

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Klára Žabková

Vokalizace mlád'at kukačky obecné: ontogeneze, vliv druhu hostitele a akustického prostředí

Vocalization of the common cuckoo chicks: ontogenesis
and the influence of the host species and acoustics
environment

Diplomová práce

Školitel: doc. Ing. Marcel Honza, Dr.

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 15. 08. 2016

Podpis

Abstrakt

Hnízdní parazitizmus je strategie rozmnožování, která vyvíjí značný selekční tlak jak na hostitele, tak na parazita. V jeho důsledku se tak na obou stranách vytvořily specifické adaptace. Jednou z nich by mohly být akustické projevy mláděte hnízdního parazita. Z několika doposud provedených studií vyplývalo, že mláďata kukačky obecné (*Cuculus canorus*) mění formu svého žadonění podle hostitelského druhu, který je vychovává. Výsledky těchto prací však byly nejednoznačné a jedním z mých úkolů bylo je ověřit. Jako hostitelé byly zvoleny dva sympatricky se vyskytující druhy rákosníků: rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*) a rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*). Struktura žadonicích hlasů mláďat kukačky obecné vychovávaných těmito dvěma hostitelskými druhy se nelišila ani v jednom z měřených parametrů (délka slabiky, minimální, maximální frekvence, frekvence v maximální amplitudě, frekvenční rozsah a rychlost žadonění). Naopak žadonění vlastních mláďat hostitelů se mezi druhy významně lišilo. Navíc byla zjištěna značná individuální variabilita u obou skupin mláďat kukaček.

Recentní studie zjistily, že již v průběhu embryonálního vývoje mláďata vnímají zvuky a učí se hlasům svých rodičů. Toto jsem se pokusila otestovat porovnáním žadonění mláďat, která byla ve vejci inkubována v přirozeném prostředí a v inkubátoru, žádné odlišnosti jsem však nenalezla. U těchto dvou skupin mláďat jsem nezaznamenala ani žádné významné rozdíly u jednotlivých měřených parametrů během ontogeneze žadonění, zjišťované ode dne vylíhnutí do vyvedení z hnízda. Totéž platí i pro mláďata kukačky vychovávaná různými hostiteli. Součástí mé práce je i popis ontogeneze žadonění mláďat kukačky obecné pro výše zmíněné parametry, jejichž vývoj je úzce korelován.

Klíčová slova: kukačka obecná, *Cuculus canorus*, žadonění, kukaččí rasy, hostitelé, ontogeneze

Abstract

Brood parasitism is a breeding strategy which imposes significant selection pressure upon the host as well as the parasite. Consequently, specific adaptations were formed on both sides. One of the adaptations could be vocal behaviour of brood parasite juveniles. Several conducted studies suggested that juveniles of the common cuckoo (*Cuculus canorus*) adapt the form of their begging calls according to the host species they parasitize on. However, the outcomes of these studies were ambiguous. Therefore one of my tasks was to verify those findings. Two reed warblers - the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) and the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) - living in sympatry were selected as the hosts. The structure of begging calls of common cuckoo juveniles raised by these two host species did not differ in any of the measured parameters (syllable duration, minimum and maximum frequency, peak frequency, frequency bandwidth and calling rate). On the contrary the structure of begging calls of own host juveniles varied significantly among the individual species. Moreover, a considerable individual variability was detected in both groups of cuckoo juveniles.

Recent studies have revealed that juveniles already perceive sound and acquire knowledge of their parents' voices in the process of embryonic development. This fact was examined by comparing begging calls of juveniles incubated in the egg in natural environment and in the incubator but no differences were discovered. Furthermore, no important differences were monitored in individual measured parameters for these two groups during ontogeny of begging calls traced from the day of the hatch till the day of the fledge. The same applies to cuckoo juveniles raised by various hosts. The description of ontogeny of begging calls of common cuckoo juveniles for the above mentioned parameters whose development is tightly correlated is also a part of this thesis.

Key words: common cuckoo, *Cuculus canorus*, begging call, host-races, host, ontogeny

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat všem, kteří se nemalou měrou podíleli na vzniku této diplomové práce. V první řadě děkuji našemu „kukaččímu“ týmu, včetně s panem školitelem Marcelem Honzou, za nezapomenutelné dny strávené s kukačkami, zasvěcení do práce v terénu, cenné rady během kompletování této práce a poskytnutou pomoc nejen v oblasti vědy. Vaškovi a Michalovi děkuji zvláště za starost o to, abych měla po celou dobu terénu co snídat a ochotnou pomoc se získáváním nahrávek v době nemoci, bez které by to jen těžko šlo. Svým konzultantům Tereze Petruskové a Petru Procházkovi děkuji za nekončící ochotu pomoci mi během celého období vzniku této práce.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své báječné rodince, přáteli a kamarádům za psychickou podporu, pomoc, zázemí a spoustu smíchu. Zvláštní poděkování mému bráškově, Rádě a Skřítkovi za bezmeznou trpělivost s mými výmysly, zápal pro téma a neskutečnou schopnost naplánovat si svatbu na ten správný okamžik.

Obsah

1	ÚVOD	13
1.1	Hnízdní parazitismus	13
1.2	Závody ve zbrojení a hostitelské rasy	14
1.3	Kukaččí mládě	15
1.4	Žadonění.....	16
1.4.1	Mimikry v žadonění.....	17
1.5	Embryonální učení	19
1.6	Ontogeneze žadonění	20
1.7	Shrnutí a cíle.....	21
2	METODIKA	23
2.1	Studované druhy	23
2.2	Terénní práce	25
2.2.1	Studijní lokalita.....	25
2.2.2	Sběr dat	25
2.3	Zpracování dat.....	28
2.3.1	Akustická analýza	28
2.3.2	Statistická analýza	30
3	VÝSLEDKY	31
3.1	Vokální projevy mláďat rákosníka velkého a obecného spojené se žadoněním	31
3.2	Vokální projevy mláďat kukačky obecné	32
3.2.1	Vliv akustického prostředí během embryogeneze.....	32
3.2.2	Vliv hostitele.....	34
3.3	Ontogeneze žadonění mláďat kukačky obecné	35
3.3.1	Vývoj jednotlivých časových a frekvenčních parametrů.....	37
4	DISKUZE	43
4.1	Vliv akustického prostředí na žadonění mláďat kukačky během embryogeneze.....	43
4.2	Vliv druhu hostitele na žadonění mláďat kukačky obecné	44
4.3	Ontogeneze vokálních projevů mláďat kukaček	49
4.3.1	Minimální, maximální, frekvence v maximální amplitudě a frekvenční rozsah..	50
4.3.2	Vztah mezi frekvenčním rozsahem, rychlostí žadonění a délkou slabiky	51
5	ZÁVĚR	54
6	SEZNAM LITERATURY	56

1 ÚVOD

1.1 Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazitismus je strategie rozmnožování živočichů, nejčastěji ptáků a sociálního hmyzu (Kilner & Langmore 2011), při které parazit přenechává péči o své potomstvo na jiných jedincích (stejného či jiného druhu), tzv. hostitelích. Hnízdní parazitismus se rozlišuje na fakultativní a obligátní (Davies 2000). Fakultativní parazité kladou do cizích hnízd jen příležitostně a mají i svá vlastní hnízda, o která pečují. Tento způsob rozmnožování byl zaznamenán například u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), sýkořice vousaté (*Panurus biarmicus*) nebo vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) (Yom-Tov 2001). Fakultativní parazitismus je nejčastěji parazitismem vnitrodruhovým (Davies 2000). Na druhé straně je parazitismus obligátní, který je založen na snášení vajec výhradně do hnízd jiných druhů ptáků. Tito parazité nemají žádný podíl na výchově svých vlastních mláďat a snesením vejce jejich rodičovská úloha většinou končí. Mezi takové parazity patří kromě kukaček (téměř polovina ze 130 známých druhů) další druhy jako medozvěstky rodu *Indicator*, snovač kukaččí (*Anomalospiza imbebris*), vdovky rodu *Vidua*, či vlvovci rodu *Molothrus* (Davies 2000).

U obligátních parazitů mohou po vyklubání parazitického mláděte nastat dvě situace. Buď mládě vyrůstá v hnízdě spolu s mláďaty svého hostitele, jak je tomu například u kukačky chocholaté (*Clamator glandarius*), vdovky nebo vlvovce, nebo mládě parazita hostitelské potomky z hnízda odstraní (Davies 2000). Což je i případ modelového druhu mé diplomové práce, kukačky obecné (*Cuculus canorus*). Pokud hostitel včas nerozpozná, že jeho hnízdo bylo parazitováno kukačkou a nevyhodí parazitické vejce, či neopustí parazitovanou snůšku, mládě kukačky během jednoho až tří dnů po vyklubání vytlačí vejce, v méně častých případech mláďata svých hostitelů (Honza et al. 2007). Parazitismus kukačkou obecnou může dokonce představovat silnější selekční tlak než predace. Ta pro hostitele sice znamená z konkrétního hnízdního pokusu nulovou fitness, ale pár má ještě šanci znovu zahrnout. Úspěšný parazitismus totiž způsobuje nejen hnízdní neúspěch pro dané hnízdní období, protože poměrně dlouhá péče o parazita už jim nedovolí znovu zahrnout, ale zpravidla také snížení šancí na přežití hostitelů do dalšího roku. To je způsobeno značnou časovou a energetickou náročností, kterou si vyžaduje výchova kukaččího mláděte (Davies 2000).

1.2 Závody ve zbrojení a hostitelské rasy

Vzhledem k tomu, že případná parazitace hnízda pro hostitele znamená podstatnou ztrátu fitness, je na včasné rozpoznání přítomnosti parazitického vejce v hnízdě vyvíjen značný selekční tlak. Z tohoto důvodu jsou druhy a jedinci, kteří jsou schopni parazitaci zabránit, upřednostňováni přirozeným výběrem (Davies 2000). Za tímto účelem vzniklo na straně hostitelů značné množství adaptací, sloužících pro odhalení parazita a ten si naopak v reakci na ně vyvinul mnoho protiadaptací (Rothstein 1990). Tyto adaptace a protiadaptace používané parazitem (konkrétně kukačkou obecnou) a jejími hostiteli jsou často zmiňovanými příklady koevolučních procesů, které se označují jako tzv. závody ve zbrojení (*arms race*) (Davies & Brooke 1989, Stokke et al. 2005, Fossøy et al. 2011). Hostitelská obrana začíná již výběrem vhodného místa pro umístění hnízda, např. co nejdále od vyvýšených bodů, odkud kukačky rády stavbu sledují (Moskát & Honza 2000). Nejvíce studovaným obranným mechanismem ze strany hostitelů je rozpoznání parazitického vejce (Davies & Brooke 1988).

Jelikož je rozpoznání parazitického vejce často nejúčinnější obranou hostitelů proti parazitaci, vytvořilo se na ni ze strany parazita značné množství protiadaptací (Davies & Brooke 1988). Nejznámější z nich je přizpůsobení tvaru a barvy vajec vejším hostitele (Øien et al. 1995). Odvetným protiopatřením ze strany hostitele je snižování vnitrosnůškové variability ve zbarvení a tvaru vajec a zároveň zvyšování variability mezisnůškové, což slouží k jednoduššímu odhalení parazitického vejce (Øien et al. 1995). To vedlo u kukačky obecné až ke vzniku několika hostitelských ras (*gentes*), z nichž každá se specializuje na jiný hostitelský druh a snáší tzv. mimetická vejce (Chance 1940, Redondo 1993, Moksnes & Røskaft 1995, Davies & Brooke 1998). V České republice je známo 12 hostitelských ras, v Evropě 15-17 (Moksnes & Røskaft 1995, Honza et al. 2001).

Mechanismem vzniku a udržování hostitelských ras, a to i u sympatricky se vyskytujících hostitelů, se zabývá velké množství prací, které navrhly několik možných vysvětlení (Marchetti et al. 1998, Gibbs et al. 2000, Honza et al. 2002, Vogl et al. 2002, Skjelseth et al. 2004). První zmiňovanou možností je tzv. hypotéza preference hostitele (*host preference hypothesis*; Chance 1940). Ta popisuje, že dcery kukaček kladou stejný typ vajec, jako jejich matky a následně si vybírají k parazitaci ten druh hostitele, u kterého byly vychovávány. Toto chování by mohlo být způsobeno vtištěním hostitele

v raném věku (Chance 1940). V tomto případě by ale vzhledem ke skutečnosti, že samci při páření nerozlišují kukaččí hostitelské rasy a páří se s různými samicemi (Davies 2000, Skjelseth et al. 2004), došlo v každé další generaci ke smazání tohoto rozdílu. Možným řešením této situace je varianta, kdy pouze samičí geny ovlivňují typ vajec následující generace samic (Punnet 1933), což je u ptáků reálné díky způsobu jejich pohlavní determinace (samice mají pohlavní chromozomy WZ, samci ZZ). Kdyby byly geny pro barvu vejce lokalizovány na chromozomu W, pak by pouze samice určovala typ vajec své dcery. Samci se mohou volně rozmnožovat s jakýmikoliv samicemi hostitelských ras, což udržuje kukačku obecnou jako jeden druh (Davies 2000).

Dalším možným vysvětlením je preference míst, kde se kukačky vyklubaly. Teuschl et al. (1998) zjistili, že když kukačky mají možnost výběru, preferují typ habitatu, kde se vylíhly. To podpořilo hypotézu, že habitatový imprinting může být jedním z mechanismů, kterými si kukačky vybírají své hostitele. Teuschl et al. (1998) spojují dále všechny tři hypotézy do jediného několikafázového procesu a tvrdí, že se kukačky nejprve vrátí do oblasti, kde se vylíhly (hypotéza věrnosti místu vylíhnutí - *natal philopatry hypothesis*), tam si najdou prostředí svého vylíhnutí (*nest site choice*) a poté i hostitele (podle zpěvu, typu hnízda atd.) (Teuschl et al. 1998, Vogl et al. 2002).

1.3 Kukaččí mládě

Nevyřešenou otázkou ovšem zůstává, jestli mají hostitelské rasy nějaký vliv i na vzhled a akustické projevy kukaččích mláďat. Podobu svých vajec si samice hostitelů vtiskávají již během první snůšky, což jim umožňuje je později snáze rozpoznávat od mimetických kukaččích vajec (Rothstein 1974). Kdyby se to samé dělo i s mláďaty, mohlo by dojít k situaci, že by si hostitel parazitovaný již během svého prvního hnízdního období vtiskl podobu kukaččího mláděte, což by mělo za následek odmítání vlastních mláďat. Cena takového chybného imprintingu by byla značně vysoká, proto se u hostitelů kukačky imprinting na podobu mláďat neočekává, a stejně tak se nepředpokládá, že by měla kukaččí mláďata, která odstraňují ostatní mláďata v hnízdě, nějaké speciální mimikry (Lotem 1993), protože to jednoduše není potřeba. V souladu s tím Davies & Brooke (1988) zjistili, že hostitelé kukačky obecné jsou dokonce schopny akceptovat mládě i jiných druhů než jen kukačky. Například rákosník obecný přijal pěvuščí mládě, které se od jeho vlastních značně liší (Davies & Brooke 1989). Oproti tomu u parazitů, kteří vlastní mláďata hostitelů nevyhazují, mohou být

mlád'ata podobná svému hostitelskému druhu, jako je tomu např. u mlád'at vdovky rodu *Vidua*, jež se extrémně podobají mlád'atům hostitelských astrildů (Davies 2000).

1.4 Žadonění

Často diskutovaným tématem je otázka, jak donutí mládě kukačky obecné své hostitele, aby ji krmili, když jeho vzhled zřejmě nehraje roli (vyjma barvy vnitřní plochy zobáků, viz dále). Odpovědí by mohl být jeden ze základních typů komunikace mezi mlád'aty a krmícím rodičem - žadonění (Mundy 1973).

Žadonění je chování, které lze charakterizovat jako soubor vizuálních a akustických prvků u mlád'at ptáků, jehož smyslem je především upoutat pozornost rodičů a přinutit je k intenzivnějšímu krmení (Budden & Wright 2001). Do tohoto souboru patří zejména akustické projevy (*vocal begging*), natahování se po potravě s široce rozevřeným zobákem (*gaping*) (Kilner et al. 1999), mávání křídly či třesení tělem a jeho částmi (Grim 2007). Tyto projevy jsou nejintenzivnější při pobytu hostitele na hnízdě (vlastní pozorování, Šicha et al. 2007). Mládě kukačky se ovšem vokálně projevuje někdy i mimo tuto dobu, a to tzv. absenčním žadoněním (*host-absent begging*), jehož vliv na frekvenci krmení se zatím nepodařilo prokázat (Šicha et al. 2007). Vzhledem k tomu, že je žadonění energeticky značně náročné, může se považovat za tzv. poctivý signál o potřebě mlád'at (Godfray 1995, Kedar et al. 2000).

Již zmíněným důležitým stimulem je pro rodiče plocha otevřeného zobáku (*gape area*) žadonicích mlád'at (Kilner et al. 1999). Bylo dokázáno, že rodiče dokonce integrují informace jak z vizuálních tak vokálních komponent žadonicího chování, aby odhadli, kolik potravy mají mlád'atům přinést (Kilner et al. 1999). Protože má kukaččí mládě relativně malou plochu zobáku ve srovnání s celou snůškou mlád'at hostitele, musí kompenzovat svůj deficit vizuálních stimulů vyšší frekvencí žadonění (*calling rate* = počet slabik/čas) (Davies et al. 1998). Mlád'ata kukačky sice přijdou o konkurenci ostatních hostitelských mlád'at, když se zbaví nevlastních sourozenců, ale také potom musí odvést všechnu práci při stimulování hostitele sami. Proto se u mlád'at kukaček vyvinula tato podoba žadonění, pomocí které manipulují svého hostitele (Davies et al. 1998, Noble et al. 1999). Otázkou zůstává do jaké míry.

1.4.1 Mimikry v žadonění

Prizpůsobují mládřata žadonění druhu hostitele stejně jako kukaččí rasy barvu vajec? U některých druhů ptáků, kteří patří mezi hostitele kukaččích ras, jsou potvrzeny unikátní komunikační systémy mezi rodiči a potomky, což je základním předpokladem vzniku mimetických žadonicích hlasů kukaččích mládřat. Například mládřata lindušky luční (*Anthus pratensis*) jsou mnohem méně hlasitá než mládřata rákosníků, možná proto, že pozemní hnízda lindušek jsou dostupnější pro predátory (Davies 1992). Mládřata pěvušek modrých (*Prunella modularis*) naopak žadoní mnohem rychleji a intenzivněji než mládřata rákosníků (Briskie et al. 1994), což by mohlo být způsobenou nízkou příbuzností mezi sourozenci, kteří často pocházejí od dvou či více různých otců (Davies 1992). Tyto skutečnosti dávají kukačkám šanci manipulovat hostitele skrze přizpůsobení svého žadonění hostitelskému druhu, v jehož hnízdě se nacházejí (Davies 2000). Toto přizpůsobení žadonění bylo zjištěno i v řadě dalších studií a to u druhů: kukačka lesklá, (*Chrysococcyx caprius*; Reed 1968), kukačka dlouhoocasá (*Eudynamis taitensis*; McLean & Waas 1987), kukačka chocholátá (*Clamator glandarius*; Mundy 1973, Payne & Payne 1998, Redondo & Arias de Reyna 1988, Roldán et al. 2013), kukačka obecná (*Cuculus canorus*; Butchart et al. 2003, Madden & Davies 2006), kukačka nádherná (*Chrysococcyx lucidus*; Anderson et al. 2009) kukačka bronzová (*Chalcites basalis*; Langmore et al. 2003, Langmore 2008).

Jedna z prvních studií na toto téma byla provedena Mundy v roce 1973, který popsal mimezi v žadonění u jednoho mláděte kukačky chocholáté, jejíž hostitelem byla vrána černobílá (*Corvus albus*). Další studie zabývající se tímto druhem (Redondo & Arias de Reyna 1988, Roldán et al. 2013) potvrdily rozdíly v žadonění mládřat s různými hostiteli, i když Roldán et al. (2013) pouze v parametru rychlosti žadonění McLean & Waas (1987) provedli studii na dvou druzích novozélandských kukaček, kukačce dlouhoocasé a kukačce nádherné. U obou druhů objevili značnou podobnost mezi žadonicími hlasy hostitelských a kukaččích mládřat (především v maximálních frekvencích). Koevoluční vývoj žadonicích hlasů kukačky nádherné a jejího hostitele potvrdili ve své studii i Anderson et al. (2009), kdy srovnávali žadonicí hlasy pěvců Nového Zélandu s žadonicími hlasy této specializované kukačky a našel jasnou shodu u jejího jediného hostitele, druhu z čeledi střízlíkovcovitých, *Gerygone igata*.

Mládřata kukačky bronzové mají vrozený široký repertoár zvuků (King & West 1983), jenž postupně redukuje na několik hlasů, které u rodiče vyvolávají největší reakci. Hlasy, na které rodiče reagují nejméně, naopak mládřata vypouští. Výsledného

napodobení dosahují mláďata kukaček v různém věku a s různou přesností (Langmore et al. 2003). Schopnost napodobovat žadonicí hlasy svých hostitelů je u těchto kukaček značně rozvinutá (např.: King & West 1983, Payne & Payne 1998, Langmore et al. 2003, Langmore et al. 2008).

Řada studií se zabývala mimezí žadonění i kukačky obecné (Davies et al. 1998, Kilner & Davies 1999, Butchart et al. 2003, Madden & Davies 2006). Rozdíly v žadonění se převážně týkaly jednoho parametru, a to rychlosti žadonění (Davies et al. 1998, Kilner & Davies 1999, Butchart et al. 2003). Jen Madden & Davies (2006) zaznamenali odlišnosti v žadonění u kukaček vychovávaných pěvuškami modrými a rákosníky obecnými i v dalších parametrech, a sice v délce slabik, frekvenci v maximální amplitudě (*peak frequency*), maximální frekvenci a frekvenčním rozsahu. Otázkou zůstává, jakým způsobem tyto rozdíly v žadonění u mláďat kukaček vychovávaných různými hostiteli vznikají.

Prvním možným vysvětlením je fakt, že jsou žadonicí hlasy do značné míry geneticky fixované. Mohl by tak fungovat obdobný mechanismus, který byl navržen již u kukaččích hostitelských ras, tedy vazbou na W chromosom, který je předáván výhradně z matek na dcery (ZW). Ale i kdyby tento způsob skutečně vysvětlil barvu vajec, proč se mezi hostiteli liší i žadonicí hlasy kukaččích mláďat samčího pohlaví (ZZ) vysvětlit nedokáže (Punnett 1933). Alternativně by samice mohly kontrolovat chování svých potomků prostřednictvím exprese hostitelsky specifického faktoru ve vejci, který indikuje vývoj příslušného žadonicího hlasu. Tento faktor by mohl být genetický (kódován geny na W chromozomu) nebo pouze jako mateřský „efekt“ vyplývající z rozdílů ve zkušenostech mezi samicemi různých hostitelských kukaččích ras (Madden & Davies 2006). U ptáků mohou například samice ovlivnit intenzitu žadonění svého potomstva změnou množství testosteronu ve svých vejcích (Schwabl 1993).

Tento mechanismus by se pravděpodobněji mohl vyskytovat u parazitů, kteří vyhazují mláďata hostitelů z hnízda před vylíhnutím, protože potom nemají šanci naučit se imitovat hostitelovo potomstvo (Roldán et al. 2013). Tyto hostitelsky specifické adaptace mohou jednoduše vznikat u hnízdních parazitů, kteří jsou specializováni na jeden hostitelský druh (Payne 2005, Schuetz 2005), ale těžko si je lze představit u kukačky obecné, která parazituje na velkém množství hostitelských druhů s rozdílnými znaky.

Druhým možným vysvětlením je, že žadonicí hlasy byly zprvu plastické a rozdíl v hostitelských rasách se vyskytl prostřednictvím zkušenosti (Redondo & Arias de Reyna 1988). U některých kukaččích druhů jsou mláďata kukaček vychovávána spolu s mláďaty svých hostitelů a mohou žadonicí hlasy odposlouchat (Redondo & Arias de Reyna 1988). Kukačka obecná takovou možnost nemá, ale může se „učit“ skrze modifikaci žadonicího hlasu a následně se soustředit na ten, který nejvíce stimuluje poskytování potravy od hostitelů (McLean & Waas 1987, Davies et al. 1998, Payne & Payne 1998, Kilner et al. 1999, Butchart et al. 2003, Madden & Davies 2006, Langmore et al. 2008). Toto je adaptace založená na fenotypové plasticitě (West-Eberhard 2005).

Žadonicí chování vzniklé jakýmkoli z výše zmíněných způsobů může mít genetickou a environmentální složku. Proto je stanovení hranice těchto dvou vlivů na žadonicí hlasy nezbytné k lepšímu pochopení parazitické strategie (Roldán et al. 2013). Madden a Davies (2006) testovali obě výše zmíněné hypotézy na kukačce obecné, pomocí tzv. cross-fostering experimentů. Mláďata kukaček vychovaných u pěvušek modrých přemístili do hnízd rákosníků obecných a obráceně. Ukázalo se, že mláďata kukaček vychovávaná pěvuškou žadonila jako mláďata pěvušek a kukačky vychované rákosníky, žadonily jako mláďata rákosníků a vůbec nemělo na žadonění vliv, jakého byly kukačky původu. Tento závěr vyvrací první hypotézu, fixaci podoby žadonicích hlasů a její genetickou determinaci a naopak potvrzuje druhou zmíněnou možnost, že mláďata kukačky nejdříve vyzkouší různé žadonicí hlasy a pak podle zkušenosti určí, který při stimulaci hostitele funguje nejlépe (Madden & Davies 2006).

1.5 Embryonální učení

Nedávné studie objevily překvapivou skutečnost, že ptačí mláďata jsou schopna vnímat hlasové projevy své matky a dokonce se je i učít již během embryonálního vývoje (Colombelli-Négre et al. 2012, 2014, 2016; Dowling et al. 2016).

Samice modropláštíka nádherného (*Malurus cyaneus*) a modropláštíka rudohřbetého (*Malurus melanocephalus*) během studie produkovaly tzv. inkubační hlasy (*incubation call*) od 9. – 10. dne inkubace a pokračovaly ještě několik dní po vylíhnutí. Když pak začala mláďata žadonit o potravu, v jejich žadonicích hlasech se objevily specifické prvky, které byly zaznamenány i v inkubačních hlasech jejich matek. Bylo zjištěno, že díky této skutečnosti je samice schopna odlišit svá vlastní mláďata od mláďat kukačky bronzové, jejichž hostitelem je právě modropláštík

nádherný. Mládě parazita se totiž nedokáže tak přesvědčivě naučit žadoníci hlasy svých hostitelů, protože jeho zárodečný vývoj na hnízdě trvá podstatně kratší dobu. Mláďata kukačky v hostitelských hnízdech totiž upravují strukturu svých žadonicích hlasů do podoby inkubačních hlasů hostitele až během prvních dvou dnů po vylíhnutí (Langmore et al. 2008). Předpokládá se, že časový interval, ve kterém samice produkuje inkubační hlasy, byl vybrán schválně tak, aby mládě kukačky mělo málo času se je dostatečně naučit. Tato strategie by tak mohla být další ukázkou závodů ve zbrojení. Že mají inkubační hlasy vztah k parazitismu, podporuje i zjištění, že samice produkovala inkubační hlasy mnohem intenzivněji v době, kdy se ve studované lokalitě vyskytovalo více jedinců kukačky bronzové. V tomto období se také projevila větší podobnost ve struktuře žadonicích hlasů mezi samicí a potomky (Colombelli-Négrel et al. 2012, Kleindorfer et al. 2014).

Zbývalo zodpovědět, jestli se mláďata zvuky opravdu učí, nebo je dělají instinktivně. K tomu posloužily cross-fosteringové experimenty, které ukázaly, že žadoníci hlasy mláďat v sobě mají mnohem více prvků z inkubačních hlasů „adoptivní matky“ než matky biologické. Tento výsledek potvrdil hypotézu, že se mláďata své žadoníci hlasy učí již během embryonálního vývoje odposlechem z okolního prostředí (Colombelli-Négrel et al. 2012).

1.6 Ontogeneze žadonění

Při komunikaci mláďat s rodiči je žadonění nezbytné zejména proto, že odráží kondici mláďat a je signálem hladu. Rodiče na jeho základě mohou přizpůsobit množství přinášené potravy do hnízda (Kilner & Johnstone 1997; Budden & Wright 2001), jež se s růstem mláděte značně mění, stejně jako její charakter. S velikostí kukačky se mění i forma jejího žadonění (vlastní pozorování).

Studií zabývajících se ontogenezí žadonění je velice málo. Většina poznámek o ontogenezi žadonicích hlasů kukačky obecně se týká parametru rychlosti žadonění. Bylo zjištěno, že rychlost žadonění během zvyšujícího se věku mláďat rapidně roste (Davies et al. 1998, Kilner & Davies 1999, Butchart et al. 2003, Madden & Davies 2006). Na počátku vývoje (dvou až pěti denních mláďat) se v některých studiích vůbec nepodařilo vokální žadonění zaznamenat (Kilner & Davies 1999). Kilner a Davies (1999) tvrdí, že v tomto věku je vokální žadonění kompenzováno výrazným předváděním barevného vnitřku zobáku. Během 6. a 7. dne života kukačky se počet

slabik za určitý časový úsek vyrovná počtu slabik hostitelské snůšky se čtyřmi mlád'aty (v tomto konkrétním případě rákosníků obecných). Od osmého dne však již kukačky žadoní s vyšší rychlostí žadonění než celé hnízdo hostitelových mlád'at (Davies et al. 1998). Butchart et al. (2003) také potvrdili, že se se zvyšujícím věkem zvyšují hodnoty rychlosti žadonění v žadonicích hlasech kukačky obecné. Poukázal ovšem na skutečnost, že hodnota rychlosti žadonění může být ovlivněna mírou hladu pokusovaného zvířete. Dalším poznatkem z této studie je růst frekvence s věkem mláděte, který podle Butcharta et al. (2003) může být dán zvyšující se intenzitou hlasu. Tyto dva parametry jsou spolu úzce spjaty.

1.7 Shrnutí

Studií zabývajících se problematikou žadonění mlád'at kukačky obecné není mnoho a přinášejí rozporuplné výsledky. Často jsou tyto výsledky vyvozovány z malých experimentálních vzorků, které mohou značně zkreslit závěry výzkumu. Tato diplomová práce má jako hlavní cíl vnést více světla do problematiky modifikace žadonicích hlasů mlád'at kukačky obecné podle hostitele, u kterého jsou vychovávané, a zjistit, jestli se rozdíly v žadonění vyskytují i u dvou sympatricky se vyskytujících druhů hostitelů, rákosníka obecného a velkého, a případně stanovit jejich původ. Za tímto účelem by byly provedeny cross-fosteringové experimenty, které by měly objasnit, jestli jsou rozdíly ve vokálních projevech mlád'at kukaček vrozené nebo vznikají „učením“ skrz reakce hostitelů (např. množství poskytované potravy) na modifikaci žadonicích hlasů parazita.

Vedlejším cílem je odhalit případný vliv akustického prostředí na vývoj žadonění mláděte kukačky během embryonálního vývoje a zjistit, jestli nemůže být žadonění ovlivněno případnými „inkubačními hlasy“ vysílanými ze strany hostitelského druhu, které by následně parazit používal i během svého vlastního žadonicího volání.

Vzhledem k nedostatečnému množství literárních zdrojů na toto téma je do práce také zahrnut popis ontogeneze žadonění mlád'at kukačky obecné a to od vylíhnutí do opuštění hnízda. Tento popis by mohl v budoucnu sloužit k pochopení souvislostí mezi ontogenetickým vývojem mláděte a jeho žadonicích hlasů. Mohl by rovněž dopomoci k objasnění původu rozdílů v žadonicích hlasech objevených některými studiemi.

CÍLE:

- 1. Zjistit, jestli existují hostitelská specifika v žadonicích hlasech u kukaččích mládřat vychovávaných dvěma rozdílnými druhy hostitelů.**
 - porovnání žadonění mládřat kukačky obecné vychovávané rákosníkem obecným a rákosníkem velkým
- 2. Zjistit původ případných rozdílů v žadonicích hlasech**
 - crossfosteringové experimenty s mládřaty kukačky
- 3. Zjistit, zda jsou žadonicí hlasy ovlivňovány akustickým prostředím během embryonálního vývoje**
 - porovnání žadonění mládřat kukaček inkubovaných v inkubátoru a přirozeně na hnízdě
- 4. Popsat ontogenezi žadonicích hlasů kukačky obecné (*Cuculus canorus*)**
 - mládřata kukačky nahrávané ode dne vyklubání do vyvedení z hnízda

2 METODIKA

2.1 Studované druhy

Kukačka obecná (*Cuculus canorus*)

Kukačka obecná je jediným obligátním hnízdním parazitem a současně jediným druhem kukačky hnízdícím se na našem území (Hudec 1983). Jako hostitele kukačka využívá široce rozšířené insektivorní pěvce s otevřenými hnízdy, kteří jsou velmi často menší než ona sama (Davies 2000). Celkem bylo zdokumentováno přes 125 druhů kukaččích hostitelů (Øien et al. 1995, Moksnes & Røskaft 1995). Mezi nejčastěji využívané patří rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*), rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*), konipas bílý (*Motacilla alba*) nebo pěnice slavíková (*Sylvia borin*) (Hudec et al. 1983, Davies 2000). Kukačka obecná je jako druh ve volbě hostitele generalista, ovšem jednotlivé samice se specializují na jeden druhu hostitele; následkem toho se mohou jednotlivé populace kukaček v preferenci hostitelského druhu značně odlišovat (Soler et al. 2009). Díky tomu jsou zaznamenány geografické rozdíly ve spektru parazitovaných druhů v různých oblastech areálu výskytu kukačky obecné (viz také Moksnes & Røskaft, 1995). Na studijní lokalitě na jižní Moravě kukačky obecné parazitují především rákosníka obecného a rákosníka velkého. Z výsledků telemetrických studií bylo zjištěno, že oba tyto druhy hostitelů jsou na výzkumné lokalitě parazitováni každý svou vlastní hostitelskou rasou kukačky (Honza et al. 2002).

Kukačka vytváří krátkodobé až promiskuitní páry. Během šestitýdenní hnízdní periody snese samice až 25 vajec (obvykle ale méně), která snáší ob den ve velmi krátkém intervalu (méně než 10 s). Z hnízda vynáší a někdy následně požírá zpravidla jedno až dvě hostitelské vejce (Brooke & Davies 1988). V případě, že nedojde k rozpoznání a vyhození parazitického vejce, se po 11 – 12 dnech vyklube kukaččí mládě. Mládě kukačky se líhne dříve než mlád'ata hostitele, protože je pravděpodobně inkubováno již v těle samice (Birkhead et al. 2010). Malý parazit během prvního až třetího dne života vyhodí hostitelova vejce nebo mlád'ata (Jenner 1788, Honza et al. 2007) a veškerá péče hostitelů připadne jemu. Potravu vyžaduje mimořádně intenzivním žadonicím chováním zahrnujícím vysokou rychlost žadonění projevující se jako celé hnízdo hostitelských mlád'at (Davies et al. 1998). Protože žadonění slouží hostitelům

jako informace, kolik mají do hnízda přinést potravy, je kukaččí mládě díky svému intenzivnímu projevu krmeno stejnou rychlostí a stejným množstvím potravy jako hnízdo čtyř rákosníků obecných (Davies & Brooke 1989, Grim & Honza 1997). Následujících 18–21 dní je krmeno na hnízdě a po vylétnutí ještě až tři týdny dokrmována mimo něj (Davies 2000). Právě nezvykle dlouhá doba strávená mládětem kukačky na hnízdě je pro některé hostitelské páry signálem k opuštění takového hnízda (*discrimination without recognition*) (Grim et al. 2003).

Rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) a rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*)

Rákosník obecný a rákosník velký jsou blízce příbuzné druhy malých hmyzožravých pěvců, které jsou běžně využívány jako hostitelé kukačky obecné. Tyto hostitelské druhy si staví otevřená miskovitá hnízda dobře dostupná k parazitaci. Samice rákosníka velkého a obecného snáší tři až pět vajec, která jsou u obou druhů inkubována asi 12 dní. Hnízdní péče trvá 10 až 11 dní a poté jsou mláďata ještě nějakou dobu krmena rodiči mimo hnízdo (Šťastný et al. 2011). Oba druhy rákosníků hnízdí zpravidla jednou až dvakrát ročně, s tím, že v případě zničení nebo opuštění snůšky mají i několik náhradních hnízdních pokusů. V případě, kdy je jejich snůška parazitována a parazit není rozpoznán, stojí péče o něj hostitelský pár velké množství času a energie. Jen zřídkakdy se stává, že by takový pár stihl zahnízdit v dané sezóně ještě podruhé (Kilner & Davies 1999). Vzhledem k tomu, že hnízdní parazitismus tímto způsobem značně snižuje reprodukci obou druhů rákosníků (Øien et al. 1998), projevují vůči parazitovi značnou agresivitu (Čapek et al. 2010, Honza et al. 2010).

I přes to, že je rákosník obecný uváděn jako jeden z hlavních hostitelských druhů kukačky obecné v České republice (Hudec 1983, Leisler & Schulze-Hagen 2011), na soustavě Hodonínských rybníků v posledních letech preferuje kukačka hnízda rákosníka velkého (až 30–50 % parazitovaných hnízd, Jelínek et al. 2014) před rákosníkem obecným (7–20 % hnízd) (Šulc et al. 2016). Kukačky parazitující rákosníka velkého mají na této lokalitě vyšší úspěšnost než ty parazitující rákosníka obecného (Kleven et al. 1999). Kukaččí mláďata vychovaná rákosníkem velkým totiž rostou rychleji a mají vyšší hmotnost při vylétnutí z hnízda než ta vychovávaná rákosníkem obecným. Tímto způsobem dochází k vyšší produkci mladých kukaček v hnízdech rákosníka velkého, které pak v dospělosti parazitují stejný druh, u něhož byly vychovány (Honza et al. 2002).

2.2 Terénní práce

2.2.1 Studijní lokalita

Sběr dat probíhal v oblasti Mutěnických a Hodonínských rybníků (48°54' N, 17°3' E; 48°51' N, 17°4' E) nacházejících se v blízkosti města Hodonín v Jihomoravském kraji. Soustava se skládá z přibližně 40 různě velkých rybníků, sloužících k chovu ryb, hus a kachen. Břehy rybníků lemují různé husté porosty rákosu obecného (*Phragmites australis*) a méně častého orobince úzkolistého (*Typha angustifolia*), které mohou tvořit i souvislé pásy, jejichž šířka v některých místech dosahuje více než 30 metrů.

2.2.2 Sběr dat

Data k diplomové práci byla sbírána v letech 2010 až 2014, a to v období od poloviny května do konce července. Samotnému nahrávání předcházelo systematické procházení rákosinových a orobincových porostů a hledání hnízd rákosníků obecných a velkých. Nalezená hnízda byla označena, očíslována a byla jim vytvořena hnízdní karta, kam se zaznamenával stav hnízda a veškeré návštěvy spojené s monitoringem hnízdění a výzkumnou činností. Hnízda byla soustavně kontrolována především kvůli případné parazitaci kukačkou. Kukaččí vejce, která byla vybrána pro cross-fosteringové experimenty nebo pro výzkum vlivu akustického prostředí během embryogeneze, byla po naklazení sbírána a vložena do inkubátoru (Heka-Brut-Control). Zde byla inkubována za standardních podmínek při teplotě 37,4°C a vzdušné vlhkosti 67%. Den před vylíhnutím byla v inkubátoru vložena do umělohmotné misky a soustavně kontrolována. Již vyklubaná mláďata byla po zvážení, nahrání a nakrmení umístěna do hnízda podle účelu, ke kterému budou nahrávky jejich žadonění používány. Na hnízdech dále probíhal sběr morfometrických dat, kroužkování a další činnosti, které jsou součástí probíhajícího výzkumu. Tuto práci odváděl celý výzkumný tým. Mým hlavním úkolem bylo nahrávání hlasových projevů na hnízdech kukaček a rákosníků.

Nahrávané skupiny mláďat

Pro účel diplomové práce byly nahrávány následující čtyři skupiny mláďat:

1. Vlastní mláďata rákosníků velkých a obecných. Nahrávala jsem hnízda se čtyřmi až pěti mláďaty, což je průměrná velikost snůšky těchto druhů

(Davies & Brooke 1989, Grim & Honza 1997, Leisler & Schulze-Hagen 2011).

2. Mláďata kukaček vylíhlá z vajec přirozeně inkubovaných v hnízdech svých původních hostitelů - rákosníka velkého a obecného (tab. 2-1 a tab. 2-2, skupina 1. a 2.)
3. Mláďata kukaček, která byla ještě ve vejci sebraná svému původnímu hostiteli, inkubována v inkubátoru, první den po vylíhnutí nahrána a vrácena zpátky k původnímu hostiteli (tab. 2-1 a tab. 2-2, skupina 3. a 4.)
4. Mláďata kukaček, která prošla cross-fosteringovými experimenty (tab. 2-2, skupin 5 a 6). Vejce snesené k jednomu druhu hostitele je přeneseno k druhu jinému a obráceně.
 - a) Vejce snesené k rákosníku velkému inkubováno přirozeně na hnízdě a po vylíhnutí mládě přeneseno k rákosníku obecnému a vychováno tamtéž
 - b) Vejce snesené k rákosníku velkému inkubováno v inkubátoru a po vylíhnutí přeneseno k rákosníku obecnému a vychováno tamtéž

Původním záměrem bylo pomocí cross-fosteringových experimentů zjistit původ případných rozdílů v žadonicích hlasech kukaček vychovávaných dvěma druhy hostitelů. Po vyhodnocení dat z prvního roku nahrávání jsme žádné rozdíly v žadonění nezjistili, proto se další sezónu už v cross-fosteringových experimentech nepokračovalo. To je důvod proč nám chybí data pro skupinu mláďat, která byla ještě ve vejci snesena k rákosníku obecnému, inkubována v inkubátoru (nebo přirozeně na hnízdě) a po vylíhnutí přenesena k rákosníkovému velkému a vychovaná tamtéž.

Účel nahrávání

- a) *Nahrávky sloužící k zjištění vlivu inkubátoru a hostitele na žadonění mláďat kukačky obecné*

Mláďata kukaček byla nahrávána ve stejném věkovém rozmezí a to mezi 8. a 10. dnem života (den vylíhnutí = 1) z důvodu metodologické srovnatelnosti, konfrontace mezi sebou a výsledky jiných studií (Butchart et al. 2003, Madden & Davies 2006). Nahrávky byly použity k zjištění vlivu inkubátoru a vlivu hostitele na časové a frekvenční parametry žadonění mláďat kukaček.

tab. 2-1 - Počty nahrávek mládřat kukaček snesených a vychovaných u dvou různých druhů hostitelů rozdělené do jednotlivých skupin.

SKUPINA	SNESENO	INKUBOVÁNO	KRMENO	STÁŘÍ 8 - 10
1	R. obecný	PŘIROZENĚ (NAT)	R. obecný	5
2	R. velký	PŘIROZENĚ (NAT)	R. velký	19
3	R. obecný	INKUBÁTOR (INC)	R. obecný	8
4	R. velký	INKUBÁTOR (INC)	R. velký	7
5	R. velký	PŘIROZENĚ (NAT)	R. obecný	7
6	R. velký	PŘIROZENĚ (NAT)	R. obecný	7

Mládřata hostitelů rákosníka velkého ($n_{Rv}=12$) a rákosníka obecného ($n_{Ro}=12$) byly nahrávány v 8. – 10. dni stáří z důvodu srovnatelnosti s pořízenými nahrávkami kukaččích mládřat. Mládřata hostitelů byla nahrávána z důvodu zjištění, jestli existuje rozdíl v časových a frekvenčních parametrech žadonění (viz dále) mezi mládřaty těchto dvou hostitelských druhů, což je předpoklad samotné diplomové práce.

b) Nahrávky sloužící k popsání ontogeneze žadonění mládřat kukačky obecné

Pro studium vokální ontogeneze žadonění byla nahrávána pouze **mládřata kukaček**. Mládřata pocházela z vajec přirozeně inkubovaných na hnízdech a z vajec inkubovaných v inkubátoru. Žadonění bylo nahrávané ode dne vylíhnutí až do opuštění hnízda nebo uhynutí mláděte. Mládřata stará jeden až pět dní byla nahrávána mimo hnízdo. V hnízdě byly nahrazeny dvěma mládřaty z nejbližšího vhodného hnízda rákosníků obecných, nebo velkých podle původu kukačky. Kukačka byla umístěna do umělohmotného kelímku vystlaného vatou a soustavně zahřívána. Takto byla ponechána cca 30 minut, mírně nakrmena a ponechána dalších 30 minut. Poté znovu nakrmena a vrácena zpátky do hnízda. Během této hodiny byla stimulována k žadonění „pískáním“ a doteky pinzetou s potravou.

Technika nahrávání

K pořízení nahrávek bylo použito nahrávací zařízení Olympus LS-5, které vytvářelo soubory ve formátu wav. Dále byla využita videa natočena během let 2010 až 2012, která byla nahrávána digitálními kamerami JVC a Panasonic. Pomocí programu **1Click Audio Converter** byla tato videa konvertována do formátu wav. Nahrávací

zařízení nebo kamera bylo připevněno na stativ, a umístěno ve vzdálenosti přibližně 0,75 až 1 metr od hnízda a otočeno směrem k hnízdu. Výška byla zvolena tak, aby odpovídala výšce hnízda, pokud to bylo možné vzhledem k profilu terénu. Pro případ deště bylo opatřeno umělohmotnou krytkou polepenou zelenou látkou a listy rákosu. Na hnízdě se nahrávalo po dobu přibližně dvou hodin kdykoliv během dne v době od 7:00 do 20:00 hod. Všechna hnízda byla zvolena tak, aby se nacházela v dostatečné vzdálenosti od sebe, aby případné žadonění z jiného hnízda neovlivnilo analyzovaná data.

tab. 2-2 - Počty nahrávek mláďat kukaček obecných v jednotlivých věcích a skupinách (S – skupina, SN. – sneseno, INK. – inkubováno, VY. – vychováno, NAT – přirozeně na hnízdě, INC – v inkubátoru, VYCHOV. – vychováno) 1 – 22 je označení dnů stáří kukačky, z kterých nahrávka pochází.

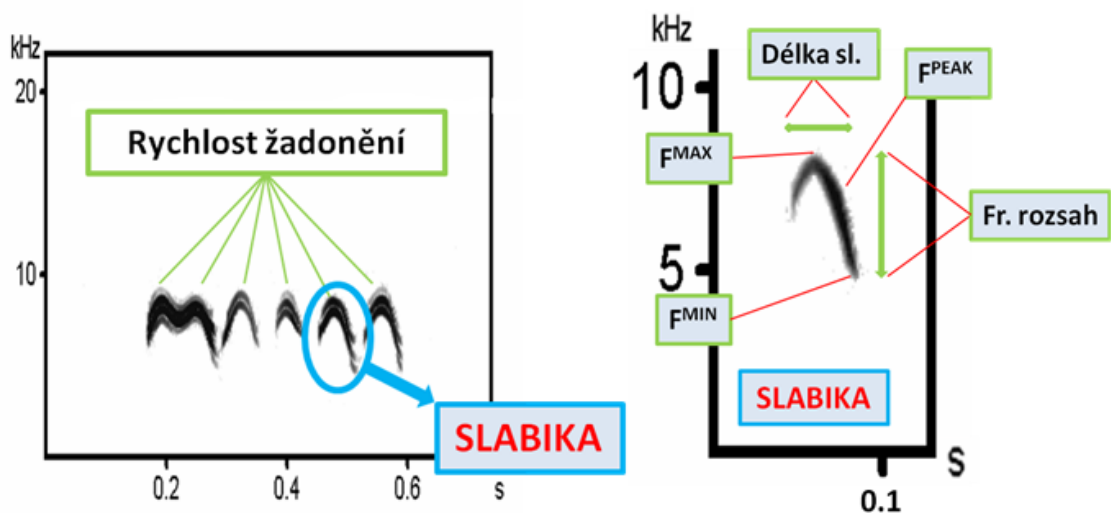
S	SN.	INK.	VY.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
1	Ro	NAT	Ro								1	2	2	1	1	2	1	1	2	2	1					
2	Rv	NAT	Rv		2	1	2	3	4	3	6	7	11	3	5	6	4	3	4	0	3	4	2	1	1	
3	Ro	INC	Ro	4	1		1	1	1	2	3	4	1	5	1	5	2	2	2	2	1	1				
4	Rv	INC	Rv	4	1	1	1	1	2	2	4	4	3	5	2	9	3	2	1	0	2	3				
5	Rv	NAT	Ro				2	1	3	1	5	4	2	2	1	5	2	2		1	3	1		1		
6	Rv	INC	Ro	4	4	2	1	1	1	2	1	6	2	2	1	2	7	5	1	2						
Celkem				12	8	4	7	7	11	10	20	27	21	18	11	30	19	15	10	7	10	9	2	2	1	

2.3 Zpracování dat

2.3.1 Akustická analýza

Zpracování nahrávek probíhalo v programu Avisoft SASLab Pro 5.1 v nastavení 16 bitu na vzorkovací frekvenci 44,1kHz (nastavení - transform 512, frame 100%, windows flattop, overlap 87,5%). V rámci analýzy bylo zvoleno 6 časových a frekvenčních parametrů, které byly analyzovány:

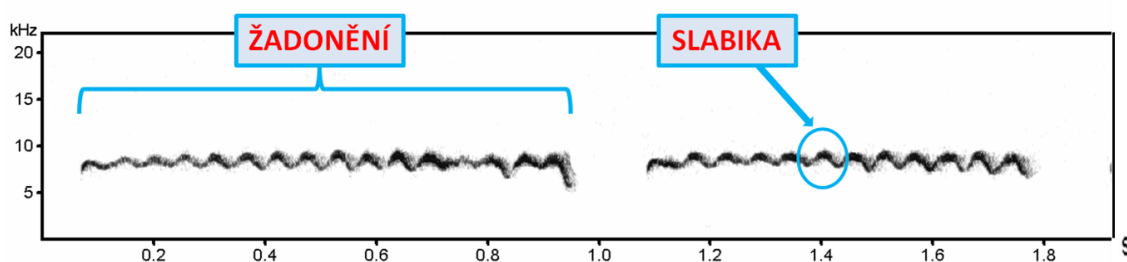
- Délka slabiky (syllable duration)
- Minimální frekvence (minimum frequency) = F^{MIN}
- Maximální frekvence (maximum frequency) = F^{MAX}
- Frekvence v maximální amplitudě (peak frequency) = F^{PEAK}
- Frekvenční rozsah (frequency bandwidth)
- Rychlost žadonění (calling rate) – stanovena jako počet slabik za 6s (podle Butchart et al. 2003)



obr. 2-1 - Spektrogramy žadonění kukačky obecné s popsány měřnými parametry (délka sl. = délka slabiky, F^{MIN} = minimální frekvence, F^{PEAK} = frekvence v maximální amplitudě, F^{MAX} = maximální frekvence, Fr. Rozsah = frekvenční rozsah).

Nahrávky kukaček

Z každé nahrávky jsem použila 10 žadonicích sekvencí. U každé z nich jsem vybrala prostředních pět žadonění, které nebyly rušeny žádným okolním šumem. Z každého žadonění jsem zvolila jednu slabiku (obr. 2-2), u které jsem pomocí automatického měření programu Avisoft změřila výše zmíněné časové a frekvenční charakteristiky. Dále jsem spočítala rychlost žadonění, tedy počet slabik za časový úsek, který byl stanoven na 6s z důvodu plánovaného srovnání s ostatními studii (např.: Butchart et al. 2003).

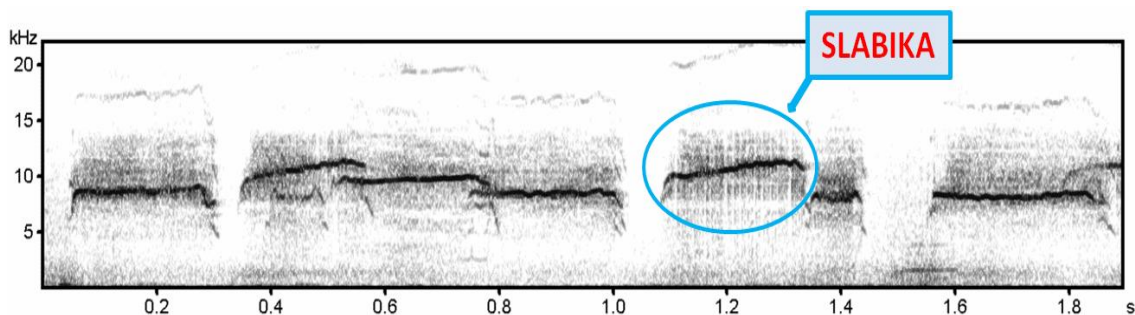


obr. 2-2 – Spektrogram žadonění mláděte kukačky obecné s vyznačenou slabikou a jedním žadoněním.

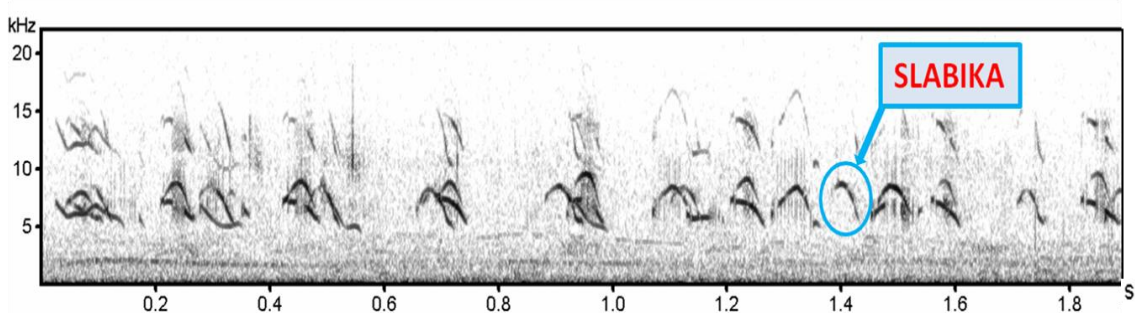
Nahrávky mlád'at hostitelů

Analýza nahrávek hostitelů byla metodologicky náročnější z důvodu většího počtu mlád'at ve snůšce. Z každé nahrávky jsem použila 10 žadonicích sekvencí. U každé z nich jsem vybrala pět slabik (obr. 2-3, obr. 2-4), které se nijak nepřekrývaly s ostatními slabikami ani nebyly jinak znehodnoceny. Rychlost žadonění nebyla u

mláďat rákosníků počítána, protože by jeho stanovení na hníždě s více mláďaty bylo značně obtížné a subjektivní.



obr. 2-3 – Žadonění mláďat rákosníka velkého s vyznačenou jednou slabikou.



obr. 2-4 – Žadonění mláďat rákosníka obecného s vyznačenou jednou slabikou.

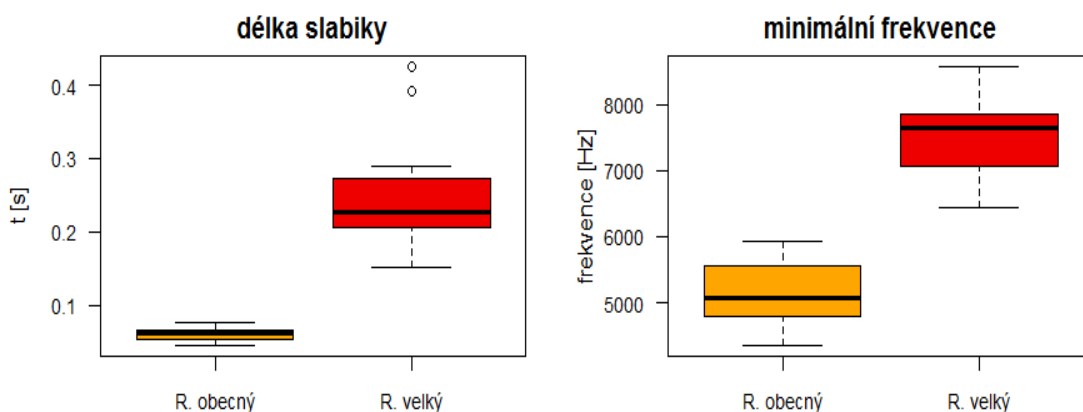
2.3.2 Statistická analýza

Do akustické analýzy byly celkově použity časové a frekvenční parametry 6814 slabik žadonění mláďat kukaček a rákosníků. Hodnoty jednotlivých parametrů byly zprůměrovány na nahrávku (na hnízdě). V programu R byla otestována normalita dat pomocí Shapiro-Wilk testu a následně jednotlivé skupiny porovnány dvouvýběrovým t-testem. K vizualizaci vztahů mezi veličinami byla použita metoda analýzy hlavních komponent (*Principal Component Analysis, PCA*) a to jak pro porovnání vlivu jednotlivých faktorů na měřené parametry slabik u mláďat rákosníků velkých a obecných, tak stejně tak pro mláďata kukaček.

3 VÝSLEDKY

3.1 Vokální projevy mláďat rákosníka velkého a obecného spojené se žadoněním

Vokální charakteristiky žadonění mláďat dvou druhů hostitelů, rákosníka obecného a rákosníka velkého, se statisticky významně lišily v délce slabiky ($t = -7,86$; $df = 11$; $p < 0,001$; obr. 3-1), frekvenci v maximální amplitudě ($t = 8,19$; $df = 21$; $p < 0,001$; příloha 1), maximální frekvenci ($t = -8,57$; $df = 17$; $p < 0,001$; příloha 1) a minimální frekvenci ($t = -8,19$; $df = 21$; $p < 0,001$; obr. 3-1). Naopak u frekvenčního rozsahu rozdíl mezi skupinami zaznamenán nebyl ($t = -0,09$; $df = 17$; $p = 0,93$; obr. příloha 1). Bylo použito 12 nahrávek mláďat rákosníka velkého a 12 nahrávek mláďat rákosníka obecného.



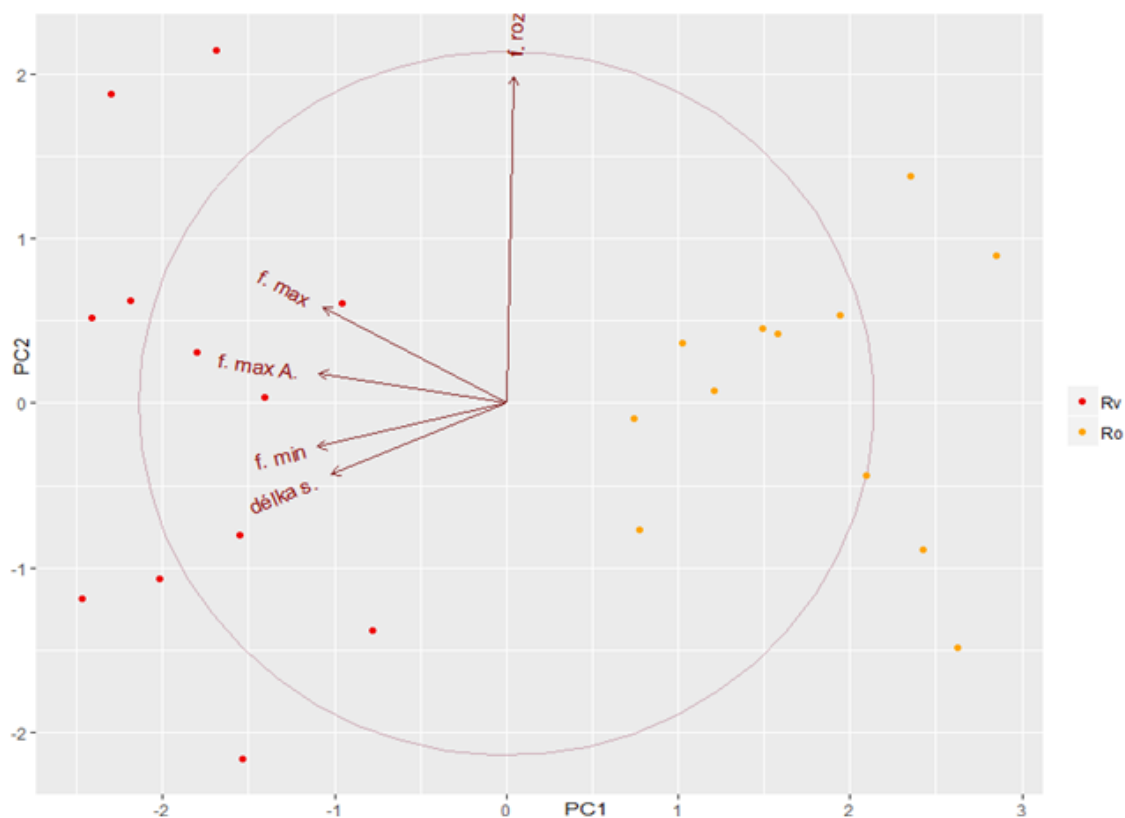
obr. 3-1 - Boxploty srovnání délky slabiky a minimální frekvence žadonění u mláďat rákosníků velkých a obecných.

Analýza hlavních komponent

Měřené parametry rozložila analýza hlavních komponent (PCA, obr. 3-2) následovně: první osa (PC1), která vysvětluje 72,5 % celkové variability (eigenvalue = 7,25), shrnuje vliv většiny parametrů s výjimkou frekvenčního rozsahu. Tato proměnná se vztahuje k druhé ose (PC2), vysvětlující 22,9% variability (eigenvalue = 2,29).

Je zřejmé, že hlavními parametry určující rozdíly v žadonění hostitelských mláďat jsou popořadě frekvence v maximální amplitudě, minimální frekvence, délka slabiky a maximální frekvence. Tyto proměnné jasně rozdělují data na dvě skupiny

podle příslušnosti k druhu. Parametr frekvenční rozsah naopak nemá na rozdělení žádný vliv, což se shoduje s výše uvedenými výsledky.



obr. 3-2 - PCA porovnávající časové a frekvenční charakteristiky žadonění u mlád'at rákosníků velkých (Rv) a rákosníků obecných (Ro) délka s. – délka slabiky, f. min – minimální frekvence, f. max – maximální frekvence, f. max. A. – frekvence v maximální amplitudě, f. roz – frekvenční rozsah).

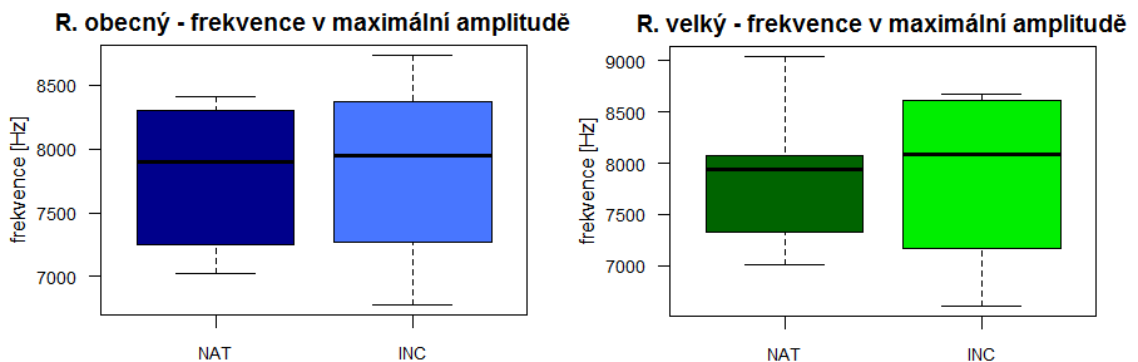
3.2 Vokální projevy mlád'at kukačky obecné

3.2.1 Vliv akustického prostředí během embryogeneze

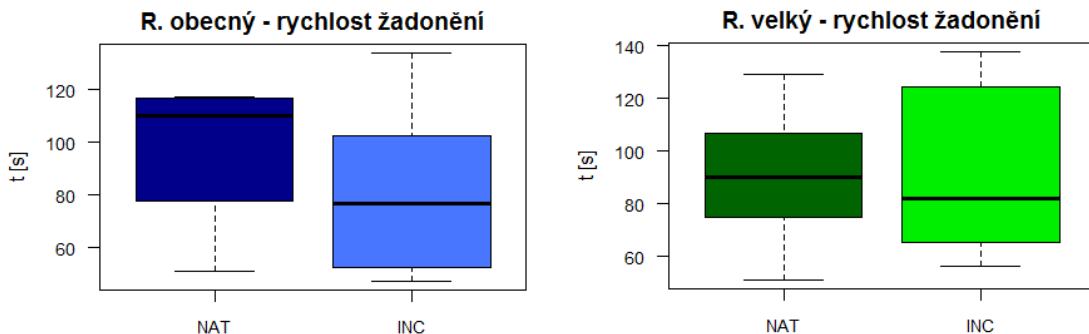
Vokální charakteristiky žadonění mlád'at kukaček vychovávaných v inkubátoru nebo přirozeně na hnízdě u dvou různých druhů hostitelů se statisticky nelišily ani v jednom z měřených parametrů: délka slabiky (příloha 2), min. frekvence (příloha 4), max. frekvence (příloha 4), frekvence v max. amplitudě (obr. 3-3), frekvenční rozsah (příloha 3), rychlost žadonění (obr. 3-4). Bylo použito 13 mlád'at kukaček vychovávaných rákosníkem obecným ($n_{\text{NAT}} = 5$, $n_{\text{INC}} = 8$) a 26 vychovávaných rákosníkem velkým ($n_{\text{NAT}} = 19$, $n_{\text{INC}} = 7$). Hodnoty t-testu, stupňů volnosti a p-hodnoty uvedeny pro lepší přehlednost uvedeny v tabulce tab. 3-1.

tab. 3-1 - Výsledky statistického srovnání jednotlivých parametrů vokálních žadonicích projevů mláďat kukačky vychované rákosníkem obecným a rákosníkem velkým, inkubované v inkubátoru nebo přirozeně na hnízdě.

PARAMETRY	HOSTITEL	Rákosník velký	Rákosník obecný
DÉLKA SLABIKY	t - test	0,23	-0,61
	df	13	7
	p - hod.	0,82	0,56
MINIMÁLNÍ FREKVENCE	t - test	0,33	0,94
	df	6	8
	p - hod.	0,75	0,37
MAXIMÁLNÍ FREKVENCE	t - test	-0,80	-1,25
	df	19	11
	p - hod.	0,43	0,24
FREKVENCE V MAX. AMPLITUDĚ	t - test	-0,12	-0,16
	df	6	10
	p - hod.	0,91	0,87
FREKVENČNÍ ROZSAH	t - test	-0,78	-1,8
	df	8	10
	p - hod.	0,46	0,10
RYCHLOST ŽADONĚNÍ	t - test	-0,19	0,79
	df	9	7
	p - hod.	0,85	0,46



obr. 3-3 - Boxploty porovnávající frekvenci v maximální amplitudě kukaček dvou druhů hostitelů inkubovaných v inkubátoru (INC) a přirozeně na hnízdě (NAT).

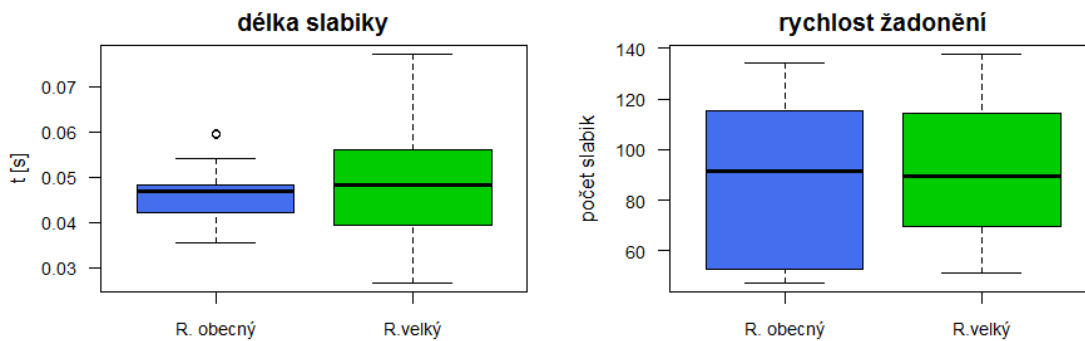


obr. 3-4 - Boxploty porovnávající rychlost žadonění kukaček dvou druhů hostitelů inkubovaných v inkubátoru (INC) a přirozeně na hnízdě (NAT).

3.2.2 Vliv hostitele

Vokální charakteristiky žadonění mláďat kukaček vychovávaných dvěma druhy hostitelů se statisticky nelišily v délce slabiky ($t = -0,41$; $df = 35$; $p = 0,69$; obr. 3-5), frekvenci v maximální amplitudě ($t = -0,12$; $df = 22$; $p = 0,91$; příloha 7), maximální frekvenci ($t = -0,10$; $df = 28$; $p = 0,92$; příloha 6), minimální frekvenci ($t = -0,80$; $df = 17$; $p = 0,43$; příloha 6), frekvenčním rozsahu ($t = 0,77$; $df = 20$; $p = 0,45$; příloha 7) ani v rychlosti žadonění ($t = -0,41$; $df = 17$; $p = 0,68$; obr. 3-5).

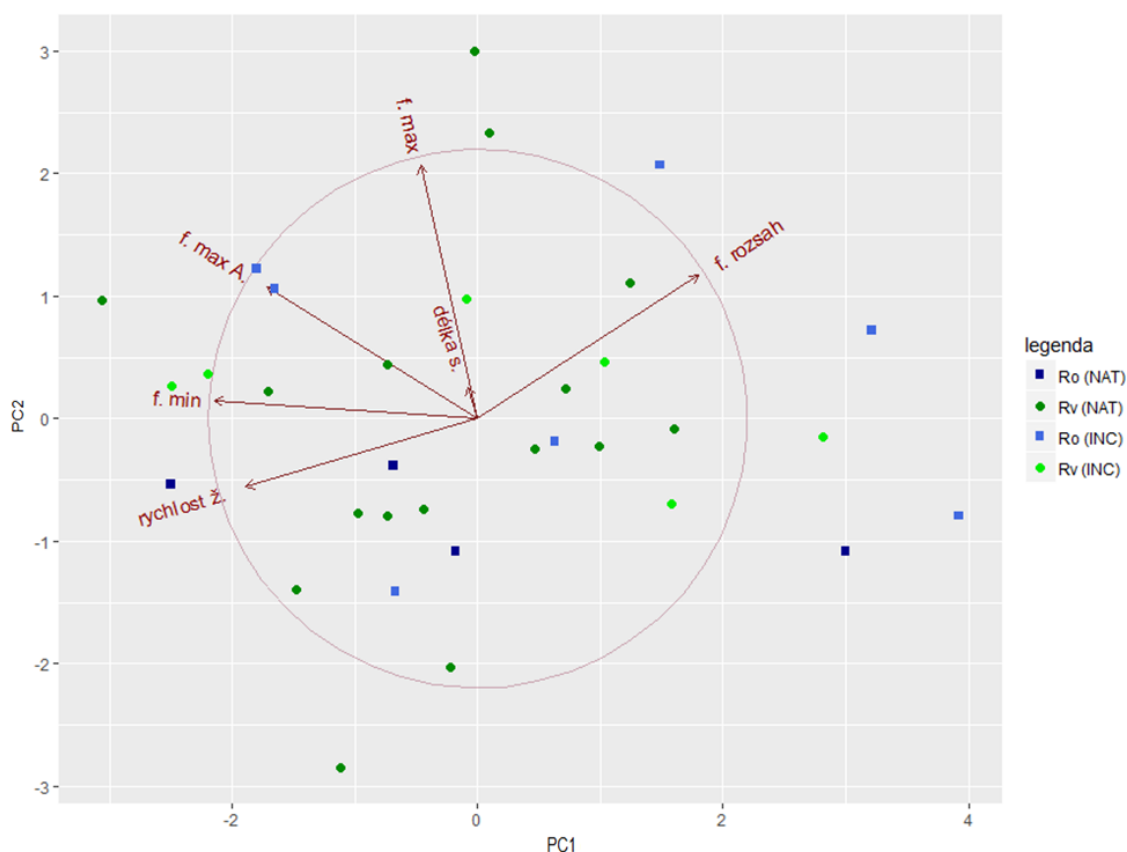
Vzhledem k neprůkaznému vlivu vokálního prostředí během embryogeneze jsem mohla sloučit skupiny mláďat inkubovaných v inkubátoru a přirozeně na hnízdech (hostitel rákosník obecný $n_{R0} = 13$, hostitel rákosník velký $n_{RV} = 26$; pro měření parametru rychlost žadonění nebylo možné použít všechny nahrávky, proto bylo použito $n_{R0} = 11$, $n_{RV} = 23$).



obr. 3-5 - Boxploty porovnávající parametry žadonících hlasů kukaček obecných vychovávaných u rákosníků velkých a rákosníků obecných v parametrech délka slabiky a rychlosti žadonění.

Analýza hlavních komponent

Měřené parametry rozložila analýza hlavních komponent (PCA, obr. 3-6) následovně: první osa (PC1), která vysvětluje 50,5 % celkové variability (eigenvalue = 5,05), shrnuje vliv minimální frekvence a rychlost žadonění. K druhé ose (PC2), vysvětlující 24,8% variability (eigenvalue = 2,48), se vztahují proměnné: maximální frekvence a délka slabiky, které spolu úzce korelují. Z rozložení bodů v grafu je zřejmé, že se žadonění mláďat kukačky obecné neliší podle hostitele, u kterého je kukačka vychovávána, ani podle způsobu inkubace, což potvrzuje předchozí výsledky t-testů.



obr. 3-6 - PCA zobrazující vliv časových a frekvenčních parametrů (délka s. – délka slabiky, f.max A. – frekvence maximální amplitudy, f. min. – frekvence minimální, f. max. – frekvence maximální, f. rozsah - frekvenční rozsah, rychlost ž. – rychlost žadonění) na rozložení naměřených hodnot žadonění kukaček (Ro – kukačky vychovávané rákosníkem obecným, Rv – kukačky vychované rákosníkem velkým; INC – inkubace v inkubátoru, NAT – inkubace přirozeně na hnízdě).

3.3 Ontogeneze žadonění mláďat kukačky obecné

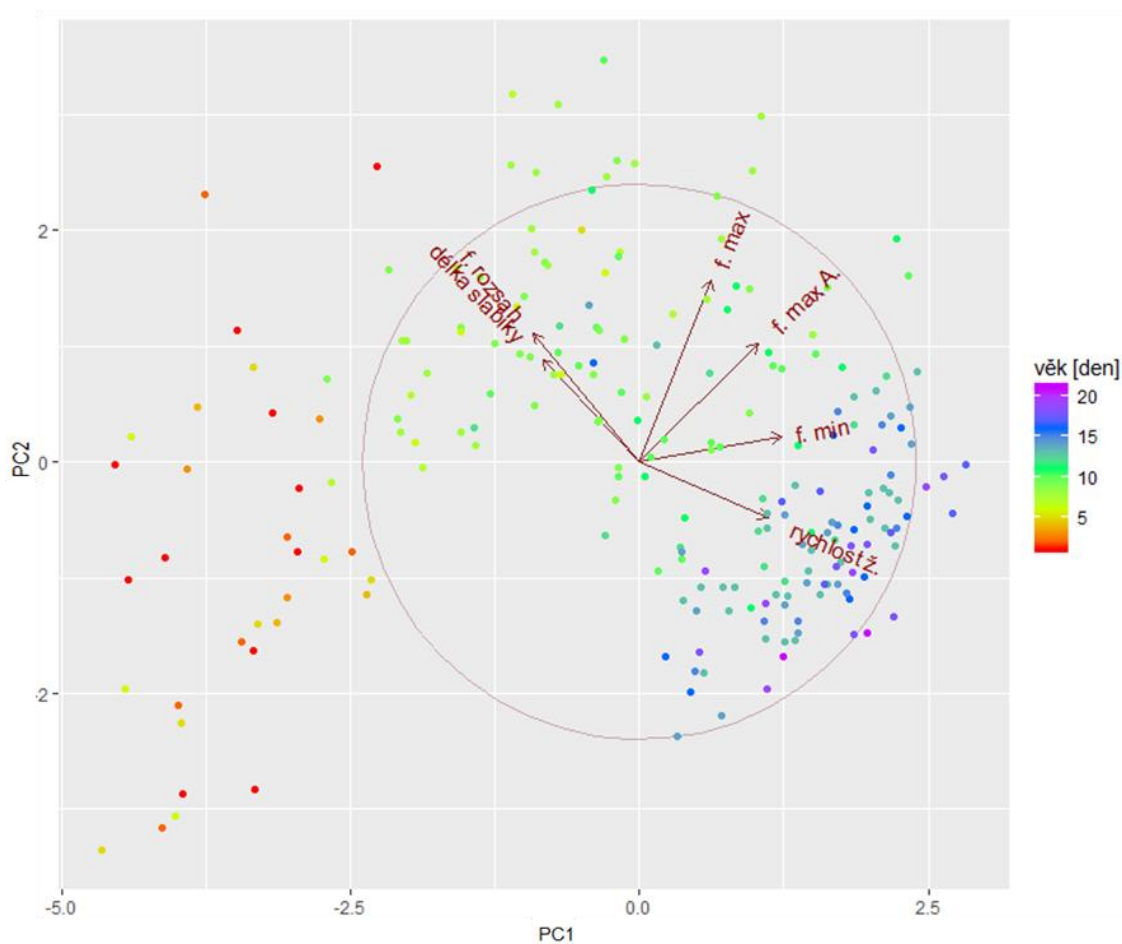
Ontogeneze žadonění byla analyzována z 278 nahrávek 97 kukaček pořízených během 1. – 22. dne jejich života (tab. 2-2). Vzhledem k vyloučení vlivu akustického prostředí během embryogeneze a druhu hostitele na strukturu žadonění mohly být tyto parametry zanedbány, a což mi umožnilo použít všechny nahrávky do společných grafů znázorňujících průběh ontogeneze žadonění. Nahrávky některých kukaček byly užity několikrát v různých věcích. Jsem si vědoma, že opakovaná měření týchž jedinců nejsou statisticky nezávislá.

Analýza hlavních komponent

Do této analýzy hlavních komponent byly použity všechny dostupné nahrávky od 1. do 22. dne věku kukaček. První osa (PC1) vysvětlovala 59,8% variability

(eigenvalue = 5,98). S touto osou nejvíce korelovala: rychlost žadonění a minimální frekvence. Druhá osa (PC2) vysvětlovala 28,3% variability (eigenvalue = 28,3). S touto osou korelovala nejvíce maximální frekvence. Vlivem měřených parametrů se jednotlivé nahrávky rozdělily do skupin podle věku, v kterém byly pořízeny.

Z grafu jasně vyplývá, že nejvýrazněji se během ontogeneze mění minimální frekvence a rychlost žadonění, které s přibývajícím věkem stoupají. Naopak nejméně výrazný vliv věku jsem zaznamenala na vývoj frekvence v maximální amplitudě. S rychlostí žadonění negativně koreluje frekvenční rozsah a délka slabiky, které naopak s rostoucím věkem klesají. Vzhledem k tomu, že se tyto parametry v grafu téměř překrývají, budou spolu úzce souviset. Díky tomu je možné předpokládat, že s rostoucí délkou slabiky roste i frekvenční rozsah a naopak klesá rychlost žadonění. Z rozložení hodnot v grafu je rovněž patrná s rostoucím věkem se snižující se variabilita.



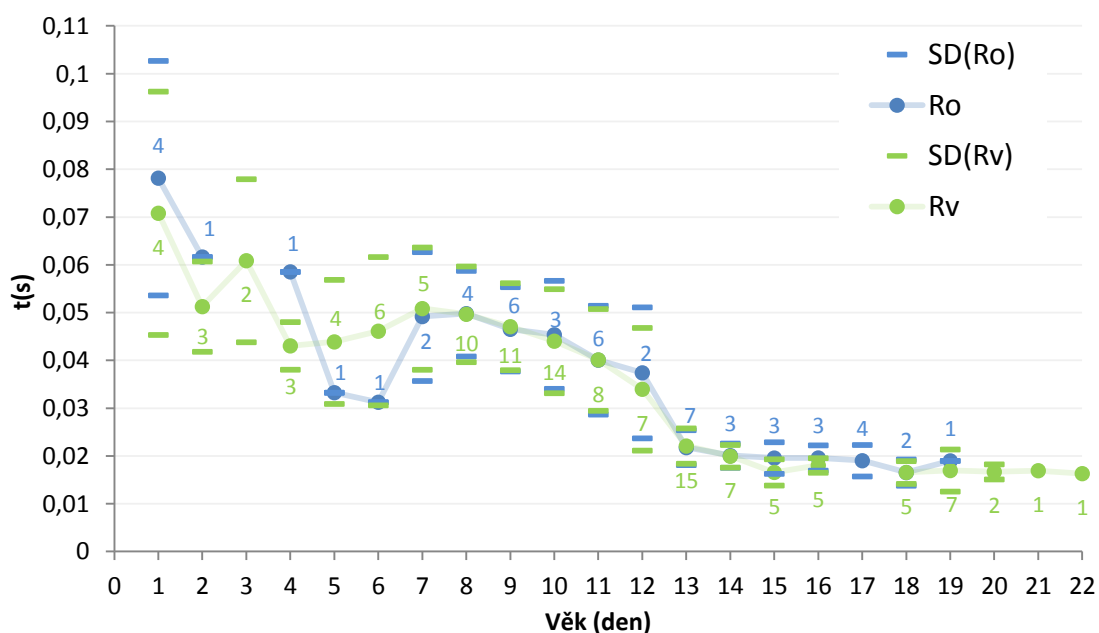
obr. 3-7 – PCA zobrazující vývoj žadonění mláďat kukaček obecných (1. až 22. den).

3.3.1 Vývoj jednotlivých časových a frekvenčních parametrů

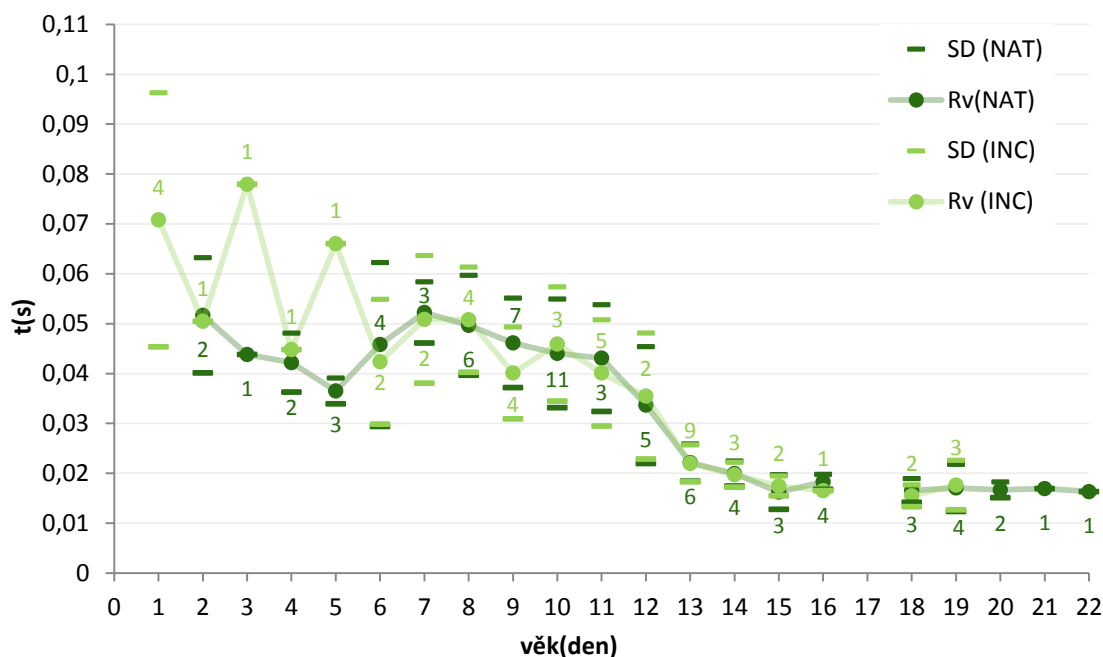
DÉLKA SLABIKY

Délka slabiky se s věkem znatelně zkracuje (příloha 8). Hlavní pokles probíhá mezi 1. a 6. dnem a dále mezi 10. a 13. dnem věku. Během následujících dnů se délka slabiky zkracuje již pouze nevýrazně. Je jasně patrná i s věkem se snižující variabilita v délce slabiky mezi jednotlivými hnízdy, jejíž míra se od 13. dne téměř nemění.

Z následujících dvou grafů je zřejmé, že zde není jasný vliv hostitelského druhu (obr. 3-8) ani akustického prostředí během inkubace (obr. 3-9) na vývoj délky slabiky žadonění. Vliv inkubátoru by mohl být očekáván spíše v nízkém věku (testy v předchozích výsledcích se týkaly pouze starších kukaček). Nepatrný rozdíl mezi skupinami sice ze začátku vývoje znatelný je, což ale může být dáno pouze vlivem malého počtu nahrávek mláďat kukaček u rákosníka obecného.



obr. 3-8 - Změna délky slabiky během ontogeneze u mláďat kukaček vychovávaných rákosníkem velkým (Rv) nebo rákosníkem obecným (Ro), (SD – směrodatná odchylka).



obr. 3-9 - Změna délky slabiky během ontogeneze u mláďat kukaček vychovávaných rákosníkem velkým (Rv) inkubovaných přirozeně (NAT) nebo v inkubátoru (INC), (SD značí směrodatnou odchylku).

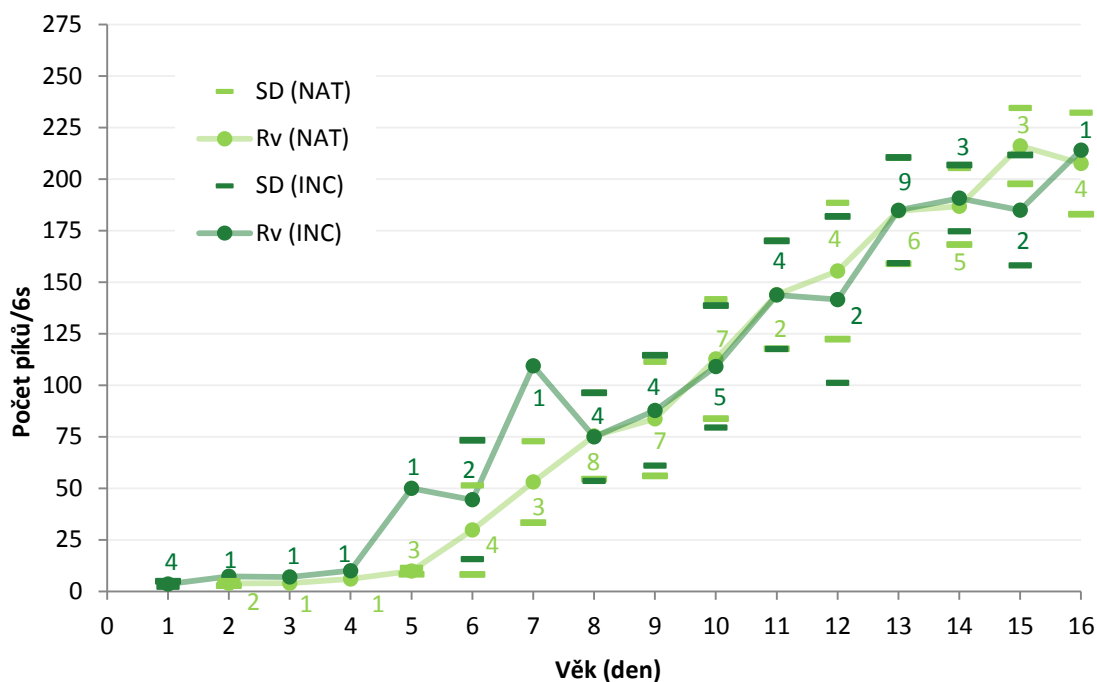
FREKVENČNÍ ROZSAH

Vývoj frekvenčního rozsahu (příloha 12) logicky souvisí s vývojem min. a max. frekvence. Během 1. až 4. dne se frekvenční rozsah stejně jako ostatní frekvenční parametry nijak výrazně nemění. Od 4. dne dochází k mírnému rozšiřování frekvenčního rozsahu, které končí v 8. dni. Od této doby se začíná frekvenční šířka slabiky znatelně zužovat, a tedy dochází k poklesu hodnot tohoto parametru, který se zastavuje během 13. dne. Následně se hodnoty ustálí a už se nijak výrazně nemění.

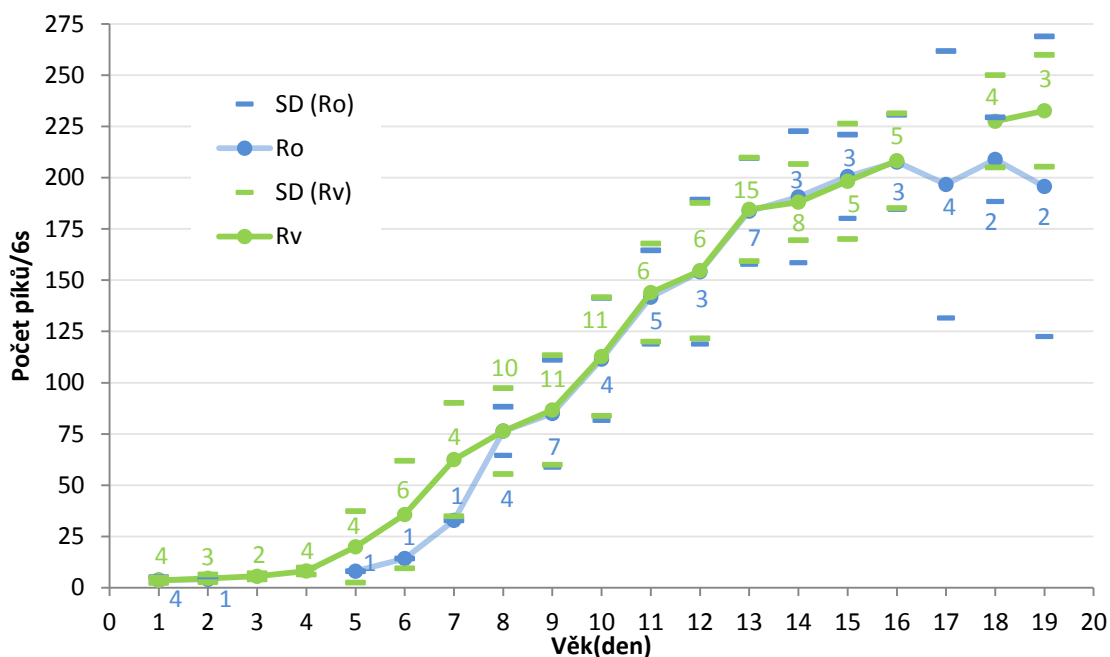
RYCHLOST ŽADONĚNÍ

Rychlost žadonění s věkem kontinuálně stoupá (příloha 13). Mezi 9. a 13. dnem lze zaznamenat mírné zrychlení žadonění.

Nepozorovala jsem žádné výrazné rozdíly vývoje rychlosti žadonění u mláďat kukaček vychovávaných různými hostiteli (obr. 3-11) nebo nacházejících se v různém akustickém prostředí během embryogeneze (obr. 3-10). Nepatrné rozdíly v průběhu vývoje byly zaznamenány pouze mezi 5. a 7. dnem. Ty ovšem mohou být také dány malým vzorkem použitým v těchto věcích. Během dalších dnů jsou průběhy této závislosti prakticky totožné.



obr. 3-10 - Závislost rychlosti žadonění na věku kukačky u rákosníka velkého inkubované přirozeně (NAT) a inkubované v inkubátoru (INC), (SD značí směrodatnou odchylku).

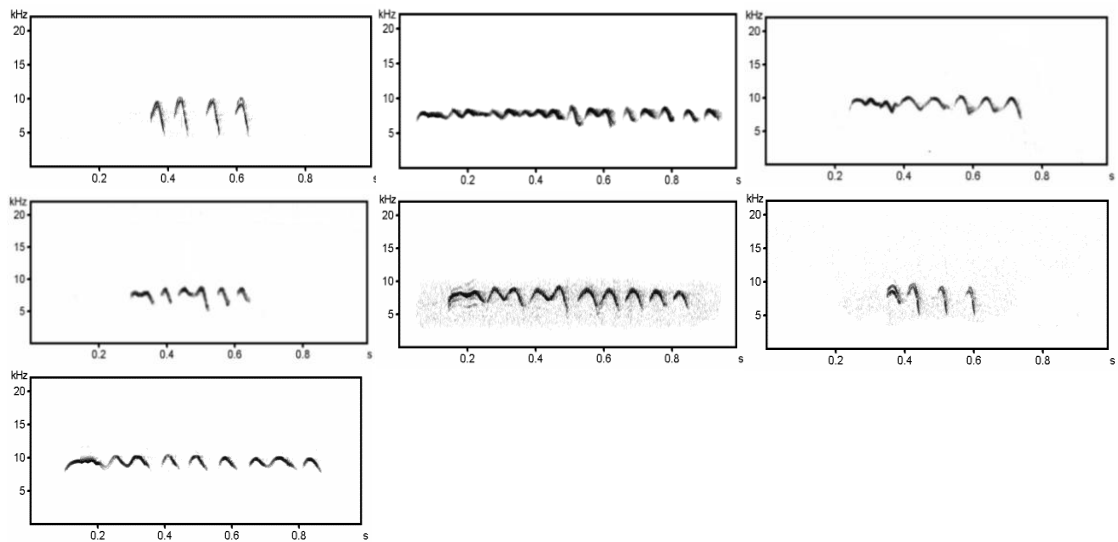


obr. 3-11 – Závislost rychlosti žadonění na věku kukačky u rákosníka velkého (Rv) a u rákosníka obecného (Ro), (SD značí směrodatnou odchylku).

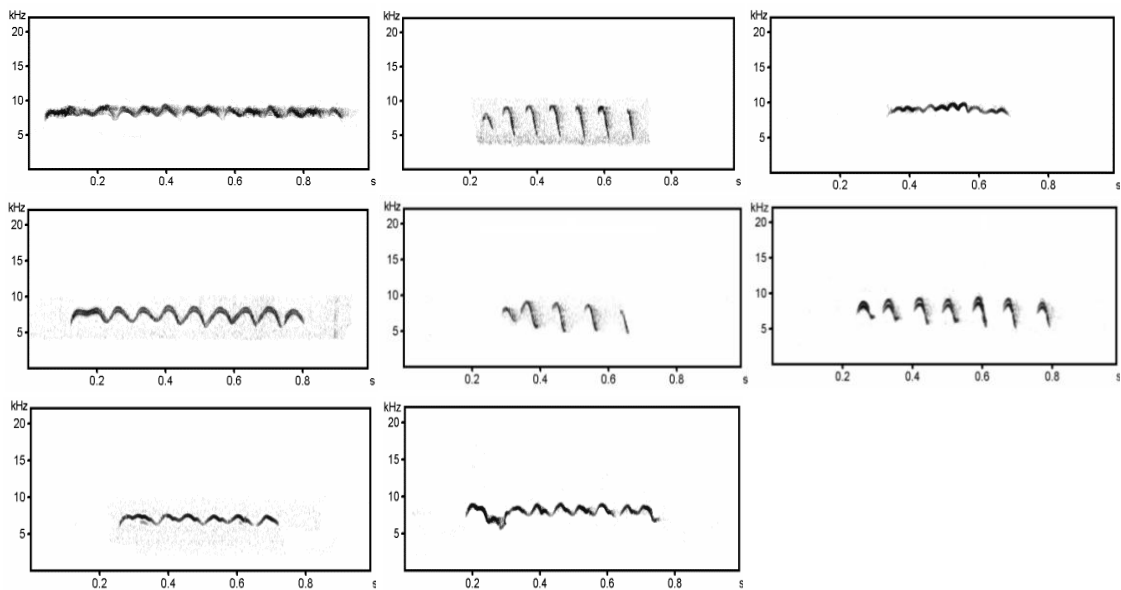
MIN., MAX. FREKVENCE A FREKVENCE V MAX. AMPLITUDE

Vývoj těchto frekvenčních charakteristik s věkem je až na mírné rozdíly prakticky totožný (příloha 9 až 11). Během 1. až 4. dne se frekvence výrazným způsobem ani v jednom parametru nemění. Od 4. dne začíná zřetelně stoupat. Tento

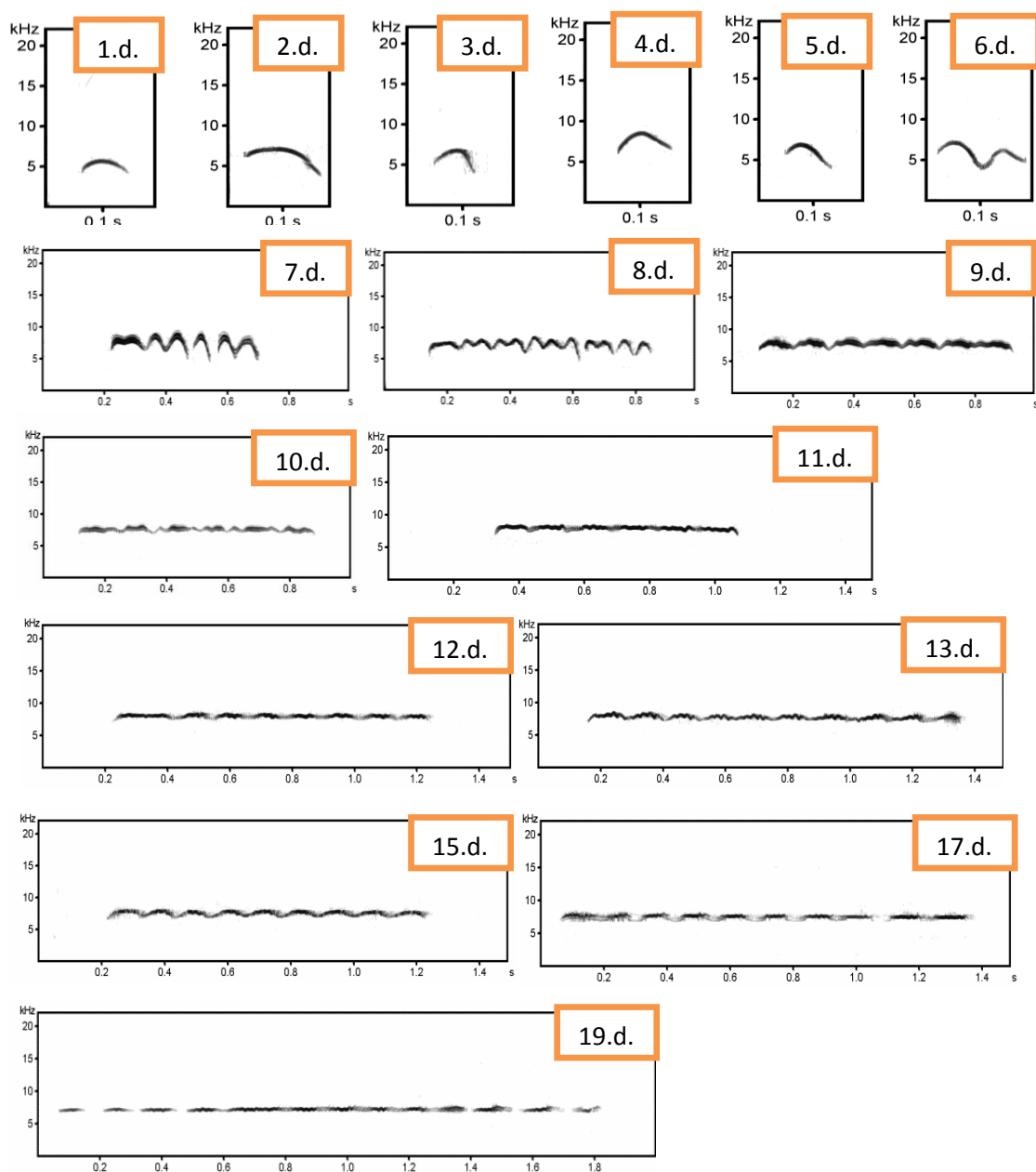
vzestup končí mezi 8. (max. frekvence) až 11. den (min. frekvence, frekvence v max. amplitudě). Od této doby dochází k ustálení hodnot až do 17. dne, kdy je pozorován mírný frekvence. Během prvních dní je patrná s věkem se snižující variabilita ve všech měřených frekvenčních charakteristikách.



obr. 3-12- Spektrogramy 8 - 9 denních kukaček vychovávaných rákosníkem obecným.



obr. 3-13- Spektrogramy 8 - 9 denních kukaček vychovávaných rákosníkem velkým.



Obr. 3-14 - Spektrogramy zobrazující vývoj žadonění u jednoho mláděte kukačky obecné.

4 DISKUZE

4.1 Vliv akustického prostředí na žadonění mlád'at kukačky během embryogeneze

Abych otestovala potenciální vliv akustického prostředí na vývoj žadonění mlád'at kukaček během embryogeneze, porovnávala jsem čtyři skupiny: mlád'ata kukaček pocházející z vajec snesených k rákosníku velkému a obecnému inkubovaných v inkubátoru nebo přirozeně inkubovaných v hnízdech výše zmíněných druhů hostitelů. Embrya ve vejcích uměle zahříváných v inkubátoru byla izolována od přirozeného akustického prostředí a bylo jim tak znemožněno odposlouchávat hlasy hostitelů. Při analýze akustických parametrů těchto dvou skupin mlád'at jsem žádné rozdíly v žadonění neobjevila. Vývoj rychlosti žadonění (obr. 3-10) ani délky slabiky (obr. 3-9) s věkem u přirozeně inkubovaných mlád'at a mlád'at z inkubátoru se výrazně mezi těmito skupinami neliší, snad maximálně během prvních několika dní, ale tyto rozdíly mohou být dány velmi malým množstvím nahrávek v jedné skupině.

Nedostatkem této části diplomové práce by mohl být věk mlád'at, ve kterém byl případný vliv rozdílného akustického prostředí během inkubace testován (tedy mezi 8. až 10. dnem). Původní záměr byl použít nahrávky mlád'at hned z prvních několika dnů jejich života, jako tomu bylo ve studiích na jiných druzích, které vliv akustického prostředí během embryogeneze potvrdily (Colombelli-Négrel et al. 2012, 2014, 2016; Dowling et al. 2016). Jenže mlád'ata kukaček několik dní po vylíhnutí žadonila pouze ve výjimečných případech, a proto nebylo možné získat dostatečné množství dat u mlád'at tohoto stáří. V pokročilejším věku, v kterém byla mlád'ata nahrávána, mohlo již dojít k setření rozdílů mezi mlád'aty inkubovanými v inkubátoru a přirozeně na hnízdech, a to díky změně jejich žadonicích hlasů učením. Například u mlád'at kukačky bronzové dochází k upravení struktury žadonění během prvních dvou až tří dní po vylíhnutí (Langmore et al. 2008). Už v tomto věku byli autoři studie schopni detekovat rozdíly mezi mlád'aty vychovávanými dvěma různými hostitelskými druhy a bylo potvrzeno, že rozdíly jsou dány učením, nikoliv geneticky (Langmore et al. 2008). V případě opakování tohoto experimentu by bylo potřeba tento problém ošetřit a získat nahrávky mlád'at především právě během prvních dní po vylíhnutí. V tomto období by se případné rozdíly v žadonění dané vlivem akustického prostředí během embryogeneze mohly ještě projevit.

4.2 Vliv druhu hostitele na žadonění mlád'at kukačky obecné

Abych mohla srovnat žadonění kukaček vychovaných dvěma druhy hostitelů, musela jsem nejprve otestovat, jestli se liší žadonění vlastních mlád'at hostitelů. Již při pohledu na spektrogramy žadonění mlád'at rákosníka obecného a velkého jsou jasně patrné některé rozdíly ve struktuře slabik (obr. 2-3, 2-4). Tyto odlišnosti jsem pro 8. až 10. den věku mlád'at skutečně potvrdila, a to u délky slabiky, minimální a maximální frekvence a frekvence v maximální amplitudě. Nejvýraznější rozdíl jsem zaznamenala v minimální frekvenci, která byla u mlád'at rákosníků velkých podstatně vyšší, než u mlád'at rákosníků obecných. Toto zjištění je poměrně překvapivé vzhledem k tomu, že u dospělých ptáků obecně platí, že čím menší jedinec (např. Schubert 1976) nebo druh (Badyaev & Leaf 1997), tím vyšší minimální frekvence.

Parametrem, v kterém jsem rozdíly mezi hostiteli nezjistila, byl frekvenční rozsah (příloha 1). Butchart et al. (2003) také porovnávali stejné parametry žadonění i pro mlád'ata rákosníka velkého a obecného, ale na rozdíl od mé práce nebyly porovnávány pouze v jednom určitém věkovém rozmezí, ale jejich vývoj ve vztahu k věku mlád'at od vylíhnutí do opuštění hnízda. Jedním ze závěrů studie bylo, že minimální frekvence, maximální frekvence, frekvence v maximální amplitudě a překvapivě i frekvenční rozsah slabik se s věkem vyvíjely u obou druhů hostitelů signifikantně odlišně.

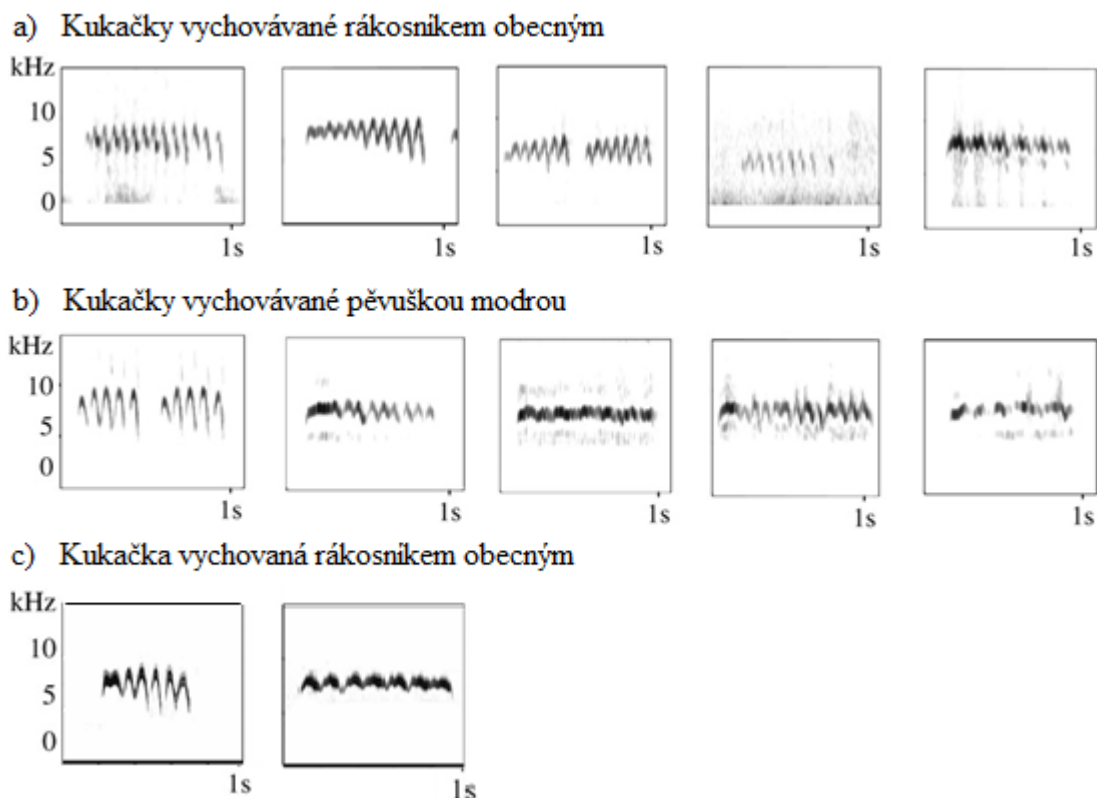
Přestože se mi podařilo potvrdit rozdíly v žadonění u mlád'at rákosníka obecného a velkého, u kukaček vychovávaných těmito hostiteli jsem ani v jednom z měřených parametrů žádné odlišnosti nenalezla. Z výsledků mé diplomové práce tedy vyplývá, že kukačka obecná nepřizpůsobuje vokální charakteristiky svých žadonicích projevů hostiteli, u kterého je vychovávána v žádném z měřených frekvenčních ani časových parametrů. Toto zjištění je v přímém rozporu s ostatními studiemi, které byly dosud provedeny na tomto hnízdním parazitovi (Butchart et al. 2003, Madden & Davies 2006). Na druhou stranu, vezme-li se v potaz teoretická práce Lotema et al. (1993), nemuselo by mé zjištění být až tak překvapivé. Model těchto autorů vysvětluje, že vývoj jakýchkoliv mimetických znaků mlád'at kukaček je zbytečný, protože rodiče je stejně nejsou schopni rozpoznat od svých mlád'at. V případě parazitace během prvního hnízdění by si totiž rodiče mohli vtisknout podobu mláděte kukačky místo svého vlastního a během všech dalších hnízdních příležitostí, kdy by jejich hnízdo bylo parazitováno, by odmítali vlastní mlád'ata a vychovávali by pouze parazita. Cena

takového chybného vtištění je tak vysoká, že selektuje proti jakémukoliv učení rozpoznávání mláďete. Proto by vytváření vizuálních nebo vokálních mimikry bylo zcela zbytečným neadaptivním procesem (Lotem et al. 1993).

Jak už bylo výše zmíněno, výsledky mé diplomové práce jsou v přímém rozporu s výsledky studie Maddena & Daviese (2006), která se od mé práce liší několika aspekty, jež tyto rozdíly mohly způsobit. Jedním z nich je zvolený odlišný hostitelský druh, a sice pěvuška modrá (*Prunella modularis*). Druhým zvoleným hostitelem je stejně jako v mé diplomové práci rákosník obecný. Tyto dva hostitelské druhy jsou si fylogeneticky vzdálenější než rákosník velký a obecný, kteří byli použiti v mé práci. Právě vysoká míra fylogenetické příbuznosti námi zvolených hostitelů, by teoreticky mohla stírat případné rozdíly v žadonicích hlasech mláďat kukaček. Jenže vzhledem k tomu, že byly potvrzeny výrazné rozdíly v žadonicích hlasech rákosníka velkého a obecného, může být vliv jejich fylogenetické příbuznosti prakticky vyloučen. Navíc kukačky, které parazitují rákosníky, ve skutečnosti nemusí být vzhledem k jejich podobné hnízdní ekologii ve výběru hostitele tak striktní a případná změna hostitelského druhu může být pro kukačku poměrně dosti úspěšná. Pokud by kukačky parazitující rákosníky skutečně byly při výběru hostitele takovými generalisty, pak by se ani neměla očekávat nějaká úzká specializace v napodobování žadonicích hlasů vlastních mláďat rákosníka obecného nebo rákosníka velkého. Určujícím faktorem, který by mohl stírat rozdíly mezi žadoněním mláďat kukaček vychovávaných dvěma druhy hostitelů, by tedy nemusela být ani tak menší fylogenetická vzdálenost mezi testovanými hostiteli mé diplomové práce, jako spíše adaptace na stejný habitat a vzájemný sympatrický výskyt obou rákosníků. Právě typ habitatu a s ním spojená například různá míra predace může mít vliv na podobu žadonicích hlasů pěvců (Haskell 1999). K vyvrácení nebo potvrzení by bylo vhodné do dalších experimentů zahrnout fylogeneticky vzdálenější druh hostitele, a to rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*), který navíc hnízdí v lesích, tedy akusticky zcela odlišném prostředí.

Další příčinou odlišných výsledků studie Maddena a Daviese (2006) by mohlo být širší věkové rozmezí testovaných kukaček (6. – 9. den). Právě v tomto období přitom dochází k nejintenzivnějším změnám ve struktuře slabiky u kukaček vychovávaných rákosníky (viz obr. 3-14). Hlavní částí výše uvedené studie je srovnání mláďat kukaček vychovaných pěvuškami a rákosníky (z cross-fosteringových experimentů). Při porovnání těchto dvou skupin ve zvoleném věkovém rozmezí se objevily signifikantní rozdíly u parametrů délka slabiky, minimální frekvence a

frekvenční rozsah. Nejpatrnější změny jsou viditelné ve frekvenčních charakteristikách, především právě minimální frekvenci, která byla touto studií předkládána jako jeden z hlavních rozlišovacích faktorů mezi nahrávkami jednotlivých skupin (příloha 9). Pokud by zastoupení různě starých mláďat ve srovnávaných vzorcích bylo nerovnoměrné (přesný věk použitých kukaček v citované práci není uveden), mohly by být rozdíly nalezené v této studii pouze náhodné.



Obr. 4-1 – a, b) spektrogramy žadonění 6. – 9. denních mláďat kukaček vychovávaných rákosníkem obecným (a), pěvuškou modrou (b; převzato ze studie Madden & Davies 2006), c) spektrogramy kukačky vychované rákosníkem obecným nahrávané v 6. a následně v 9. dni z mého výzkumu

Na příložených spektrogramech (Obr. 4-1) jsou zobrazeny porovnávané kukačky ve zmíněném věkovém rozmezí 6. až 9. dni. Madden a Davies (2006) na nich ukazují rozdíly v žadonění dvou kukaččích ras, kterým přiřazují dva typy žadonicích hlasů. Jeden s rostoucí a klesající frekvencí (*frequency rise and fall*) typický pro mláďata kukaček vychovávaných u rákosníků a druhý typ s úzkým frekvenčním rozsahem (*narrow frequency band*) pro kukačky vychovávané pěvuškami. I u těchto dvou typů žadonění můžeme pozorovat vliv zvoleného širokého věkového rozmezí. Podle ontogenetického vývoje (obr. 3-14) „rákosníčič“ typ ukazuje spíše na mladší kukačky, kolem 6. a 7. dne, zatímco typ „pěvušičič“ na kukačky starší, asi devítidenní. Na obrázku

4-1c jsou spektrogramy žadonění kukačky, kterou jsem nahrávala nejdříve v 6. dni, kdy její žadonění odpovídalo typu „rákosničimu“ (široký frekvenční rozsah a jasně oddělené slabiky), a pak ve dni 9., kdy by se naopak řadilo k typu „pěvuščímu“ (úzký frekvenční rozsah). Z toho je patrné, že tento rozdíl v žadonění vzniklý během čtyřech dní tohoto věkového období může hrát zásadní roli a rozdíly patrné ze spektrogramů mohou být dané pouze zastoupením různě starých mláďat.

Vliv zvoleného věku na strukturu slabiky mláďat kukaček je patrný i v případě, kdy titíž autoři mezi sebou porovnávají šesti- až devítidenní mláďata se sedmi- až sedmnáctidenními mláďaty (obě skupiny vychovávané rákosníkem obecným). Navýšení jedné z porovnávaných skupin o mláďata až 17 dní stará odůvodnili malým množstvím dat a shodným věkovým průměrem obou porovnávaných skupin. To autoři pokládali za dostatečné, protože rozdíly v žadonění mezi mláďaty vychovávanými pěvuškou nebo rákosníkem jsou údajně patrné v jakémkoliv věku mláďat. Tato informace byla však podložena pouze citací nikdy nepublikovaného rukopisu, zaslaného do redakce v roce 2006. Při srovnání těchto skupin (které by podle výše uvedeného zdůvodnění měly být stejné), zaznamenali autoři studie rozdíl ve frekvenčním rozsahu a minimální frekvenci, kdy skupina, ve které byla zahrnuta i starší mláďata, měla vyšší minimální frekvenci a nižší frekvenční rozsah, což je podle mého názoru projevem probíhající ontogeneze (viz kapitola ontogeneze). Toto lze považovat za další potvrzení důležitosti vlivu zvoleného věkového rozmezí. Domnívám se tedy, že rozdíly v žadonění uvedené v této práci mohou být alespoň v některých parametrech z velké míry způsobeny spíše nerovnoměrným zastoupením různých věků mezi skupinami (tedy nevhodným designem studie) než přímo vlivem hostitele. Aby bylo možné vyloučit vliv věku na výsledky studie Madden a Davies (2006), bylo by vhodné vědět, jak stará mláďata byla použita, popřípadě provést tuto studii s nahrávkami mláďat v menším věkovém rozpětí, ideálně v období, kdy se nedějí zásadní změny ve struktuře žadonění, které by mohly ovlivnit závěry studie. Díky detailnímu popisu ontogeneze, který je součástí této diplomové práce bude možné napříště stanovit pro tyto srovnávací studie vhodnější věkové rozmezí.

Výrazný vliv na výsledky studie Maddena a Daviese (2006) i mé diplomové práce může mít i individuální variabilita v žadonění měřených jedinců, která je mezi kukačkami značně vysoká. Na obrázku 3-12 a 3-13 uvádím spektrogramy dvou skupin kukaček vychovávaných rákosníkem velkým a obecným, které jsou nahrávány pouze v 8. a 9. dni. V obou dvou skupinách najdeme „rákosničí“ i „pěvuščí“ typ žadonění

(při použití klasifikace ze studie Maddena a Daviese 2006) a mnohé další. Z tohoto srovnání je patrné, že individuální variabilita v žadonění kukaček je velmi výrazná a rozhodně může mít významný vliv i na výsledky jednotlivých studií, a to zejména při malé velikosti vzorku, které se při zkoumání vzácných jevů (jakým hnízdní parazitizmus bezpochyby je) lze jen těžko vyhnout. Nejasností zůstává, jestli je velikost vzorku ve studii Maddena a Daviese (2006) a i v mé diplomové práci dostatečná na odfiltrování vlivu takovéto individuální variability.

Další studií zabývající se vlivem druhu hostitele na žadonění kukaček je studie Butcharta et al. (2003). V této práci autoři porovnávají žadonění mládřat kukaček vychovávaných čtyřmi druhy hostitelů, včetně rákosníka obecného a rákosníka velkého. Butchart et al. (2003) nenašli žádné rozdíly v žadonění mládřat kukaček vychovávaných jednotlivými hostiteli v parametrech délka slabiky, minimální, maximální a frekvence v maximální amplitudě, ani ve frekvenčním rozsahu. Jediným parametrem, který vykazoval rozdíly mezi všemi porovnávanými skupinami, byla změna rychlosti žadonění v závislosti na stáří. U kukaček vychovávaných rákosníkem velkým rostla rychlost žadonění s věkem signifikantně rychleji než u kukaček rákosníka obecného. V rámci své diplomové práce jsem také porovnávala vývoj rychlosti žadonění s věkem u těchto dvou skupin kukaček (obr. 3-11). Pominu-li počáteční vývoj, který mohl být dán velmi malým počtem nahrávek v jedné skupině, rostla rychlost žadonění s věkem u mládřat kukaček vychovávaných oběma druhy rákosníků prakticky stejně, což je v rozporu s výsledky Butcharta et al. (2003). Na rozdíl od mé práce, kde pro vyšší věkové kategorie (vyjma posledních pár dní života kukačky) bylo ke srovnání k dispozici v průměru dohromady 15 mládřat od obou druhů, používali Butchart et al. (2003) ve většině případu pro jeden druh pouze dvě, jednu, nebo žádnou nahrávku v určitém věku, což může být také příčinou vzniku zjištěného rozdílu.

Rychlost žadonění je navíc podle mého názoru poměrně problematicky určovatelným parametrem. Při stanovení tohoto parametru je do studie vnášena velká chyba způsobena výzkumníkem, který si sám určí, co ještě za slabiku považovat bude a co nikoliv. Nejvíce je toto dilema patrné u starších mládřat kukaček, kdy se dostaneme až k rychlostem přes 250 slabik/6 vteřin (např. viz Butchart et al. 2003). Jedna slabika potom trvá 0,024 s a je otázkou, jestli takto krátký časový úsek jsou ještě vůbec ptáci schopni vnímat a získat z něj nějaké smysluplné informace.

Rozdíly v žadonění mládřat kukačky obecné vzhledem k hostiteli, který ji vychovává, byly v některých výše zmíněných studií potvrzeny. Já jsem rozdíly

v žadonění kukaček vychovávaných rákosníkem obecným a rákosníkem velkým ve své diplomové práci nezaznamenala. Bohužel, jak již bylo diskutováno, prakticky všechny studie zabývající se touto tematikou operují s velice malými experimentálními vzorky, které mohou ovlivňovat výsledky studií jak k pozitivnímu tak negativnímu závěru. Dále, jak už bylo zmíněno, je také potřeba zvážit věkové období, v kterém by tyto studie měly být prováděny. Ontogeneze žadonění (viz. kapitola 3.4) má totiž výrazný vliv na změřené hodnoty i v rozpětí tří dnů, proto je důležité vzít ji v úvahu a snažit se sbírat data pokud možno v co nejúžším časovém rozmezí. I tak na podobu žadonění mládřat mají vliv faktory, které je těžké odfiltrvat, jako např. počasí (vlastní pozorování), míra hladu (Kilner & Davies 1999, Butchart et al. 2003), která je úzce spjata se statusem hnízda (vlastní pozorování) atd.

Vzhledem k tomu, že jsem neobjevila žádné rozdíly v žadonění mládřat kukaček vychovávaných dvěma druhy hostitelů, nezjišťovala jsem ani jejich původ. Rozdíly, které objevili Madden a Davies (2006) ve své studii, přisuzují učení skrze zkušenosti, kdy mládřata kukačky obecné upravovala své žadonící hlasy podle reakcí hostitelů ve formě intenzity přinášené potravy. Jiný druh kukačky, kukačka bronzová, má široký repertoár zvuků vrozený (King & West 1983) a postupně ho selektuje podle reakce hostitelů (Langmore et al. 2003). Při uměle provedené změně hostitele mládě kukačky nejprve vydává hlasy primárního hostitele, které později mění podle reakce hostitele sekundárního (Langmore 2008).

Jiná forma učení probíhá u parazitů, kteří nevyhazují hostitelská mládřata. Takovíto parazité, ke kterým patří vlhovci, *Molothrus* spp., vdovky *Vidua* spp., kukačka chocholatá atd., mají díky tomu šanci napodobovat přímo hlasy hostitelských mládřat (např. Redondo 1993, Soler et al. 1995, Lichtenstein & Sealy 1998, Lichtenstein 2001, Roldán et al. 2013). Tato mládřata se obvykle projevují silnějším žadoněním, aby se jim podařilo obstát v konkurenci vlastních mládřat hostitelského druhu. Navíc s těmito mládřaty nejsou geneticky příbuzná, a mohou se tak chovat „sobečtěji“ (Kilner & Davies 1999).

4.3 Ontogeneze vokálních projevů mládřat kukaček

Ontogeneze žadonění je přirozeným procesem doprovázejícím vývoj nidikolního ptačího mláděte. Funkcí žadonění je předat rodičům (hostitelům) zprávu o potřebách a kondici mláděte. Ti ji interpretují a upraví podle ní množství přinášené potravy

do hnízda (Kilner & Johnstone 1997; Budden & Wright 2001). S velikostí mláděte se přirozeně mění i jeho potřeby a ontogeneze žadonění by měla odrazit právě tyto změny. Příkladem může být nápadně podobný vývoj hmotnosti mlád'at kukaček s věkem a rychlosti jejich žadonění (viz můj obr. příloha 13 a obr. 2 Požgayová et al. 2015). Ve své diplomové práci ukazují jasné změny v žadonění v měřených parametrech, které jsou mezi sebou provázané a ovlivňují se navzájem (viz dále).

4.3.1 Minimální, maximální, frekvence v maximální amplitudě a frekvenční rozsah

U frekvenčních charakteristik – maximální, minimální frekvence a frekvence v maximální amplitudě – má ontogeneze žadonění prakticky shodný průběh. Nejvýraznějším rysem vývoje je znatelný vzestup frekvence mezi čtvrtým a jedenáctým dnem (osmým pro maximální frekvenci) (příloha 9 - 11). Zjištění, že větší mlád'ata kukaček žadoní s vyšší frekvencí než mladší mlád'ata, je na první pohled zarážející. Jak už bylo výše zmíněno, frekvenčně vyšší hlasové projevy mají spíše menší druhy ptáků, či menší jedinci jednoho druhu (to souvisí s velikostí syringu, která roste s velikostí ptáka; Ryan & Brenowitz 1985), což je v rozporu s našimi výsledky. Velikost jedince zjevně nebude jediný parametr ovlivňující frekvenci žadonění a my musíme hledat i jiné, složitější vysvětlení.

Z vlastního pozorování vím, že stáří mláděte je spojeno s větší intenzitou jeho žadonicích projevů, které slouží jako stimul pro hostitele k poskytování většího množství potravy (Mondloch 1995, Butchart et al. 2003). Vyšší intenzita žadonění logicky znamená snazší lokalizovatelnost hnízda a tím vyšší atraktivitu pro predátory (Dearborn 1999). Proto je potřeba nevýhodu hlasitého žadonění nějakým způsobem vykompenzovat. Haskell (1999) zjistil, že druhy, které jsou často predovány, mají žadonicí hlasy s vyšší frekvencí, což znesnadňuje jejich lokalizovatelnost na menší vzdálenost (Briskie 1999). Proto by zvyšování frekvence žadonění mláděte kukačky obecné s věkem mohlo být antipredační strategií (Haskell 1999). Mohlo by se ovšem jednat jen o vedlejší produkt zvyšování intenzity žadonicích hlasů (Butchart et al. 2003).

4.3.2 Vztah mezi frekvenčním rozsahem, rychlostí žadonění a délkou slabiky

Frekvenční rozsah žadonění mláďat kukaček v mé diplomové práci na rozdíl od všech jiných frekvenčních charakteristik se zvyšujícím věkem znatelně klesá (např. obr. 3-14 a příloha 12). Jeho pokles zaznamenáváme stejně jako změny v ostatních měřených parametrech především mezi 8. a 13. dnem. Redondo a Aries de Reyna (1988) tvrdí, že jedinec snižuje predanční tlak nejen skrze vyšší minimální frekvenci (viz výše), ale právě i skrze užší frekvenční rozsah, který je predátorem hůře detekovatelný. Toto tvrzení ovšem nenašlo podporu v pozdější studii, jejíž výsledky naopak naznačují, že přinejmenším některé rysy žadonění jsou utvářeny jinak než skrze selektivní tlaky rizika predace (Briskie 1999). Pokles frekvenčního rozsahu je korelován s obdobím výrazné změny dalších měřených parametrů - délky slabiky a rychlosti žadonění.

Délka slabiky se během vývoje mláďate znatelně zkracuje. První její výraznější pokles spojený se značnou variabilitou mezi jedinci jsem zaznamenala do šestého dne věku. Další probíhá právě v dříve zmíněném období, a to mezi 8. – 13. dnem. Poté průměrná délka slabiky prakticky už jen mírně klesá. Výraznější zkracování slabiky mezi 8. – 13. dnem je spojeno s vzrůstem rychlosti žadonění. Butchart et al. (2003) ve své studii měřili délku slabiky během vývoje mláďat kukačky vychovávané u rákosníka obecného, ale došli k opačnému závěru a to, že se slabika během ontogeneze prodlužuje. Potom je ovšem zarážející, že se v téže studii s věkem zvyšuje i rychlost žadonění, která je definovaná jako počet slabik za určitý časový úsek. Vzhledem ke změně tohoto parametru z 15sl./6s na 150sl./6s už nejspíš nemůže jít o pouhé zkracování délky mezery mezi slabikami, ale měření délky celého žadonění (viz obr. 2-2).

Se snižujícím se frekvenčním rozsahem rychlost žadonění znatelně stoupá (obr.3-7). Tato korelace může být vysvětlena jednoduchým trade-off. Když chce mláďe kukačky produkovat vysokofrekvenční zvuky, musí otevřít zobák hodně doširoka, tím prodloužit vokální trakt a zvýšit rezonanční frekvenci. Aby naopak produkovalo nízkofrekvenční zvuky, přivře zobák, zkrátí vokální trakt a sníží rezonanční frekvenci (Nowicki 1987). V případě, kdy musí produkovat slabiky se širokým frekvenčním rozsahem, musí proto otevírat a zavírat zobák v širokém úhlu. Pokud mláďe produkuje slabiky s nízkou rychlostí žadonění, je dostatek času k tomuto pohybu a vytvoření zvuku o širokém frekvenčním rozsahu. Když ale rychlost žadonění stoupá, čas na slabiku klesne a jedinec musí zúžit frekvenční rozsah. To znamená, že zvyšující

rychlost žadonění implikuje snižování frekvenčního rozsahu (obr. 3-7, příloha 12 a příloha 13) (Nowicki & Searcy 2005). Zbývá zjistit příčinu změny rychlosti žadonění mezi 9. až 13. dnem. Jednou z možností by mohl být vztah mezi rychlostí žadonění a hypotézou tzv. „diskriminace bez rozpoznání“ (*discrimination without recognition*).

Průměrná doba, kterou stráví mláďata rákosníků obecných na hnízdě, nepřesahuje 12 dní. Průměrná doba kukačky na hnízdě je kolem 19 dní (Grim 2003). Mláďě kukačky již od 8. dne spotřebuje více potravy, než hnízdo se čtyřmi mláďaty rákosníka obecného (Grim 2003). Oba dva tyto faktory by mohly být spouštěčem pro opuštění mláděte kukačky v hnízdě. Grim (2003, 2007) zpochybnil tvrzení, že hostitelé nejsou schopni diskriminovat kukaččí mláďě a navrhl, že by se tak mohlo dít formou „diskriminace bez rozpoznání“, jejímž spouštěčem by byla abnormální délka rodičovské péče. Průměrná doba opuštění parazitického mláděte je právě kolem 11. a 12. dne, což je doba, kdy by vlastní mláďata hnízdo již opustila (Grim 2003, 2007). Otázkou zůstává, jestli neexistuje souvislost mezi zvýšením rychlosti žadonění v této době a diskriminací mláděte na základě jeho setrvání na hnízdě. Jedním z vysvětlení vysoké rychlosti žadonění u mláďat kukačky by mohla totiž být snaha stát se pro své hostitele „neodolatelným“ (Redondo 1993, 1999) a možná mu právě tímto chováním ztížit rozhodnutí hnízdo opustit.

Není pravděpodobné, že by reakcí kukačky na takový selekční tlak ze strany hostitelů byl rychlejší vývoj mláďat a zkrácení jejich hnízdního období. Věk při opuštění hnízda je totiž pravděpodobně geneticky určen (Kleven et al. 1999). Mláďata kukaček vychovaná rákosníky rostou nejspíš maximální možnou rychlostí, kterou umožňuje množství potravy ze strany hostitele (Grim 2003). Proto je pravděpodobnější, že kukačky zvolily jako evoluční opatření proti diskriminaci svých mláďat zrychlení žadonění, které hostiteli ztíží mláďě opustit. Takový proces by byl jen další součástí velice složité a zajímavé koevoluce a závodů ve zbrojení mezi hostiteli a parazity.

Touto hypotézou „neodolatelného cizince“, vysvětlující vysokou rychlost slabik žadonicích hlasů se jako jednou z mnoha zabývali i Kilner & Davies (1999), kteří ji ovšem zamítli s odůvodněním, že kukaččí žadonění se mění s hladem a slouží výhradně jako signál pro získání potravy. Tvrdili, že neexistují žádné důkazy o rozpoznání cizího mláděte hostiteli kukačky obecné, a že tedy mláďě kukačky nemá důvod se snažit hostitele mást. Poslední tvrzení ovšem už vyvrátil právě Grim (2003), když prokázal, že až 15% mláďat kukačky bylo v parazitované populaci svými hostiteli odmítnuto.

Kilner & Davies (1999) dále píší, že jejich výsledky naznačují, že závod ve zbrojení mezi rákosníky a mládřaty kukaček nikdy nezačal a podporují hypotézu, že rozpoznání mláděte ze strany hostitele je proces maladaptivní (Lotem 1993). To ovšem teorii Grima (2003) vůbec neodporuje, protože podle něj nejde o žádné vtisknutí podoby mláděte, ale o mechanismus, který vzniká úplně nezávisle na tom, jak mládě vypadá, ale jak dlouhou dobu stráví na hnízdě. To bylo dokázáno odmítáním mládřat i rákosníků obecných dokonce ve 22 % případů, když použitím metody cross-fosteringu strávila v hnízdě svých adoptivních rodičů víc času, než je u nich obvyklé (Grim 2007).

Jak už bylo výše zmíněno, ontogeneze je velice zajímavou a neprobádanou součástí výzkumu žadonění mládřat kukaček obecných. Vzhledem ke komplexnosti tohoto tématu, může její bližší zkoumání pomoci objasnit některé skutečnosti ze života mláděte kukačky.

5 ZÁVĚR

Ve své diplomové práci jsem neprokázala žádné rozdíly v žadonění mlád'at kukaček vychovávaných dvěma sympatricky se vyskytujícími druhy hostitelů, a sice rákosníkem velkým a rákosníkem obecným. Odlišnosti v žadonění jsem na rozdíl od již publikovaných studií nezaznamenala v žádném z měřených parametrů. Rozporuplné závěry plynoucí z těchto studií byly důvodem vzniku této diplomové práce, která si mimo jiné kladla za cíl tyto rozdíly objasnit. Výsledky mého výzkumu, především v části zabývající se ontogenezí žadonění naznačují, čím by mohly být tyto rozpory způsobeny a umožňují nám navrhnout nový postup pro budoucí výzkum.

Součástí mé práce bylo otestovat vliv akustického prostředí během embryogeneze na vývoj žadonicích hlasů mlád'at kukaček. Nepodařilo se mi objevit rozdíly mezi mlád'aty vychovávanými v jejich akusticky přirozeném prostředí, tedy na hnízdě hostitelů a vinkubátoru, kde je zamezen přístup přirozených akustických vlivů. Nedostatkem této části diplomové práce je ale poměrně pokročilý věk, v kterém byla mlád'ata mezi sebou porovnávána. Pokud vliv akustického prostředí na vývoj žadonění mlád'at kukaček vychovaných konkrétně těmito druhy hostitelů existuje, předpokládá se, že by se měl projevit spíše v mladším věku mlád'at.

Při studiu ontogeneze žadonění jsem pozorovala jasně zřetelné vývojové změny měřených parametrů v závislosti na věku mlád'at kukaček. Jednotlivé parametry spolu úzce korelovaly. Současně se vzestupem minimální frekvence stoupala i frekvence maximální a frekvence v maximální amplitudě. Vzestup těchto frekvenčních charakteristik vysvětluji zvyšováním intenzity žadonění rostoucího mláděte kukačky, které se pravděpodobně zmíněným zvýšením frekvence žadonění snaží o ztlížení lokalizovatelnosti případnými predátory. Obtížnější lokalizovatelnost přicházejícího zvuku je také jedním z možných vysvětlení i snižujících se hodnot frekvenčního rozsahu. Jiné vysvětlení tohoto jevu může být skrze úzkou korelaci této frekvenční charakteristiky žadonění s dalšími dvěma parametry, a to délkou slabiky a rychlostí žadonění. Pravděpodobně jde o jednoduchý trade-off mezi rychlostí žadonění a frekvenčním rozsahem, kdy se zvuky se širokým frekvenčním rozsahem hůře rychle opakují. Proto s rychlým opakováním slabik muselo dojít k jeho zúžení a logicky zkrácení délky slabiky.

Popis ontogeneze žadonění kukačky obecné je z mého pohledu zásadním přínosem této diplomové práce. S jeho změnami demonstrovanými na přiložených grafech mohou být spojeny některé zásadní děje v životě mláděte jako například vyšší spotřeba potravy, snížení predačního rizika, obrana proti odmítnutí bez rozpoznání atd. Dále je důležité detailní zhodnocení změn průběhu ontogeneze jednotlivých akustických faktorů, které ukázalo nedostatky v dosud publikovaných studiích zabývajících se žadoněním tohoto druhu. Mé poznatky jsou tak klíčové zejména z metodologického důvodu pro budoucí studie zabývající se rozdíly v žadonění. Zásadní je zvolení adekvátního věkového rozmezí testovaných jedinců, jímž je možné co nejvíce odfiltrvat vliv probíhající ontogeneze na výsledky studií a nejednotnost porovnávaných dat.

V současné době probíhá metodologicky shodná studie na příbuzném druhu hostitele – rehkovi obecném. Po doplnění mé studie o data z tohoto výzkumu, bude doufám možné získat ucelenější obraz o vývoji žadonění mláďat kukačky obecné.

6 SEZNAM LITERATURY

- ANDERSON, M. G., ROSS, H. A., BRUNTON, D. H., & HAUBER, M. E. (2009): Begging call matching between a specialist brood parasite and its host: a comparative approach to detect coevolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(1): 208–216.
- BADYAEV, A. V. & LEAF, E. S. (1997): Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *Auk*, 114: 40–46.
- BIRKHEAD, T. R., HEMMINGS, N., SPOTTISWOODE, C. N., MIKULICA, O., MOSKÁT, C., BÁN, M., & SCHULZE-HAGEN, K. (2010): Internal incubation and early hatching in brood parasitic birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, B 278: 1019–1024.
- BRISKIE, J. V., NAUGLER, C. T., & LEECH, S. M. (1994): Begging intensity of nestling birds varies with sibling relatedness. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 258(1351): 73–78.
- BRISKIE, J. V., MARTIN, P. R., & MARTIN, T. E. (1999): Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1434): 2153–2159.
- BROOKE, M. D. L., & DAVIES, N. B. (1988): Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature*, 335(6191): 630–632.
- BUDDEN, A. E., WRIGHT, J. (2001): Begging in nestling birds. In *Current ornithology*, 1: 83–118. Springer US.
- BUTCHART, S. H. M., KILNER, R. M., FUISZ, T., & DAVIES, N. B. (2003): Differences in the nestling begging calls of hosts and host-races of the common cuckoo, *Cuculus canorus*. *Animal Behaviour*, 65: 345–354.
- COLOMBELLI-NEGREL, D., HAUBER, M. E., ROBERTSON, J., SULLOWAY, F. J., HOI, H., GRIGGIO, M., & KLEINDORFER, S. (2012): Embryonic learning of vocal passwords in superb fairy-wrens reveals intruder cuckoo nestlings. *Current Biology*, 22: 2155–2160.
- COLOMBELLI-NEGREL, D., HAUBER, M. E., & KLEINDORFER, S. (2014): Prenatal learning in an Australian songbird: habituation and individual discrimination in superb fairy-wren embryos. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281: 141–154.
- COLOMBELLI-NEGREL, D., WEBSTER, M. S., DOWLING, J. L., HAUBER, M. E., & KLEINDORFER, S. (2016): Vocal imitation of mother's calls by begging Red-backed Fairywren nestlings increases parental provisioning. *The Auk*, 133: 273–285.
- ČAPEK, M., POZGAYOVÁ, M., PROCHÁZKA, P., & HONZA, M. (2010): Repeated presentations of the common cuckoo increase nest defense by the Eurasian reed warbler but do not induce it to make recognition errors. *The Condor*, 112(4): 763–769.
- DAVIES, N. B., & BROOKE, M. D. L. (1988): Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*, 36: 262–284.
- DAVIES, N. B., & BROOKE, M. D. L. (1989): An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *The Journal of Animal Ecology*, 2: 207–224.
- DAVIES, N. B. (1992): *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford University Press, London, 272 pp.

- DAVIES, N. B., KILNER, R. M., & NOBLE, D. G. (1998): Nestling cuckoos, *Cuculus canorus*, exploit hosts with begging calls that mimic a brood. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265: 673–678.
- DAVIES, N. B., (2000): *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. Academic Press, London, 312 pp.
- DEARBORN, D. C. (1999): Brown-headed cowbird nestling vocalizations and risk of nest predation. *The Auk*, 448–457.
- DOWLING J. L., COLOMBELLI-NEGREL, D., WEBSTER, M. S. (2016): Kin signatures learned in the egg? Red-Backed Fairy-Wren songs are similar to their mother's in-nest calls and songs, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 48–54.
- FOSSØY, F., ANTONOV, A., MOKSNES, A., ROSKAFT, E., VIKAN, J. R., MOLLER, A. P., STOKKE, B. G. (2011): Genetic differentiation among sympatric cuckoo host races: males matter. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278: 1639–1645.
- GIBBS, H. L., SORENSON, M. D., MARCHETTI K., BROOKE, M. D. L., DAVIES, N. B., & NAKAMRUA, H. (2000): Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature*, 407: 183–186.
- GRIM, T. & HONZA, M. (1997): Differences in parental care of reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) to its own nestlings and parasitic cuckoo (*Cuculus canorus*) chicks. *Folia Zoologica*, 46: 135–142.
- GRIM, T., KLEVEN, O., & MIKULICA, O. (2003): Nestling discrimination without recognition: a possible defence mechanism for hosts towards cuckoo parasitism? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270: S73–S75.
- GRIM, T. (2007): Equal rights for chick brood parasites. In: *Annales Zoologici Fennici*, 1: 1-7. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- GODFRAY, H. C. (1995): Evolutionary theory of parent-offspring conflict. *Nature*, 376: 133–138.
- HASKELL, D. G. (1999): The effect of predation on begging-call evolution in nestling wood warblers. *Animal Behaviour*, 57: 893–901.
- HONZA M, MOKNES A, RØSKAFT E, STOKKE, BG (2001): How are different common cuckoo *Cuculus canorus* egg morphs maintained? An evaluation of different hypotheses. *Ardea*, 89: 341–352.
- HONZA, M., TABORSKY, B., TABORSKY, M., TEUSCHL, Y., VOGL, W., MOKSNES, A., & RØSKAFT, E. (2002): Behaviour of female common cuckoos, *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. *Animal Behaviour*, 64(6): 861–868.
- HONZA, M., VOŠLAJEROVÁ, K., & MOSKAT, C. (2007): Eviction behaviour of the common cuckoo *Cuculus canorus* chicks. *Journal of Avian biology*, 38: 385–389.
- HONZA, M., PROCHÁZKA, P., ŠICHTA, V., & POŽGAYOVÁ, M. (2010): Nest defence in a cuckoo host: Great Reed Warblers risk themselves equally for their own and parasitic chicks. *Behaviour* 147(5): 741–756.
- HUDEC, K. (1983): *Fauna ČSSR Ptáci, I-III*. Academia, 1840 pp.
- CHANCE, E. P. (1940): *The truth about the Cuckoo*, London Press, 320 pp.
- JELÍNEK, V., PROCHÁZKA, P., POŽGAYOVÁ, M., & HONZA, M. (2014): Common Cuckoos *Cuculus canorus* change their nest-searching strategy according to the number of available host nests. *Ibis*, 156(1): 189–197.
- KEDAR, H., YEDVAB, S., WINKLER, D. W., & LOTEM, A. (2000): Experimental evidence for offspring learning in parent–offspring communication. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267: 1723–1727.

- KILNER, R., & JOHNSTONE, R. A. (1997): Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 11–15.
- KILNER, R. M., & DAVIES, N. B. (1999): How selfish is a cuckoo chick? *Animal Behaviour*, 58: 797–808.
- KILNER, R. M., & LANGMORE, N. E. (2011): Cuckoos versus hosts in insects and birds: adaptations, counter-adaptations and outcomes. *Biological Reviews*, 86: 836–852.
- KING, A. P., & WEST, M. J. (1983): Epigenesis of cowbird song - a joint endeavour of males and females. *Nature*, 305: 704–706.
- KLEINDORFER, S., HOI, H., EVANS C., MAHR, K., ROBERTSON, J., HAUBER, M. E., & COLOMBELLI-NEGREL, D. (2014): The cost of teaching embryos in superb fairy-wrens. *Behavioral Ecology*, 25: 1131–1135.
- KLEVEN, O., MOKSNES, A., ROSKAFT, E., & HONZA, M. (1999): Host species affects the growth rate of cuckoo (*Cuculus canorus*) chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47: 41–46.
- LANGMORE, N. E., HUNT, S., & KILNER, R. M. (2003): Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature*, 422: 157–160.
- LANGMORE, N. E., MAURER, G., ADCOCK, G. J., & KILNER, R. M. (2008): Socially acquired host-specific mimicry and the evolution of host races in Horsfield's bronze cuckoo (*Chalcites basalis*). *Evolution*, 62: 1689–1699.
- LICHTENSTEIN, G., & SEALY, S. G. (1998): Nestling competition, rather than supernormal stimulus, explains the success of parasitic brown-headed cowbird chicks in yellow warbler nests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265: 249–254.
- LICHTENSTEIN, G. (2001): Selfish begging by screaming cowbirds, a mimetic brood parasite of the bay-winged cowbird. *Animal Behaviour*, 61: 1151–1158.
- LOTEM, A. (1993): Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature*, 362: 743–745.
- MADDEN, J. R., & DAVIES, N. B. (2006): A host-race difference in begging calls of nestling cuckoos *Cuculus canorus* develops through experience and increases host provisioning. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273: 2343–2351.
- MARCHETTI, K., NAKAMRUA, H., & GIBBS, H. L. (1998): Host-race formation in the common cuckoo. *Science*, 282: 471–472.
- McLEAN, I. G., & WAAS, J. R. (1987): Do cuckoo chicks mimic the begging calls of their hosts? *Animal Behaviour*, 35: 1896–1898.
- MOKSNES, A. & RØSKAFT, E. (1995): Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology*, 236(4): 625–648.
- MONDLOCH, C. J. (1995): Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Animal Behaviour*, 49(3): 601–613.
- MOSKAT, C., & HONZA, M. (2000): Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography*, 23: 335–341.
- MUNDY, P. J. (1973): Vocal mimicry of their hosts by nestlings of the great spotted cuckoo and striped crested cuckoo. *Ibis*, 115: 602–604.
- NOBLE, D. G., DAVIES, N. B., HARTLEY, I. R., & McRAE, S. B. (1999): The red gape of the nestling cuckoo (*Cuculus canorus*) is not a supernormal stimulus for three common hosts. *Behaviour*, 136: 759–777.

- NOWICKI, S. (1987): Vocal tract resonances in oscine bird sound production: evidence from birdsongs in a helium atmosphere. *Nature*, 325(6099): 53–55.
- NOWICKI, S., & SEARCY, W. A. (2005): Song and mate choice in birds: how the development of behavior helps us understand function. *The Auk*, 122(1): 1–14.
- ØIEN, I. J., MOKSNES, A., & RØSKAFT, E. (1995): Evolution of variation in egg color and marking pattern in European passerines: adaptations in a coevolutionary arms race with the cuckoo, *Cuculus canorus*. *Behavioral Ecology*, 6: 166–174.
- ØIEN, I. J., MOKSNES, A., RØSKAFT, E., & HONZA, M. (1998): Costs of Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism to Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology*, 29: 209–215.
- PAYNE, R. B., & PAYNE, L. L. (1998): Nestling eviction and vocal begging behaviors in the Australian glossy cuckoos *Chrysococcyx basalis* and *C. lucidus*. *Oxford Ornithology series*, 9: 152–172.
- PAYNE, R.B. (2005): *The Cuckoos*, Oxford Publishing, 642 pp.
- POŽGAYOVÁ, M., BEŇO, R., PROCHÁZKA, P., JELÍNEK, V., ABRAHAM, M. M., & HONZA, M. (2015): Lazy males and hardworking females? Sexual conflict over parental care in a brood parasite host and its consequences for chick growth. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(6): 1053–1061.
- PUNNET, C. (1933): Genetic studies in poultry. *Journal of genetics*, 27: 465–470.
- REDONTO, T., & REYNA, L. A. D. (1988): Vocal mimicry of hosts by great spotted cuckoo *Clamator glandarius*: further evidence. *Ibis*, 130: 540–544.
- REDONTO, T. (1993): Exploitation of host mechanism for parental care by avian brood parasites. *Etologia*, 3: 235–297.
- REDONDO, T. (1999): Manipulative begging by parasitic cuckoo nestlings and paradoxical host behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 107.
- REED, R. A. (1968): Studies of the diderik cuckoo *Chrysococcyx caprius* in the Transvaal. *Ibis*, 110(3): 321–331.
- ROLDÁN, M., SOLER, M., MARGUEZ, R., & SOLER, J. J. (2013): The vocal begging display of great spotted cuckoo *Clamator glandarius* nestlings in nests of its two main host species: genetic differences or developmental plasticity? *Ibis*, 155: 867–876.
- ROTHSTEIN, S. I. (1974): Mechanisms of avian egg recognition: possible learned and innate factors. *The Auk*, 91(4): 796–807.
- ROTHSTEIN, S. I. (1990): A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 481–508.
- RYAN, M. J., & BRENOWITZ, E. A. (1985): The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist*, 87–100.
- SCHUBERT, M. (1976): Über die Variabilität von Lockruf des Gimpels *Pyrrhula pyrrhula*. *Ardea*, 64: 62–71.
- SCHUETZ, J. G. (2005): Low survival of parasite chicks may result from their imperfect adaptation to hosts rather than expression of defenses against parasitism. *Evolution*, 59: 2017–2024.
- SCHWABL, H., (1993): Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(24): 11446–11450.
- SKJELSETH, S., MOKSNES, A., ROSKAFT, E., LISLE GIBBS, H., TABORSKY, M., TABORSKY, B., KLEVEN, O. (2004): Parentage and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*). *Journal of Avian Biology*, 35: 21–24.

- SOLER, M., MARTINEZ, J. G., SOLER, J. J., & MOLLER, A. P. (1995): Preferential allocation of food by magpies *Pica pica* to great spotted cuckoo *Clamator glandarius* chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 7–13.
- SOLER, M. (2009): Co-evolutionary arms race between brood parasites and their hosts at the nestling stage. *Journal Avian Biology*, 40: 237–240.
- STOKKE BG, MOKSNES A, ROSKAFT E. (2005): The enigma of imperfect adaptations in hosts of avian brood parasites. *Ornithological Science*, 4: 17–29.
- ŠICHA, V., PROCHÁZKA, P. HONZA, M. (2007): Hopelless solicitation? Host-absent vocalization in the common cuckoo has no effect on feeding rate of reed warblers, *Journal of Ethology*, 25: 147–152.
- ŠŤASTNÝ, K. HUDEC, K., (2011): *Fauna ČR Ptáci I-III*. Academia, 1196 pp.
- ŠULC, M., PROCHÁZKA, P., ČAPEK, M., & HONZA, M. (2016): Common cuckoo females are not choosy when removing an egg during parasitism. *Behavioral Ecology*, arw085.
- TEUSCHL, Y., TABORSKY, B., & TABORSKY, M. (1998): How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting. *Animal Behaviour*, 56: 1425–1433.
- VOGL, W., M. TABORSKY, B., TEUSCHL, Y., HONZA, M. (2002): Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests. *Animal Behavior*, 64: 843–850.
- WEST-EBERHARD M. (2005): Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 6543–6549.
- YOM-TOV, Y. (2001): An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis*, 143: 133–143.