastních vajec (viz dále). Rákosník při vyhazování vajec volí metodu opakovaného klování, kdy vejce rozbije (Antonov et al. 2008a, obr. 16), uchopí ho za rozbitou skořápku a následně z hnízda vyhodí. Protože umělá vejce použitá v našem experimentu nedokázal rákosník rozbít, nemohl je z hnízda vyhodit, a proto svou snůšku vždy opustil.

Navíc tvrdá parazitická vejce také mohou nepřímo způsobovat škody na vlastních vejcích (Øien et al. 1998, Martín-Vivaldi et al. 2002, Antonov et al. 2006). Antonov et al. (2008b) dokázali, že při snaze rákosníka zpěvného (*Acrocephalus palustris*) rozbít a odmítnout kukaččí vejce se často stalo, že bylo zničeno i vejce samotného hostitele. Naopak při odmítání vejce rákosníka velkého, které je podobně velké, ale s podstatně slabší skořápkou (Honza et al. 2001a), tyto nechtěné škody nevznikaly (Antonov et al. 2008b). Zničení vlastních vajec ve snůšce může následně vést k opuštění hnízda hostitelem (Soler et al. 2002).



Obr. 16 Naklované bílé reálné vejce těsně před vyhozením z hnízda rákosníka obecného.

Stejně jako Stokke et al. (2010) prokázali, že velikost vajec může ovlivňovat způsob odmítnutí, tak jsme i my něco podobného zjistili pro vejce podobné velikosti ovšem různé pevnosti. Naše výsledky zcela podporují hypotézu, že pevnost parazitických vajec ovlivňuje způsob jejich odmítnutí hostitelem. Tato skutečnost by se měla v dalších terénních výzkumech zohlednit přinejmenším z etických důvodů.

5 Závěr

Vejde kukačky obecné se od vajec rákosníka obecného liší především tím, že jsou světlejší. V chromatické části jsou vejce hostitele napodobována přesněji a výrazně se liší především odstínem v UV složce spektra.

Bílá vejce s vyšší UV reflektancí (UV+) byla odmítána prokazatelně častěji než vejce s nižší UV odrazivostí (UV-). Vejce konspecifická i vlastní natíraná UV blokem rákosník v naprosté většině případů přijal. Z těchto výsledků vyplývá, že i když rákosník využívá k rozpoznávání parazitických vajec UV složku spektra, není to pravděpodobně klíčový signál, podle kterého se rozhoduje.

Vliv vnitrosnůškové variability vzhledu vajec hostitele na rozpoznávání nemimetických parazitických vajec potvrzen nebyl. Neodhalili jsme jej pravděpodobně proto, že může být kontextově závislý a v pokusech využívajících nemimetická vejce pravděpodobně žádnou roli nehraje.

Pevnost parazitických vajec ovlivňuje způsob jejich odmítání rákosníkem obecným. Tvrdá umělá vejce, která nebylo možné rozbít, byla vždy odmítnuta opuštěním snůšky. Naopak vejce heterospecifická rákosník často rozbil a z hnízda vyhodil.

Otázka rozpoznávání vajec je v koevoluci hnízdního parazita a jeho hostitele zásadní. Vejce obou aktérů se mezi sebou vzhledově liší v nejrůznějších aspektech. Liší se nejen odrazivostí v konkrétním úseku spektra a nejen zbarvením, ale zpravidla také vzorem skvrn, jejich počtem či velikostí. V neposlední řadě se vejce často různí svou velikostí a tvarem. Zásadní otázkou tedy je, které z těchto vzhledových vlastností jsou pro hostitele při rozpoznávání parazitického vejce klíčové. Budoucí výzkum by měl v ideálním případě postihnout všechny tyto vlastnosti vajec u přirozeně parazitovaných hnízd a pokusit se odhalit jejich vliv na míru odmítání. Zjevnou nutností již ovšem bude opírat svá měření o moderní technologie, které poskytnou objektivní informace.

Seznam použité literatury

- Alvarez, F. 2000.** Response to common cuckoo *Cuculus canorus* model egg size by a parasitized population of rufous bush chat *Cercotrichas galactotes*. *Ibis* 142: 683–686
- Andersson, S. a Amundsen, T. 1997:** Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 264: 1587–1591
- Antonov, A., Aviles, J. M., Stokke, B. G., Spasova, V., Vikan, J. R., Moksnes, A., Yang, C. C., Liang, W. a Røskaft, E. 2011:** Egg Discrimination in an Open Nesting Passerine Under Dim Light Conditions. *Ethology* 117: 1128–1137
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A. a Røskaft, E. 2008a:** Getting rid of the cuckoo *Cuculus canorus* egg: why do hosts delay rejection? *Behavioral Ecology* 19: 100–107
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A. a Røskaft, E. 2008b:** Does the cuckoo benefit from laying unusually strong eggs? *Animal Behaviour* 76: 1893–1900
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A. a Røskaft, E. 2009:** Evidence for egg discrimination preceding failed rejection attempts in a small cuckoo host. *Biology Letters* 5: 169–171
- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A., Kleven, O., Honza, M. a Røskaft E. 2006:** Eggshell strength of an obligate brood parasite: a test of the puncture resistance hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 11–18
- Antonov, A., Stokke, B. G., Vikan, J. R., Fossøy, F., Ranke, P. S., Røskaft, E., Moksnes, A., Møller, A. P. a Shykoff, J. A. 2010:** Egg phenotype differentiation in sympatric cuckoo *Cuculus canorus* gentes. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1170–1182
- Avilés, J. M. a Møller, A. P. 2003:** Meadow pipit (*Anthus pratensis*) egg appearance in cuckoo (*Cuculus canorus*) sympatric and allopatric populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 543–549
- Avilés, J. M. a Møller, A. P. 2004:** How host egg mimicry is maintained in the cuckoo *Cuculus canorus*? *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 57–68
- Avilés, J. M., Soler, J. J. a Perez-Contreras, T. 2006c:** Dark nests and egg colour in birds: a possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 273: 2821–2829
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Perez-Contreras, T., Soler, M. a Møller, A. P. 2006b:** Ultraviolet reflectance of great spotted cuckoo eggs and egg discrimination by magpies. *Behavioral Ecology* 17: 310–314
- Avilés, J. M., Soler, J. J., Soler, M. a Møller, A. P. 2004:** Rejection of parasitic eggs in relation to egg appearance in magpies. *Animal Behaviour* 67: 951–958

- Avilés, J. M., Vikan, J. R., Fossøy, F., Antonov, A., Moksnes, A., Røskaft, E. a Stokke, B. G. 2010:** Avian colour perception predicts behavioural responses to experimental brood parasitism in chaffinches. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 293–301
- Avilés, J. M., Stokke, B. G. , Moksnes, A., Røskaft, E., Åsmul, M. a Møller, A. P. 2006a:** Rapid increase in cuckoo egg matching in a recently parasitized reed warbler population. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1901–1910
- Bakken, G. S., Vanderbilt, V. C., Buttemer, W. A. a Dawson, W. R. 1978:** Avian eggs: thermoregulatory value of very high near-infrared reflectance. *Science* 200: 321–323
- Bennett, A. T. D. a Cuthill, I. C. 1994:** Ultraviolet vision in birds – what is its function. *Vision Research* 34: 1471–1478
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. a Norris, K. J. 1994:** Sexual selection and the mismeasure of color. *American Naturalist* 144: 848–860
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. a Maier, E. J. 1996:** Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380: 433–435
- Birkhead, T. R., Hemmings, N., Spottiswoode, C. N., Mikulica, O., Moskát, C., Bán, M. a Schulze-Hagen, K. 2011:** Internal incubation and early hatching in brood parasitic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 1019–1024
- Bize, P., Piault, R., Moureau, B. a Heeb, P. 2006:** A UV signal of offspring condition mediates context-dependent parental favoritism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 272: 2063–2068
- Bowmaker, J. K., Heath, L. A., Wilkie, S. E. a Hunt, D. M. 1997:** Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research* 37: 2183–2194
- Brooke, M. D., Davies, N. B. a Noble, D. G. 1998:** Rapid decline of host defences in response to reduced cuckoo parasitism: behavioural flexibility of reed warblers in a changing world, *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265: 1277–1282
- Brooke, M. de L. a Davies, N. B. 1988:** Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by host. *Nature* 335: 630–632
- Cassey, P., Honza, M., Grim, T. a Hauber, M. E. 2008:** The modelling of avian visual perception predicts behavioural rejection responses to foreign egg colours. *Biology Letters* 4: 515–517
- Cherry, M. I. a Gosler, A. G. 2010:** Avian eggshell coloration: new perspectives on adaptive explanations. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 753–762

- Cherry, M. I., Bennett, A. T. D. a Moskát, C. 2007:** Host intra-clutch variation, cuckoo egg matching and egg rejection by great reed warblers. *Naturwissenschaften* 94: 441–447
- Cherry, M.I. a Bennett, A.T.D. 2001:** Egg colour matching in an African cuckoo, as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 268: 565–571
- Church, S. C., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., a Partridge, J. C. 1998:** Ultraviolet cues affect the foraging behaviour of blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265, 1509–1514
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S. a Hunt, S. 2000:** Ultraviolet Vision in Birds. *Advances in the Study of Behaviour* 29: 159–214
- Davies, N. B. 2000:** Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats. *T. and A. D. Poyser*. London
- Davies, N. B. 2011:** Cuckoo adaptations: trickery and tuning. *Journal of Zoology* 284: 1–14
- Davies, N. B. a Brooke, M. de 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: 207–224
- Davies, N.B. a Brooke M. de L. 1988:** Cuckoos versus reed warblers: Adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36: 262–284
- De Ayala, R. M., Saino, N., Møller, A. P. a Anselmi, C. 2007:** Mouth coloration of nestlings covaries with offspring quality and influences parental feeding behavior. *Behavioral Ecology* 18: 526–534
- Doucet, S. M. 2002:** Structural plumage coloration, male body size, and condition in the Blue-Black Grassquit. *Condor* 104: 30–38
- Doucet, S. M. a Montgomerie, R. 2002:** Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *Journal of Avian Biology* 34: 237–242
- Doucet, S. M. a Montgomerie, R. 2003:** Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology* 14: 503–509
- Endler, J. A. 1990:** On the measurement and classification of color in studies of animal recognition. *Biological Journal of the Linnean Society* 4: 315–352
- Endler, J. A. 1993:** The color of light in forests and its implication. *Ecological monographs* 63: 1–27

- Fossoy, F., Antonov, A., Moksnes, A., Røskaft, E., Vikan, J. R., Møller, A. P., Shykoff, J. A. a Stokke, B. G. 2011:** Genetic differentiation among sympatric cuckoo host races: males matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 1639–1645
- Friedmann, H. a Kiff, L. F. 1985:** The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 2: 225–304
- Gibbs, H. L., Sorenson, M. D., Marchetti, K. de L., Brooke, L., Davies, N. B. a Nakamura, H. 2000:** Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407: 183–186
- Gomez, D. 2006:** AVICOL, a program to analyse spectrometric data. Free executable available at <http://sites.google.com/site/avicolprogram/> or from the author at dodogomez@yahoo.fr
- Gosler A. G., Higham J. P. a Reynolds, S. J. 2005:** Why are bird's eggs speckled? *Ecology Letters* 8: 1105–1113
- Gosler, A. G., Barnett, P. R. a Reynolds, S. J. 2000:** Inheritance and variation in eggshell patterning in the great tit *Parus major*. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences* 267: 2469–2473
- Griggio, M., Zanollo, V., a Hoi, H. 2010:** UV plumage color is an honest signal of quality in a male budgerigars. *Ecological Research* 25: 77–82
- Hart, N. S., Partridge, J. C. a Cuthill, I. C. 1998:** Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptor distribution in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Experimental Biology* 201: 1433–1446
- Hart, N. S., Partridge, J. C. a Cuthill, I. C. 1999:** Visual pigments, cone oil droplets, ocular media and predicted spectral sensitivity in the Domestic Turkey (*Meleagris gallopavo*). *Vision Research* 39: 3321–3328
- Hart, N.S., Partridge, J.C., Cuthill, I.C. a Bennett, A.T.D. 2000:** Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus* L.) and the blackbird (*Turdus merula* L.). *Journal of Comparative Physiology A-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 186: 375–387
- Hays, H. a LeCroy, M. 1971:** Field Criteria for Determining Incubation Stage in Eggs of the Common Tern. *The Wilson Bulletin* 83: 425–429
- Heeb, P., Schwander, T. a Faoro, S. 2003:** Nestling detectability affects parental feeding preferences in a cavity-nesting bird. *Animal Behaviour* 66: 637–642
- Hill, G. E. a McGraw, K. J. 2006:** Bird coloration. Vol. 1. *Harvard University Press*. Cambridge
- Honkavaara, J., Koivula, M., Korpimäki, E., Siitari, H. a Viitala, J. 2002:** Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos* 98: 505–511

- Honkavaara, J., Siitari, H. a Viitala, J. 2004:** Fruit Colour Preferences of Redwings (*Turdus iliacus*): Experiments with Hand-Raised Juveniles and Wild-Caught Adults. *Ethology* 110: 445–457
- Honza, M. a Polačiková, L. 2008:** Experimental reduction of ultraviolet wavelengths reflected from parasitic eggs affects rejection behaviour in the blackcap *Sylvia atricapilla*. *The Journal of Experimental Biology* 211: 2519–2523
- Honza, M., Kuiper, S. M. a Cherry, M. I. 2005:** Behaviour of African turdid hosts towards experimental parasitism with artificial red-chested cuckoo *Cuculus solitarius* eggs. *Journal of avian biology* 36: 517–522
- Honza, M., Moksnes, A., Røskaft, E. a Stokke, B. G. 2001b:** How are different Common Cuckoo *Cuculus canorus* egg morphs maintained? An evaluation of different hypotheses. *Ardea* 89: 341–352
- Honza, M., Picman, J., Grim, T., Novák, V., Čapek, M. Jr. a Mrlík, V. 2001a:** How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the Common Cuckoo. *Journal of Avian Biology* 32: 249–255
- Honza, M., Polačiková, L. a Procházka, P. 2007:** UV and green parts of the colour spectra affect egg rejection in the song thrush (*Turdus philomelos*). *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 269–276
- Honza, M., Procházka, P., Požgayová, M. a Šulc, M. in preparation:** Matching between parasitic and host eggs: Do cuckoos select their hosts haphazardly within a population? Poster Presentation, *14th Congress of the International Society for Behavioral Ecology*, 12–18 August 2012, Lund University, Lund, Sweden
- Honza, M., Procházka, P., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., Čapek, M. Jr. a Mrlík, V. 2004:** Are blackcaps current winners in the evolutionary struggle against the common cuckoo? *Journal of Ethology* 22: 175–180
- Honza, M., Procházka, P., Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., Čapek, M. a Mrlík, V. 2004:** Are blackcaps current winners in the evolutionary struggle against the common cuckoo? *Journal of Ethology* 22: 175–180
- Honza, M., Procházka, P., Morongová, K., Čapek, M. a Jelínek, V. 2011:** Do nest light conditions affect rejection of parasitic eggs? A test of the light environment hypothesis. *Ethology* 117: 539–546
- Hunt, S., Kilner, R. M., Langmore, N. E. a Bennett, A. T. D. 2003:** Conspicuous ultraviolet-rich mouth colors in begging chicks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* (Supplement) 270: S25–S28
- Hunt, S., Cuthill, I. C., Swaddle, J. P. a Bennett, A. T. D. 1997:** Ultraviolet vision and band-colour preferences in female zebra finches. *Animal Behaviour* 54: 1383–1392
- Hunt, S., Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D. a Griffiths, R. 1999:** Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour* 58: 809–815

- Jacobs, G. H. 1992:** Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist* 32: 544–554
- Jacot, A. a Kempnaers, B. 2007:** Effects of nestling condition on UV plumage traits in blue tits: an experimental approach. *Behavioral Ecology* 18: 34–40
- Johnsen, A., Delhey, K., Andersson, S. a Kempnaers B. 2003:** Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270: 1263–1270
- Jourdie, V., Moureau, B., Bennett, A. T. D. a Heeb, P. 2004:** Ultraviolet reflectance by the skin of nestlings. *Nature* 431: 262–262
- Karcza, Z., Moskát, C., Cherry, M. I. a Kisbenedek, T. 2003:** Experimental manipulation of intraclutch variation in the great reed warbler shows no effect on rejection behaviour of parasitic eggs. *Ethology* 109: 15–22
- Kelber, A., Balkenius, A. a Warrant, E. J. 2003:** Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integrative and Comparative Biology* 43: 571–579
- Keyser, A. J. a Hill, G. E. 1999:** Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266: 771–777
- Kilner, R. M. 2006:** The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biol. Rev.* 81: 383–406
- Kleven, O., Moksnes, A., Røskft, E., Rudolfsen, G., Stokke, B. G. a Honza, M. 2004:** Breeding success of common cuckoos *Cuculus canorus* parasitising four sympatric species of *Acrocephalus* warblers. *Journal of Avian Biology* 35: 394–398
- Krüger, O. 2007:** Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362: 1873–1886
- Krüger, O. a Davies, N. B. 2004:** The evolution of egg size in the brood parasitic cuckoos. *Behavioral Ecology* 15:210–218
- Kurvers, R. J. M., Delhey, K., Roberts, M. L. a Peters, A. 2010:** No consistent female preference for higher crown UV reflectance in blue tits: A mate choice experiment. *Ibis* 152: 393–396
- Lahti, D. C. 2008:** Population differentiation and rapid evolution of egg color in accordance with solar radiation. *Auk* 125: 796–802
- Lahti, D. C. a Lahti, A. R. 2002:** How precise is egg discrimination in weaverbirds? *Animal Behaviour* 63: 1135–1142
- Lotem, A., Nakamura, H. a Zahavi, A. 1992:** Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behaviour Ecology* 3, 128–132

- Lotem, A., Nakamura, H. a Zahavi, A. 1995:** Constraints on egg discrimination and cuckoo–host co-evolution. *Animal Behaviour* 49: 1185–1209
- Lovász, P. a Moskát, C. 2004:** Break-down of arms race between the red-backed shrike (*Lanius collurio*) and the common cuckoo (*Cuculus canorus*). *Behaviour* 141: 245–262
- Maddocks, S. A., Bennett, A. T. D., Hunt, S. a Cuthill, I. C. 2001:** Context-dependent visual preferences in starlings and blue tits: mate choice and light environment. *Animal Behaviour* 63: 69–75
- Marchetti, K. 2000:** Egg rejection in a passerine bird: Size does matter. *Animal Behaviour* 59: 877–883
- Martín-Vivaldi, M., Soler, M. a Møller, A. P. 2002:** Unrealistically high costs of rejecting artificial model eggs in cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Journal of Avian Biology* 33: 295–301
- Mikšík I., Holáň V. a Deyl Z. 1996:** Avian eggshell pigments and their variability. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 113: 607–612
- Moksnes, A. 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. a Braa, A. T. 1991:** Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. *Auk* 108: 348–354
- Moksnes, A., Røskaft, E., Hagen, L. G., Honza, M., Mork, C. a Olsen, P. H. 2000:** Common cuckoo *Cuculus canorus* and host behaviour at Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* nests. *Ibis* 142: 247–258
- Moreno, J. a Osorno, J. L. 2003:** Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letters* 6: 803–806
- Moskát, C., Székely, T., Cuthill, I. C. a Kisbenedek, T. 2008:** Hosts' Responses to Parasitic Eggs: Which Cues Elicit Hosts' Egg Discrimination? *Ethology* 114: 186–194
- Moskát, C., Székely, T., Kisbenedek, T., Karcza, Z. a Bartol, I. 2003:** The importance of nest cleaning in egg rejection behaviour of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Avian Biology* 34: 16–19
- Mougeot, F., Redpath, S. M. a Leckie, F. 2005:** Ultra-violet reflectance of male and female red grouse, *Lagopus lagopus scoticus*: sexual ornaments reflect nematode parasite intensity. *Journal of Avian Biology* 36: 203–209
- Ödeen, A. a Håstad, O. 2003:** Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution* 20: 855–861

- Øien, I. J., Moksnes, A. a Røskaft, E. 1995:** Evolution of variation on egg color and marking pattern in european passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo, *Cuculus canorus*. *Behavioral Ecology* 6: 166–174
- Øien, I.J., Moksnes, A., Røskaft, E. a Honza, M. 1998:** Costs of Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism to Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology* 29: 209–215
- Payne, R. B. 1977:** The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 1–28
- Pearn, S. M., Bennett, A. T. D. a Cuthill, I. C. 2001:** Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 268: 2273–2279
- Peters, A., Delhey, K., Denk, A. G. a Kempnaers, B. 2004:** Trade-Offs between Immune Investment and Sexual Signaling in Male Mallards. *American Naturalist* 164: 51–59
- Polačiková, L., Honza, M., Procházka, P., Topercer, J. a Stokke, B. A. 2007:** Colour characteristics of the blunt egg pole: cues for recognition of parasitic eggs as revealed by reflectance spectrophotometry. *Animal Behaviour* 74: 419–427
- Procházka, P. a Honza, M. 2003:** Do common whitethroats (*Sylvia communis*) discriminate against alien eggs? *Journal of Ornithology* 144: 354–363
- Procházka, P. a Honza, M. 2004:** Egg discrimination in the yellowhammer. *Condor* 106: 405–410
- R Core Team 2012:** A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org/>
- Rothstein, S. I. 1990:** A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481–508
- Servedio, M. R. a Hauber, M. E. 2006:** To eject or to abandon? Life history traits of hosts and parasites interact to influence the fitness payoffs of alternative anti-parasite strategies. *J. Evol. Biol.* 19: 1585–1594
- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J. a Sendecka, J. 1999:** Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* 402: 874–877
- Siefferman, L. a Hill G. E. 2005:** Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59: 1819–1828
- Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E. a Viitala, J. 2002:** Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 63: 97–102
- Soler, J. J. a Møller, A. P. 1996:** A comparative analysis of the evolution of variation in appearance of eggs of European passerines in relation to brood parasitism. *Behavioral Ecology* 7: 89–94

- Soler, J. J., Soler, M. a Møller, A. P. 2000:** Host recognition of parasite eggs and the physical appearance of host eggs: the Magpie and its brood parasite the Great Spotted Cuckoo. *Etología* 8: 9–16
- Soler, M., Martín-Vivaldi, M. a Perez-Contreras, T. 2002:** Identification of the sex responsible for recognition and the method of ejection of parasitic eggs in some potential common cuckoo hosts. *Ethology* 108: 1093–1101
- Soler, M. a Møller, A. P. 1990:** Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343: 748–750
- Spottiswoode, C. N. a Stevens, M. 2010:** Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 8672–8676
- Spottiswoode, C. N. a Stevens, M. 2012:** Host–Parasite Arms Races and Rapid Changes in Bird Egg Appearance. *The American Naturalist* 179: 633–648
- Stark, W. S., Wagner, R. H. a Gillespie, C. M. 1994:** Ultraviolet sensitivity of three cone types in the aphakic observer determined by chromatic adaptation. *Vision Research* 34: 1457–1459
- Starling, M., Heinsohn, R., Cockburn, A. a Langmore, N.E. 2006:** Cryptic genes revealed in pallid cuckoos *Cuculus pallidus* using reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 273: 1929–1934
- Stevens, M., Párraga, C. A., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. a Troscianko, T. S. 2007:** Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 211–237
- Stoddard, M. C. 2012:** Mimicry and masquerade from the avian visual perspective. *Current Zoology* 58: 630–648
- Stoddard, M. C. a Prum, R. O. 2008:** Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: A phylogenetic analysis of new world buntings. *American Naturalist* 171: 755–776
- Stoddard, M. C. a Stevens, M. 2010:** Pattern mimicry of host eggs by the common cuckoo, as seen through a bird's eye. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 277: 1387–1393
- Stokke, B. G., Moksnes, A., Røskaft, E., Rudolfson, G. a Honza, M. 1999:** Rejection of artificial cuckoo eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 66: 1483–1488
- Stokke, B. G., Poláčiková, L., Dyrz, A., Hafstad, I., Moksnes, A. a Røskaft, E. 2010:** Responses of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to non-mimetic eggs of different sizes in a nest parasitism experiment *Acta Ornithologica* 45: 98–104

- Stokke, B. G., Rudolfson, G., Moksnes, A. a Røskaft, E. 2004:** Rejection of conspecific eggs in haffinches: the effect of age and clutch characteristics. *Ethology* 110: 459–470
- Stokke, B.G., Moksnes, A. a Røskaft, E. 2005:** The enigma of imperfect adaptations in hosts of avian brood parasites. *Ornithological Science* 4: 17–29
- Stokke, B. G., Moksnes, A. a Røskaft, E. 2002:** Obligate Brood Parasites as Selective Agents for Evolution of Egg Appearance in Passerine Birds. *Evolution* 56: 199–205
- Takasu, F. 1998:** Modelling the arms race in avian brood parasitism. *Evolutionary Ecology* 12: 969–987
- Taylor, L. M., Aquilina, J. A., Willis, R. H., Jamie J. F. a Truscott, R. J. W. 2001:** Identification of a new human lens UV filter compound. *FEBS Letters* 509: 6–10
- Underwood, T. J. a Sealy, S. G. 2006:** Influence of shape on egg discrimination in American robins and gray catbirds. *Ethology* 112: 164–173
- Underwood, T. J. a Sealy, S. G. 2008:** UV reflectance of eggs of brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*) and acceptor and rejecter hosts. *Journal of Ornithology* 149: 313–321
- Večlová, B. a Hořák, D. 2009:** Příčiny proměnlivosti ve zbarvení ptačích vajec. *Sylvia* 45: 51–72
- Viitala, J., Korplmäki, E., Palokangas, P. a Koivula, M. 1995:** Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature* 373: 425–427
- Vorobyev, M. a Osorio, D. 1998:** Receptor noise as a determinant of colour thresholds *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265: 351–358
- Withgott, J. 2000:** Taking a Bird's Eye View...in the UV. *Bioscience* 50: 854–859
- Zhao, R., Xu, G.Y., Liu, Z.Z., Li, J.Y. a Yang, N. 2006:** A study on eggshell pigmentation: Biliverdin in blue-shelled Chickens. *Poultry Science* 85: 546–549