

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie



Mgr. Šárka Neužilová

Mezidruhový hnízdní parazitismus u potápivých kachen, poláka velkého *Aythya ferina* a poláka chocholačky *Aythya fuligula* a jeho vliv na reprodukční schopnosti

Disertační práce

Školitel: Doc. RNDr. Petr Musil, Ph.D.

Praha, 2015



Prohlášení

Tuto práci jsem vypracovala samostatně a nepředložila jsem ji k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 15. 05. 2015

Šárka Neužilová

PODĚKOVÁNÍ

Tato práce vznikla na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v letech 2009 až 2015 za přispění mnoha lidí.

Na tomto místě bych chtěla poděkovat všem, kteří ke vzniku této disertační práce přispěli a během celé doby studia mě podporovali a povzbuzovali nebo mě podněcovali k dalším myšlenkám a nápadům.

Můj první dík patří Petru Musilovi, školiteli práce, za pomoc a vedení práce. Naučil mě velké trpělivosti a také tomu, že i zdánlivě nesouvisející skutečnosti mohou být v závěru velmi úzce provázané. Díky němu se ve mně prohloubila láska k terénní práci a zároveň jsem si naplno uvědomila, jak je v dnešní době, kdy dochází zejména k rozvoji molekulárních metod, tato práce potřebná.

Mé poděkování patří i spoluautorům publikovaných prací, a to jmenovitě Marcelu Honzovi, Radce Piálkové a Tomáši Albrechtovi. Děkuji i svým kolegyním a kolegům Blance Kuklíkové, Aničce Langrové a Milanu Haasovi za pomoc při práci v terénu. Děkuji Ondrovi Mikovi za kritické připomínky k rukopisu a jazykovou korekturou finálního textu. Všem svým kamarádům děkuji za morální podporu.

V neposlední řadě chci poděkovat své rodině za pomoc a pochopení, kterého se mi dostávalo během celého studia. Jsem si jistá, že bez jejich vytrvalé podpory by tato práce nemohla vzniknout. Zejména bych chtěla poděkovat mému muži Richardovi za všestrannou pomoc při psaní této práce, ale také při studiu. Velice bych chtěla poděkovat babičkám a dědovi za nezastupitelnou pomoc při vytváření prostoru a času pro mé psaní, ale i práci v terénu. Jmenovitě děkuji Jiřině, Heleně, Vláďovi a Lulu především za pomoc při hlídání malé Niny. A nakonec bych chtěla poděkovat svým dvěma dcerám Nině a Laile za to, že přestály bez větší újmy čas, ve kterém jsem se jim nemohla plně věnovat.

Díky Vám všem.

Výzkumné práce byly částečně hrazeny z projektů GA AV ČR IAA 6093403 a KBJ 600930611 a VaV MŽP ČR SP/2d3/109/07.

OBSAH	str.
1 ABSTRAKT	5
2 ABSTRACT	6
3 ÚVOD	7
3.1 Hnízdní parazitismus.....	7
3.2 Vliv hnízdního parazitismu na reprodukční úspěšnost.....	9
3.3 Sexuální imprinting.....	10
3.4 Proč mezidruhový hnízdní parazitismus	11
4 CÍLE PRÁCE	12
5 MATERIÁL A METODIKA	14
6 VÝSLEDKY A DISKUSE	15
6.1 Zmapování výskytu hnízdního parazitismu ve sledované lokalitě.....	15
6.2 Porovnání velikosti parazitických a neparazitických vajec.....	16
6.3 Odpověď hostitelské samice na parazitickou samici či vejce v průběhu parazitické události .	17
6.4 Odpověď hostitelské samice na parazitické vejce po návratu na parazitované hnízdo	19
6.5 Vliv mezidruhového hnízdního parazitizmu na reprodukční schopnosti sledovaných druhů..	21
7 ZÁVĚR	22
LITERATURA	23
SEZNAM PUBLIKACÍ	28
PŘÍLOHY	29

Příloha 1: Prohlášení o podílu na vzniku publikací (Honza M., Musil P.)

Příloha 2: Musil P. & Neužilová Š (2009): Long-term changes in duck inter-specific nest parasitism in South Bohemia, Czech Republic. *Wildfowl Special Issue 2*: 176–183.

Příloha 3: Neužilová Š., Kuklíková B., Musil P., Langrová A. & Musilová Z. (odesláno v dubnu 2015): Differences in egg sizes of parasitic and non-parasitic eggs in the Common Pochard *Aythya ferina*, Tufted Duck *Aythya fuligula* and Red-Crested Pochard *Netta rufina*. *Ardea*.

Příloha 4: Honza M., Piálková R., Albrecht T. & Neužilová Š. (2009). Nest defence against conspecific intruders in the Common Pochard *Aythya ferina*: natural observations and an experimental test. *Acta Ornithologica* 44: 151–158.

Příloha 5: Neužilová Š. & Musil P. (2010): Inter-specific egg recognition among two diving ducks species, Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula*. *Acta Ornithologica* 45: 59–65.

1 ABSTRAKT

Tato disertační je tvořena třemi publikacemi a jedním manuskriptem, které se zabývají studiem mezidruhového hnízdního parazitismu (dále jen MHP) u vybraných druhů čeledi kachnovitých (*Anatidea*). První část práce popisuje míru výskytu MHP v lokalitě CHKO Třeboňsko v letech 1999 až 2008 u třech zástupců tribu potápivých (*Aythiini*): poláka velkého (*Aythya ferina*), poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) a zrzohlávky rudozobé (*Netta rufina*) a dvou zástupců tribu plovavých (*Anatini*): kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) a kopřivky obecné (*Anas strepera*). V těchto letech byl MHP zjištěn u 6,6 % sledovaných hnízd, přičemž nejčastěji paraziticky snášeli zrzohlávka rudozobá a polák velký. Výsledky naší studie byly porovnány s mírou MHP z let 1975 až 1980 zaznamenaných v nedaleké lokalitě Blatná, kdy v tomto období byl MHP zjištěn u 13,9 % hnízd. Tento rozdíl v míře MHP odráží pokles ve velikostech hnízdních populací sledovaných druhů, který mezi sledovanými lety nastal. Ve druhé části práce je porovnávána velikost paraziticky snesených vajec s velikostí vajec snesených neparaziticky u poláka velkého, poláka chocholačky a zrzohlávky rudozobé. U všech sledovaných druhů byl zaznamenán signifikantní rozdíl ve velikosti parazitických a neparazitických vajec. U poláka velkého byla parazitická vejce delší a u poláka chocholačky byla parazitická vejce větší (v šířce i objemu) než vejce neparazitická, zatímco u zrzohlávky rudozobé byla parazitická vejce menší (v délce i objemu) než vejce neparazitická. Tento rozdíl byl pravděpodobně ovlivněn populačními trendy sledovaných druhů a také závislostí míry MHP na hnízdní densitě. Další část práce se věnuje studiu reakcí hostitelské samice na parazitickou událost za použití experimentálního přístupu. Pomocí atrapy bylo testováno chování hostitelské samice poláka velkého vůči parazitické samici nacházející se u jejího hnízda. Hostitelská samice reagovala na přítomnost parazitické samice většinou pasivně, a to jak na hnízdě, tak v jeho okolí, přičemž pasivní chování hostitelské samice může být do jisté míry adaptivní reakcí na hnízdní parazitismus. V poslední studii byla pomocí přidávacích experimentů testována reakce hostitelské samice poláka velkého a poláka chocholačky na přítomnost parazitického vejce v hnízdě. U obou sledovaných druhů hostitelské samice reagovaly většinou na parazitické vejce jeho přijetím za vlastní. Jedinou zjištěnou výjimkou byla větší míra opouštění parazitovaných hnízd u poláka chocholačky, která může být zřejmě způsobena rozdílnými životními strategiemi („life histories“) druhů. Tato disertační práce shrnuje základní poznatky o MHP u sledovaných druhů, jako je míra jeho výskytu a jeho vývoj ve sledované lokalitě, a zároveň sleduje jeho propojenost s vnějšími vlivy a podrobně popisuje reakce hostitelských samic na parazitické události.

2 ABSTRACT

This PhD thesis is connecting three publications and one manuscript and focuses on the study of interspecific nest parasitism among particular duck species of family *Anatidae*. The first part describes the occurrence of interspecific nest parasitism, in the study area of Trebon between years 1999 and 2008 in three diving duck species (*Aythini*): the Common pochard (*Aythya ferina*), the Tufted duck (*Aythya fuligula*) and the Red-crested Pochard (*Netta rufina*) and two dabbling duck species the Gadwall (*Anas strepera*) and the mallard (*Anas platyrhynchos*). The most of parasitic eggs was laid by Red-crested Pochard and Common Pochard. In this period, inter-specific nest parasitism was recorded in 6.6% of nests. The values were compared with the results of studies in the same species between 1975 and 1980, when inter-specific nest parasitism was in 13.9% of nests. The difference in rate of nest parasitism is caused as a result of a decline in breeding populations of the studied species. In the second analysis, we investigate whether parasitically laid eggs are of different size than non-parasitic eggs in three diving duck species; the Common Pochards, the Tufted Ducks and the Red-Crested Pochards. Parasitic eggs of the Common Pochard were significantly longer than non-parasitic eggs of the same species and parasitic eggs of the Tufted Duck were significantly wider and had greater egg mass than non-parasitic eggs of the same species. Contrarily, the parasitic eggs of the Red-Crested Pochard were smaller, were shorter and had smaller egg mass. The differences in sizes are caused by the population trends of the studied species and the dependence of nest parasitism proportions to nest density. The next part of my study focuses on host reactions to parasitic events, which is tested in an experimental way. There, it was found that the host female of Common Pochard's reaction to a parasitic female in the nest or in the surrounding area, is mostly passive. However, this passive behavior could be an adaptive reaction to a parasite. In the last part of my study, the major host female's reaction to parasitic egg/s was acceptance in both studied species (Common pochard, Tufted duck). The parasitized nests of the Tufted duck were abandoned significantly more often than Common pochard nests. The abandonment of a parasitized nest by the Tufted duck's host female could be one of a few exceptions. These exceptions are probably caused by differences in the life history of the studied species. We can conclude that particular aspects of nest parasitism, such as the size of a parasitic egg, and the rate of nest parasitism, could be influenced by external factors like population trends and nest density.

3 ÚVOD

3.1 Hnízdní parazitismus

Reprodukční biologie hnízdních parazitů stojí v popředí zájmu evolučních biologů již dlouhou dobu, ale klíčové faktory této strategie jsou poměrně málo prozkoumány. Hnízdní parazitismus je alternativní reprodukční strategií, při které jedna samice (parazitická) snese vejce do cizího hnízda a péči o vejce a následně o mláďata přenechá jiné samici (hostitelské) (Payne 1977, Yom-Tov 1980, Petrie & Møller 1991, Yamauchi 1995). Tato strategie byla popsána zhruba u 2 % druhů ptáků napříč druhovým spektrem (Payne 1977).

Hnízdní parazitismus má buďto formu obligátní, kdy parazitická samice snáší svá vejce výhradně do hnízd jiných druhů a nikdy sama hnízdo nestaví, nebo fakultativní, kdy samice snáší paraziticky, ale zároveň si staví vlastní hnízdo, do kterého snáší i vlastní snůšku. Dále se hnízdní parazitismus rozlišuje podle druhu, ke kterému je vejce sneseno. Pokud samice snáší parazitické vejce do hnízd jiných druhů, označuje se jako parazitismus mezidruhový nebo-li heterospecifický. U parazitismu vnitrodruhového či konspecifického jde o parazitické snášení vajec do hnízd stejného druhu (Davies 2000).

Bylo provedeno již mnoho studií na téma mezidruhového hnízdního parazitismu, ale většina se jich týká obligátních hnízdních parazitů s altriciálními mláďaty. Typickým příkladem obligátního hnízdního parazita je kukačka obecná (*Cuculus canorus*.), dalšími druhy využívající tuto strategii jsou vdovky (*Vidua sp.*), medozvěstky (*Indicato sp.*) a vlhovci (*Molothrus sp.*). Jedinou výjimkou mezi obligátními hnízdními parazity je jihoamerická kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*) (Payne 1977, Davies 2000), která má prekociální mláďata.

Mezi druhy s častým výskytem fakultativního vnitrodruhového hnízdního parazitismu patří i druhy, které byly předmětem našeho zájmu: polák velký (*Aythya ferina*) a polák chocholačka (*Aythya fuligula*). Jedná se o potápivé druhy kachen, s prekociálními mláďaty, hnízdící na zemi. Ve sledované lokalitě se hojně vyskytují, hnízdí sympaticky a jejich vzájemný hnízdní parazitismus je častý (Šťovíček et al. 2013). Zmíněné druhy se mezi sebou liší především tělesnou velikostí, načasováním hnízdění, délkou inkubace a velikostí vajec (Kear 2005).

U těchto druhů se většina studií s tématem hnízdního parazitismu zaměřuje na jeho podobu vnitrodruhovou. Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je poměrně častou součástí hnízdní biologie mnoha prekociálních druhů, jako jsou právě různé druhy kachen, a vyskytuje se napříč geografickými regiony (Yom-Tov 1980, Rohwer & Freeman 1989, Sorenson 1992, Yamauchi 1995, Geffen & Yom-Tov 2001, Krakauer & Kimball 2009, Petrželková et al.

2013, Poysä et al. 2014). Existují dvě hypotézy důvodu vzniku parazitického chování u fakultativních hnízdních parazitů. Prvním je tzv. „best of bad job“, kdy samice snáší paraziticky, protože její vlastní hnízdění je buď nemožné, nebo nevýhodné (Gross 1984). Druhá hypotéza říká, že parazitické samici jde především o to zesílit vlastní fekunditu a následně fitness, a to dokonce i v případě ideálních podmínek pro hnízdění. Často totiž dochází k tomu, že parazitická samice má vlastní hnízdo i snůšku (Åhlund & Andersson 2001, Davies 2000).

Mezidruhový hnízdní parazitismus u kachen mírného pásma je pravděpodobně jen vedlejším efektem vnitrodruhového hnízdního parazitismu, kdy parazitické samice pravděpodobně nejsou schopny rozpoznat snůšku stejného druhu (Pöysä 2003). Pravděpodobnost výskytu mezidruhového fakultativního hnízdního parazitismu se tak zvyšuje s mírou výskytu vnitrodruhového hnízdního parazitismu (Sorenson 1993, 1997). Obecně platí, že míra výskytu hnízdního parazitismu je určována náklady a výhodami parazitického chování pro parazitující samici.

Četnost výskytu parazitického chování samice závisí například na věku, kondici a zkušenostech jednotlivých samic, dále na podmínkách pro hnízdění a nebo na výhodnosti této strategie v rámci populace (Yom-Tov 1980, Sorenson 1998, Davies 2000). Dalším z faktorů ovlivňujících míru výskytu parazitismu v populaci je hnízdní densita. Platí, že čím je populace větší, tím je větší konkurence o kvalitní hnízdní příležitosti a následně narůstá i počet parazitických událostí. V takovém případě se parazitickými stávají převážně mladé samice, které nejsou schopné konkurovat starším a zkušenějším samicím (Eadie & Fryxell 1992, Davies 2000). Zároveň se běžně v populaci vyskytují samice, které snášejí vejce jak do hnízda svého, tak do hnízd patřících samicím jiným. Pro takové samice znamená více sousedních hnízd větší příležitost k parazitování. (Andersson & Ericsson 1982, Sorenson 1993, Eadie et al. 1998, Semel & Sherman 2000, Pöysä 2003).

U hostitelských samic platí, že čím větší je investice do mlád'at (u altriciálních druhů) tím lépe jsou vyvinuté antiparazitické strategie a naopak. U druhů s prekociálními mlád'aty nebyly doposud prokázány příliš silné obranné reakce na hnízdní parazitismus (Sorenson 1993). Schopnost rozpoznat cizí vejce ve vlastní snůšce může hrát u hostitelské samice důležitou roli. Tato schopnost však byla u kachen dosud studována pouze sporadicky, jmenovitě u morčáka chocholatého (*Lophodytes cucullatus*) (Mallory & Weatherhead 1993) a u poláka velkého a u poláka chocholačky (Dugger et al. 1999, Dugger & Blums 2001), kdy ale nebyla zjištěna žádná konkrétní a jasně prokazatelná reakce. Obecně je považováno za platné, že samice kachen mají malou schopnost rozpoznat cizí vejce (Amat 1993, Sorenson

1997, Dugger & Blums 2001). Naproti tomu u lysek amerických (*Fulica americana*) a slípek drobných (*Gallinula angulata*), které mají subprekociální mláďata, se již určitý stupeň obrany proti parazitickému chování vyskytuje. U hostitelských samic se projevuje schopnost rozpoznat cizí vejce podle barvy, či vzoru a tato vejce jsou následně většinou zastlávána do hnízdního materiálu (Mc Rae 1995, Jamieson et al. 2000, Andersson 2003, Lyon 2003).

3.2 Vliv hnízdního parazitismu na reprodukční úspěšnost

Vliv hnízdního parazitismu na reprodukční úspěšnost parazitické samice může být jak pozitivní, tak negativní. Pozitivní vliv se projevuje zvýšením vlastního inkusivního fitness v podobě vylíhnutí mláďete, do kterého nebyla investována žádná péče. Zatímco negativní vliv na reprodukční úspěšnost se projeví v případě, kdy samice nevhodně zvolí hostitelské hnízdo a snese vejce do hnízda s pokročilou inkubací či do hnízda opuštěného. V takovém případě nedojde k vylíhnutí vejce a parazitická samice tak investovala zbytečnou energii do jeho tvorby a jeho snesení (Geffen & Yom-Tov 2001).

Mezi negativní vlivy hnízdního parazitismu na reprodukční úspěšnost hostitelské samice patří zejména opuštění snůšky a nebo vypadnutí, či rozbití vlastního vejce během parazitického snášení (Weller 1959, Andersson & Eriksson 1982, Kear 2005). Následně pak může docházet ke sníženému přežívání vlastních mláďat vlivem konkurence mezi mláďaty ve zvětšené rodince při získávání potravy. Zároveň je známo, že čím je větší snůška, tím jsou větší fyziologické nároky na samici při inkubaci, tudíž přidané parazitické vejce snesené do snůšky znamená pro hostitelskou samici větší výdej energie (Erikstad & Tveraa 1995, Kilpi & Lindström 1997, Deeming 2002, Hanssen et al. 2005). V případě, že ale počet vajec i s parazitickým vejcem nepřesáhne optimální velikost snůšky, parazitismus v podstatě hostitelskou samici nijak neovlivní (Deeming 2002). V neposlední řadě také s pravděpodobností parazitice roste i pravděpodobnost predace (Kear 2005).

Existuje však i několik studií, podle kterých může mít parazitismus na reprodukční úspěšnost i překvapivě pozitivní vliv. V těchto pracích je zdůrazňován antipredační význam zvětšených snůšek. Větší snůška a zároveň cizí vejce v ní snižují pravděpodobnost sežrání jednoho vlastního vejce ve snůšce, potažmo vlastního mláďete v rodince (Eadie & Lumsden 1985, Eadie et al. 1988). Zároveň ve větších rodinkách roste vigilance a konkurence schopnost vůči rodinkám menším (Amat 1987, Larsson et al. 1995, Kalmbach 2006). Z mých zkušeností nasbíraných během terénních prací se však domnívám, že pozitivní vliv zvětšené snůšky se spíše projeví v případě snížení pravděpodobnosti sežrání jednoho z vlastních

mláďat v rodinkách, než v případě vajec ve snůšce. V situacích kde došlo k částečné predaci hnízda, byl totiž většinou zbytek snůšky samicí opuštěn.

3.3 Sexuální imprinting

Může se zdát, že mezidruhový hnízdni parazitismus je pro parazita samotného nevýhodný z hlediska sexuálního imprintingu na jiný druh. Křížení s ním mu v konečné fázi může snížit fitness v podobě hybridních potomků se sníženou schopností rozmnožování (Birkhead & Brillard 2007).

Mnoho studií dokládá, že v senzitivní periodě, kdy dochází k sexuálnímu imprintingu je pro budoucí výběr sexuálního partnera důležité jakým podnětům je jedinec vystaven (Bischoff 1994, Settleworth 1998). Navzdory tomu u obligátních parazitů, u kterých je dosaženo spolehlivého rozpoznávání vhodného sexuálního partnera také nedochází k mnoha zkušenostem s vlastním druhem (Goth & Hauber 2004).

K sexuálnímu imprintingu dochází v senzitivní periodě, která u kachen trvá několik dnů až týdnů v době, kdy jsou ještě mláďata v rodinkách, ale už přepeřují do dospělého šatu (Bateson 1979). Pokud se senzitivní perioda alespoň částečně překrývá s počátkem tahového neklidu, kdy se jedinci začínají shromažďovat do hejn k odletu na zimoviště, a u parazitického mláděte se zároveň projeví vrozená dispozice pro migraci určitým směrem, je možné, že se prioritně přidá k hejnu složenému z jedinců vlastního druhu a pak si následně vybere spíše správného sexuálního partnera, tak jak je to běžné u obligátních parazitů (Goth & Hauber 2004).

Z dostupných informací o výskytu mezidruhového hnízdniho parazitismu u poláka amerického (*Aythya americana*) a u poláka dlouhozobého (*Aythya valisineria*) vyplývá, že tyto druhy si vzájemně parazitují až u 50 % hnízd (Sorenson 1997). V takovém případě pak vylíhlá parazitická mláďata vyrůstají se špatným sexuálním vzorem, což může následně zapříčinit mezidruhové křížení. V jediné dostupné studii o hybridních jedincích, týkající se poláka amerického a poláka dlouhozobého, však nebyl větší výskyt hybridních jedinců popsán (Haramis 1982).

Právě na polákovi americkém a polákovi dlouhozobém byly prováděny cross-fostering pokusy, kde samci, kteří měli mezi sourozenci samice stejného druhu, si následně vybírali správné sexuální partnery (Sorenson et al. 2010). Parazitické samice často snášejí do jednoho hnízda více vajec (Sorenson 1991) čímž zvyšují u mezidruhově snesených mláďat možnost, že sexuální imprinting proběhne na správný druh.

3.4 Proč mezidruhový hnízdní parazitismus

Hlavním předpokladem bylo, že na mezidruhové úrovni se antiparazitická strategie bude projevovat silněji než na úrovni vnitrodruhové. Pro samice hostitelské by mělo být snadnější rozpoznat parazitické vejce jiného druhu a zároveň by i reakce na samici jiného druhu měla být silnější, než na samici stejného druhu.

Situaci kolem reakcí hostitelské samice na vnitrodruhový hnízdní parazitismus komplikuje také tzv. „kin selection“ hypotéza, která je postavena na genetické příbuznosti hostitelské samice a parazitických mláďat podle Hamiltonova pravidla. Toto pravidlo předpokládá, že pokud existuje příbuzenský vztah mezi hostitelem a parazitem a zároveň výhodnost pro parazita převyšuje náklady hostitele spojené s péčí o parazitické vejce či mládě, nevznikne selekční tlak na hostitele, tak aby vejce či mládě odmítal (Hamilton 1964). Již v několika studiích bylo potvrzeno, že parazitická samice je často příbuzná samici hostitelské (McRea & Burke 1996, Andersson & Åhlund 2000). Reakce hostitelských samic na vnitrodruhový parazitismus je příbuzností ovlivněna tak, že samice parazitické vejce neodmítá a vůči parazitické samici se nechová agresivně (Robertson 1998, Andersson & Waldeck 2007).

V rámci zkoumání mezidruhového fakultativního hnízdního parazitismu můžeme zcela vyloučit vliv příbuznosti a soustředit se čistě na výhodnost či nevýhodnost hnízdního parazitismu jako takového. Dalším důvodem je také skutečnost, že mezidruhový hnízdní parazitismus je v terénu poměrně jednoduše rozpoznatelný, a tudíž odpadá potřeba nákladných metod molekulární biologie.

4 CÍLE PRÁCE

Cílem této disertační práce bylo detailně prozkoumat a zmapovat jednotlivé aspekty hnízdniho parazitismu u dvou vybraných druhů kachen a zároveň odpovědět na základní otázky týkající se chování samic v rámci této strategie. Cílem jednotlivých dílčích studií byla snaha vytvořit si ucelenější představu o tom, jakým způsobem je tato strategie ve sledované populaci obou druhů využívána.

I. Zmapování výskytu hnízdniho parazitismu ve sledované lokalitě

Publikace:

Musil P., Neužilová Š. (2009): *Long-term changes in duck inter-specific nest parasitism in South Bohemia, Czech Republic. Wildfowl Special Issue 2: 176–183.*

Cílem této práce bylo popsat míru výskytu mezidruhového hnízdniho parazitismu ve sledované lokalitě, provést analýzu dostupných dat z let 1999 až 2008 a následně výsledky porovnat s daty z let 1975 až 1980. Záměrem této dílčí studie bylo zjistit aktuální stav výskytu hnízdniho parazitismu a trend jeho vývoje u pěti druhů kachen: kopřivky obecné, kachny divoké, poláka velkého, poláka chocholačky a zrzohlávky rudozobé v lokalitě CHKO Třeboňsko a zároveň určit druhy, které nejčastěji v lokalitě parazitují.

II. Porovnání velikosti parazitických a neparazitických vajec

Manuskript:

Neužilová Š., Kuklíková B., Musil P., Langrová A. & Musilová Z. (odesláno v dubnu 2015): *Differences in egg sizes of parasitic and non-parasitic eggs in the Common Pochard *Aythya ferina*, Tufted Duck *Aythya fuligula* and Red-Crested Pochard *Netta rufina*. Ardea.*

V této studii jsme porovnávali velikosti parazitických a neparazitických vajec třech druhů potápivých kachen s rozdílnými vývoji v početnosti hnízdniích populací. Porovnávali jsme délku, šířku a objem vajec poláka velkého, poláka chocholačky a zrzohlávky rudozobé. Cílem práce bylo zjistit, zda se liší vejce parazitická od vajec neparazitických v některém ze zkoumaných rozměrů.

III. Odpověď hostitelské samice na parazitickou samici v průběhu parazitické události

Publikace:

Honza M., Piálková R., Albrecht T. & Neužilová Š. (2009). *Nest defence against conspecific intruders in the Common Pochard *Aythya ferina*: natural observations and an experimental test.* *Acta Ornithologica* 44: 151–158.

Cílem této dílčí studie bylo popsat chování hnízdící samice poláka velkého vůči narušiteli (parazitické samici) nacházejícím se v blízkosti jejího hnízda pomocí atrapy a pomocí videozáznamů. Zjišťovali jsme jaké chování vykazuje hostitelská samice vůči parazitické samici v průběhu parazitické události.

IV. Odpověď hostitelské samice na parazitické vejce po návratu na parazitované hnízdo

Publikace:

Neužilová Š., Musil P. (2010): *Inter-specific egg recognition among two diving ducks species, Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula*.* *Acta Ornithologica* 45: 59–65.

Cílem této dílčí studie bylo zjistit, pomocí experimentálního přidávání cizích vajec (kachny divoké) do snůšky, jaké rozpoznávací schopnosti parazitických vajec mají polák velký a polák chocholačka a následně učit jaká odpověď na parazitická vejce se u těchto druhů vyskytuje a jakým způsobem toto chování ovlivňuje reprodukční úspěšnost.

5 MATERIÁL A METODIKA

V jednotlivých studiích byla použita data z let 1999 až 2013. Sběr dat, kterého jsem se účastnila, probíhal od května do července, a to v roce 2005 na rybnících v blízkosti vesnice Dubňany (48° 55' 04" N, 17° 05' 43" E) v jihovýchodní části České republiky a od května do července v letech 2006 až 2013 v severní části CHKO Třeboňsko v jižních Čechách (49° – 49° 7' 48" N, 14° 26' 24"–14° 31' 12" E). Studovaná oblast se nachází v typické zemědělské krajině.

Hnízda nacházející se v litorálním porostu a na přítomných ostrůvcích byla vyhledávána a kontrolována pravidelně dvakrát týdně. V případě nálezu hnízda byl zaznamenán hnízdící druh a počet vajec. U vajec byl určen stupeň inkubace pomocí techniky prosvěcování vajec (Weller 1959) a pomocí techniky „flotation“ (Westerskov 1950). Vejce byla změřena a označena čísly permanentním fixem. Parazitická vejce byla určována pomocí rozdílné velikosti, barvy a tvaru vajec. Zvětšení snůšky o více než jedno vejce za den a odlišnost ve stupni nasezelosti byly brány jako pomocný ukazatel hnízdního parazitismu. Podle výsledků DNA analýzy Dugger & Blums (2001) udávají, že kombinací výše uvedených kritérií lze dosáhnout až 87 % přesnosti při určování parazitických vajec.

Dále byl zaznamenáván vzrůst a složení okolní vegetace a také vzdálenost hnízda od vody. Následně bylo pro snazší identifikaci hnízdo očíslováno a označeno malou červenou značkou na okolní vegetaci.

V experimentální části byla použita jen některá hnízda. V pokusech s atrapou byla použita hnízda v raném stádiu snášení (do tří snesených vajec). U přidávacích experimentů byla použita hnízda s minimem 5 vajec, ale v raném stádiu inkubace (maximálně do 7 dnů od počátku inkubace).

Nalezená hnízda byla pravidelně kontrolována do vylíhnutí mláďat nebo opuštění či predace hnízda. Každé nové vejce bylo zaznamenáno a označeno. Většina samic byla v pozdním stádiu inkubace odchycena, buď do sítí, nebo na hnízdě do pastí (Weller 1959, Blums et al. 1983). Jednotlivé samice byly označeny nasální značkou a okroužkovány kombinací barevných kroužků a hliníkovým kroužkem z kódovým označením.

Podrobnosti, ve kterých se jednotlivé studie v metodice liší, jsou do detailů rozpracovány v textu jednotlivých studiích.

6 VÝSLEDKY A DISKUSE

Veškeré výsledky jsou podrobně diskutovány v jednotlivých publikacích a manuskriptu přiložených jako součást této disertační práce. V následující části uvádím stručné shrnutí jednotlivých studií.

6.1 Zmapování výskytu hnízdního parazitismu ve sledované lokalitě

Publikace: Musil P., Neužilová Š. (2009): *Long-term changes in duck inter-specific nest parasitism in South Bohemia, Czech Republic*. Wildfowl Special Issue 2: 176–183.

V první části je popsán výskyt mezidruhového hnízdního parazitismu na rybnících Třeboňské pánve a v jejich blízkém okolí v letech 1999 až 2008 u pěti druhů kachen, a to, poláka velkého (*Aythya ferina*), poláka chocholačky (*Aythya fuligula*), zrzohlávky rudozobé (*Netta ruffina*), kopřivky obecné (*Anas strepera*) a kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). Zjištěná data jsou následně porovnávána s výsledky studie prováděné u stejných druhů v blízké lokalitě Blatná v letech 1975 až 1980 (Smrček 1980).

V období let 1981 až 2008 došlo k výraznému poklesu v početnosti hnízdních populací u všech sledovaných druhů na celém území České republiky. Na Třeboňsku byl zjištěn nejnižší pokles u kopřivky obecné, kde se počet snížil na 47 % jedinců, zatímco naopak nejvyšší pokles početnosti byl zjištěn u poláka chocholačky, kde početnost zjištěná mezi lety 2006 až 2007 činila pouhých 10 % jedinců z let 1981 a 1982. Pokles velikosti hnízdní populace, a tím i hnízdní density, se patrně projevil i na nižším počtu parazitovaných hnízd. V letech 1975 až 1980 docházelo k hnízdní parazitaci u 13,9 % hnízd ($n = 284$), zatímco v letech 1999 až 2008 došlo k poklesu podílu parazitovaných hnízd na 6,6 % ($n = 1237$). Jedinou výjimkou, kde nedošlo k poklesu počtu hnízdních párů, ale naopak k nárůstu, byla zrzohlávka rudozobá.

Výsledky této studie potvrzují zjištění, že míra výskytu hnízdního parazitismu v populaci je závislá na hnízdní densitě, potažmo na růstu či poklesu populace (Eadie et al. 1998, Davies 2000).

V rámci této studie byla provedena analýza vztahu mezi pravděpodobností být parazitován a sám být parazitem. Ukázalo se, že druhy, které více parazitují, jsou i zároveň více parazitovány. Nejvíce parazitovaným a současně nejvíce parazitujícím druhem byla zrzohlávka rudozobá, kde však byl datový soubor velmi malý. Druhým nejčastěji parazitovaným druhem byla kopřivka obecná a nejčastějším parazitem byl polák velký. Naopak nejméně často parazitovaným a zároveň parazitujícím druhem byla zjištěna kachna divoká.

6.2 Porovnání velikosti parazitických a neparazitických vajec

Manuskript: Neužilová Š., Kuklíková B., Musil P., Langrová A. & Musilová Z. (odesláno v dubnu 2015): *Differences in egg sizes of parasitic and non-parasitic eggs in the Common Pochard Aythya ferina, Tufted Duck Aythya fuligula and Red-Crested Pochard Netta rufina*. Ardea.

V této dílčí studii jsme porovnávali velikosti mezidruhově paraziticky snesených vajec a velikosti vajec snesených v rámci zbytku hnízdní populace v letech 2006 až 2013 u tří druhů potápivých kachen (poláka velkého, poláka chocholačky a zrzohlávky rudozobé). Cílem této práce bylo zjistit, zda se parazitická vejce liší ve velikosti od neparazitických vajec u druhů s rozdílným vývojem početnosti hnízdní populace. Porovnávana byla délka, šířka a objem vajec.

Velikost hnízdní populace poláka velkého a poláka chocholačky je ve sledované lokalitě na poklesu od roku 1981. Ke snižování početnosti jejich hnízdní populace (Musil & Neužilová 2009) dochází z důvodu poklesu potravní nabídky, která je negativně ovlivněna narůstající rybí obsádkou (Musil et al. 2001, Musil 2006). Úspěšnost hnízdění je nízká (Šťastný & Hudec, v tisku) a hnízdní parazitismus tak pravděpodobně představuje strategii využívanou většími samicemi ke zvětšení vlastního inkusivního fitness. Parazitující samice může touto cestou až zdvojnásobit šance na úspěšnou reprodukci (Åhlund & Andersson 2001), zejména při špatných podmínkách pro hnízdění (viz výš Sorenson 1991).

Naopak u hnízdní populace zrzohlávky rudozobé došlo ve sledované lokalitě k nárůstu (Musil et al. 2001). Tady naopak platí, že čím je populace větší, tím je větší konkurence o kvalitní hnízdní příležitosti a následně narůstá i počet parazitických událostí. V takovém případě se parazitickými stávají mladé samice, které nejsou schopné konkurovat starším a zkušenějším samicím (Eadie & Fryxell 1992, Davies 2000).

Je známo, že velikost vejce často souvisí s velikostí či věkem samice, kdy byla prokázána pozitivní korelace mezi velikostí vajec a velikostí těla samice (Rahn et al. 1975, Cooper 1978, Newell 1988, Robertson et al. 1994, Flint & Grand 1996, Waldeck et al. 2011).

Naším předpokladem tedy bylo, že rozdílné populační trendy se projeví i v rozdílné velikosti parazitických a neparazitických vajec. Signifikantní rozdíly ve velikosti parazitických a neparazitických vajec byly zjištěny u všech tří sledovaných druhů. Parazitická vejce poláka velkého byla signifikantně delší ($n = 59$, $P = 0,029$) než vejce neparazitická ($n = 1128$), a parazitická vejce poláka chocholačky byla signifikantně širší ($n = 61$, $P = 0,02$) a měla větší objem ($P = 0,02$) než vejce neparazitická ($n = 2763$). Zatímco parazitická vejce

zrzohlávky rudozobé byla zřetelně kratší ($n = 21$, $P < 0,001$) a měla menší objem ($n = 21$, $P = 0,006$) než vejce neparazitická ($n = 33$).

Lze tedy předpokládat, že parazitická vejce poláka velkého a poláka chocholačky pocházela od větších samic. Naopak u zrzohlávky rudozobé, kde byla parazitická vejce signifikantně menší (v délce i objemu) než vejce neparazitická, byla tato pravděpodobně snášena menšími samicemi (Rahn et al. 1975, Cooper 1978, Newell 1988, Robertson et al. 1994, Flint & Grand 1996).

Výsledky této studie jsou v souladu se zjištěními, která uvádí Kux (1979), jenž zaznamenal, že v narůstající populaci kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) byla snášena parazitická vejce menší než vejce neparazitická a parazitická vejce byla pravděpodobně snášena mladšími samicemi.

6.3 Odpověď hostitelské samice na parazitickou samici v průběhu parazitické události

Publikace: Honza M., Piálková R., Albrecht T. & Neužilová Š. (2009). *Nest defence against conspecific intruders in the Common Pochard Aythya ferina: natural observations and an experimental test*. Acta Ornithologica 44: 151–158.

V této studii jsme zkoumali reakce hostitelské samice na parazitickou samici a na parazitické vejce v průběhu parazitické události. Pokud se v okamžiku parazitické události vyskytuje hostitelská samice na hnízdě může se samice hostitelská bránit aktivně (Weller 1959, Sorenson 1998). V těchto případech dochází k bojům mezi samicemi, při kterých může vypadnout a rozbít se i některé z vlastních vajec hostitelské samice. V případě nekrmových druhů je pravděpodobně výhodnější nebojovat a inkubovat o jedno či více vajec navíc. Také je pravděpodobné, že i když je jednou hostitelská samice parazitem zastižena, nezabrání mu to snést další vejce do hnízda hostitelské samice v době její nepřítomnosti (Davies 2000).

Výsledky z experimentálního přidávání vajec do okolí hnízda naznačují, že vejce, která samice nalezne po návratu na hnízdo v jeho okolí, jsou v drtivé většině přijata za vlastní, jsou přikulena do hnízda a dál inkubována (Hořák & Klvaňa 2009). Oproti tomu bylo u obligátních parazitů zdokumentováno, že pravděpodobnost, že hostitelská samice odmítne parazitické vejce, roste v případě, že je parazitická samice spatřena při snášení (Bártol et al. 2002, Moksnes & Elvertr 2006).

K experimentálnímu zkoumání reakce na hnízdního parazita se hojně využívají atrapy. Tyto pokusy byly prováděny zejména u altriciálních obligátních druhů hnízdních parazitů

(Neudorf & Sealy 1992, Gill & Sealy 1996, Bártol et al. 2002). Překvapivě u vrubozobých takové pokusy doposud nikdo nedělal.

V experimentální části jsme pomocí atrap simulovali situaci, kdy se samice vrací na hnízdo a je konfrontována se samicí parazitickou. Chování testované samice poláka velkého vůči vnitrodruhové parazitické samici bylo porovnáváno s chováním vůči vycpané samici bažanta obecného (*Phasianus colchicus*), která byla používána jako kontrolní druh, nepředstavující potencionální hrozbu v podobě parazita.

V experimentu byly sledovány dvě proměnné: (1) latence do prvního návratu na hnízdo (tento čas byl měřen od momentu, kdy samice překročila 5m vzdálenost ke hnízdu); (2) doba, kterou samice při návratu na hnízdo strávila v 5m rádiu od hnízda.

Samice vykazovaly velmi podobné prvky chování u obou atrap, jak u poláka velkého, tak u bažanta obecného. Latence prvního návratu i doba strávená v rádiu 5 m se pohybovaly většinou kolem 20 až 30 min. Po návratu samice plavaly tiše kolem a vypadaly, jako by si obhlížely atrapu/situaci. V jednom případě u atrapy poláka velkého a v jednom případě u atrapy bažanta obecného u různých hnízd došlo k tomu, že samice prošla těsně kolem atrapy, posadila na hnízdo a pokračovala v inkubaci vajec. Pouze u jedné samice došlo k ataku atrapy, kdy téměř ihned poté, co překročila 5m vzdálenost, atrapu napadla, a to v obou pokusech (5 s a 8 s).

Fakt, že není patrný rozdíl v reakci na parazitickou samici a na kontrolní samici bažanta obecného, může znamenat, že samice poláka velkého nevnímá přítomnost cizí samice poláka velkého ani bažanta obecného jako hrozbu. Tento pokus byl prováděn na vnitrodruhové úrovni. Z dosud nepublikovaných dat ale mohu potvrdit, že na mezidruhové úrovni se reakce na parazitickou samici velmi podobají výše uvedeným.

Dále byly použity kontinuální videozáznamy z hnízd a časosběrné fotografování, ze kterého jsme také analyzovali chování inkubující samice vůči vnitrodruhově parazitující samici. Ze záznamů je zřejmé, že obrana hnízda je velmi pasivní. Parazitická samice nebyla téměř nikdy z hostitelského hnízda inkubující samicí vyhnána. Velmi sporadicky bylo zaznamenáno, že inkubující samice parazitické vejce vyhodila z hnízda (4 zaznamenané případy z 31 snesených parazitických vajec).

Je velmi těžké předvídat, jak bude hostitelská samice reagovat na hnízdního parazita. Pokud by hnízdní parazitismus snižoval fitness hostitele, dal by se předpokládat určitý stupeň aktivní obrany hnízda. Pokud ale výhody, které hnízdní parazitismus skýtá, vyváží nevýhody, pak hostitelská samice nemá příliš důvodů pro aktivní obranu, a tudíž bude spíše pasivní.

Z videozáznamů vyplývá, že typické chování parazitické samice u hostitelského hnízda vypadá tak, že se parazitická samice snaží protlačit pod samici inkubující a snaží se ji vytlačit z hnízda ven. I přesto, že parazitická samice hrubě vyrušuje inkubující samici, aktivní obranné chování v podobě klování bylo zaznamenáno jen u 4 samic z 12 parazitovaných. Zároveň je nutno podotknout, že byť je to v určitém smyslu obrana aktivní, neměla ve výsledku odrazující efekt. Žádné z parazitujících samic tato obrana nezabránila ve snesení vejce.

Byla zjištěna zřetelná negativní korelace mezi délkou obrany a stupněm hnízdění. Čím je vyšší stupeň inkubace, tím je méně pravděpodobné, že se parazitické vejce vylíhne a hostitelská samice tedy pravděpodobně zbytečně neplýtvá energií na obranu před parazitickou samicí.

U poláka velkého se tedy pravděpodobně doposud nevyvinula schopnost aktivní obrany hnízda před hnízdním parazitismem. Na druhou stranu však tiché a nenápadné chování nemusí vždy ukazovat na nedostatek obranného chování. Podle McLeana & Maloneyho (1998) je právě schovávání se před parazitem a sledování jeho chování obrannou strategií. V našem pokusu hostitelské samice vyčkávaly poměrně dlouhou dobu v okolí hnízda. Takové chování může být součástí taktiky nezavést potencionálního parazita až k hnízdu samotnému (Gill et al. 1997). Věříme, že určitá nečinnost může být adaptivním chováním tak jako např. pasivní reakce hostitelské samice na cizí samici v průběhu parazitického snášení. V případě aktivní obrany hnízda může totiž hostitelská samice přijít o vlastní vejce, která se mohou v průběhu souboje rozbít či vypadnout z hnízda (Sorenson 1998).

6.4 Odpověď hostitelské samice na parazitické vejce po návratu na parazitované hnízdo

Publikace: Neužilová Š., Musil P. (2010): *Inter-specific egg recognition among two diving ducks species, Common Pochard Aythya ferina and Tufted Duck Aythya fuligula*. Acta Ornithologica 45: 59–65.

Situaci, kdy je parazitické vejce sneseno do hnízda, jsme zkoumali u dvou sledovaných druhů poláka velkého a poláka chocholačky v další studii. Porovnávali jsme odpovědi hostitelských samic na přítomnost parazitického vejce v hnízdě. Do hnízd sledovaných druhů jsme přidávali jedno nebo tři parazitická vejce kachny divoké. V následujících sedmi dnech od položení parazitických vajec proběhly vždy tři kontroly, kdy byly podrobně zaznamenávány změny polohy a počtu vajec. Při každé kontrole byla pořízena fotografie aktuálního rozmístění vajec

ve snůšce. Experimentálně parazitovaná hnízda byla porovnávána stejně často jako kontrolní hnízda, ve kterých nedošlo k žádné manipulaci.

V průběhu experimentu se vyskytovaly následující reakce na parazitická vejce. (1) Několik samic se pokusilo vejce vyhodit, ale ve stejné míře docházelo i k vyhození vajec vlastních. Pokud totiž samice vejce najisto nerozpozná, existuje velká pravděpodobnost, že vyhodí vejce vlastní. V průběhu experimentální části se nám nepodařilo prokázat, že by hostitelská samice byla schopna cizí vejce rozpoznat s takovou jistotou, aby pro ni bylo výhodné parazitická vejce vyhazovat. Na druhou stranu z výsledků našich dosud nepublikovaných pokusů a podle Hořáka a Klvani (2009) jsou vejce, která samice nalezne po návratu na hnízdo v jeho okolí v drtivé většině přijata za vlastní, jsou přikulena do hnízda a dál inkubována. Může zde hrát roli i antipredační chování, kdy samice nechce, aby takto bylo místo hnízda nápadné (Lank et al. 1991). Ale i v případě, že by se nejednalo o antipredační strategii, si samice nemusí být jistá, zda jí jen vejce nevypadlo z hnízda. Pokud by pak vejce bylo její, je ztráta jednoho vlastního vejce, potažmo celé snůšky kvůli predaci větší risk než přijetí jednoho parazitického vejce. V tomto případě je výhodnější vejce přijmout (Lank et al. 1991).

Naším předpokladem bylo, že výhodnější je pro hostitelské samice vejce nevyhazovat. Tento předpoklad se nám během experimentální části potvrdil. (2) Většina hostitelských samic si vejce v hnízdě ponechala a inkubovala je dál jako vlastní. V experimentální části jsme vyloučili i další uvažovanou reakci, a to (3) že se samice bude parazitické vejce snažit v hnízdě diskriminovat a bude ho častěji odsouvat na okraj snůšky, kde je menší inkubační teplota (Caldwell & Cornwell 1975, Mallory & Weatherhead 1993). Parazitická vejce se však vyskytovala na okraji snůšky se stejnou pravidelností jako vejce vlastní.

Hnízdní úspěšnost se mezi sledovanými druhy poměrně významně lišila. U hnízd poláka velkého činila 83,3 % ($n = 30$), zatímco u poláka chocholačky tvořila jen 55,6 % ($n = 45$) hnízd. Hnízdní úspěšnost byla ovlivněna nejen opouštěním parazitovaných snůšek hostitelskou samicí, ale i predací. Překvapivé zjištění bylo, že parazitovaná hnízda poláka chocholačky byla o poznání častěji opouštěna než u druhého sledovaného druhu (Fisher's exact test: $P = 0,02$).

6.5 Vliv mezidruhového hnízdního parazitizmu na reprodukční schopnosti sledovaných druhů

Vliv mezidruhového hnízdního parazitizmu na reprodukční schopnosti parazitické samice je jednoznačně určován úspěšností v líhnutí parazitických vajec v hostitelské snůšce. V letech 2006 až 2009 byla úspěšnost líhnutí parazitických vajec poláka velkého 63,3 % ($n = 22$), a u poláka chocholačky se vylíhlo 42,1 % parazitických vajec snesených mezidruhově ($n = 19$). V porovnání s vejci snesenými neparaziticky se úspěšnost líhnutí příliš nelišila. Úspěšnost líhnutí neparazitických vajec se v udaných letech pohybovala kolem 55 % (u poláka velkého to činilo 53,4 % ($n = 551$) a u poláka chocholačky 56,6 % ($n = 1038$)).

Z výsledků našich studií vyplývá, že vliv mezidruhového hnízdního parazitizmu na reprodukční schopnosti hostitelských samic sledovaných druhů se může mezidruhově lišit. Rozdíl v reakci hostitelských samic na mezidruhový hnízdní parazitizmus, který vyplývá z poslední uvedené studie spočívá v častějším opuštění parazitovaných hnízd polákem chocholačkou oproti poláku velkému. Je velmi těžké jednoznačně říci, jak ovlivní opuštění parazitované snůšky fitness hostitelské samice v konečném výsledku. Pokud samice hnízdo opustí v době snášení, je velmi pravděpodobné, že znovu zahnízdí jinde, a dokončí tak svůj započatý reprodukční cyklus (Weller 1959, Sorenson 1993). Pokud však již zahnízdí v dané sezóně nestihne, může odložit rozmnožování do příštího roku. Oba sledované druhy jsou dlouho žijícími, a tudíž je u nich velká pravděpodobnost přežití do dalšího roku a tedy i do dalšího rozmnožování (Owen & Black 1990, Musil et al. 2001, Hanssen et al. 2005, Kear 2005).

Druh hnízdící na konci sezóny, jako je polák chocholačka, má ztížené podmínky pro úspěšné vyvedení mláďat. Ke konci sezóny roste konkurence při získávání potravy (Musil 2006) a zároveň má také samice méně času na vlastní rekonvalescenci před nadcházející zimou. Nabízí se tak vysvětlení, že hostitelská samice poláka chocholačky řeší klasické „trade-off“ mezi péčí o parazitovanou snůšku, a tím i cizí mláďata, a variantu nehnízdít a počkat do příštího roku. Z těchto důvodů pravděpodobně polák chocholačka reaguje na hnízdní parazitizmus citlivěji.

7 ZÁVĚR

Tato disertační práce shrnuje výskyt hnízdního parazitismu ve studované lokalitě a zároveň podrobněji prozkoumává jednotlivé aspekty této strategie. V první části práce jsou shrnuty statistické poznatky o míře výskytu této strategie ve sledované lokalitě u jednotlivých druhů kachen.

- Mezi druhový hnízdní parazitismus se vyskytoval v letech 1999 až 2008 u 6,6 % hnízd, což je oproti letům 1975 až 1980 pokles. V těchto letech byl hnízdní parazitismus popsán u 13,9 % hnízd. Tento pokles nastal pravděpodobně v důsledku snížení velikosti hnízdních populací sledovaných druhů.
- Nejčastěji snášeli paraziticky zrzohlávka rudozobá a polák velký.

Na tuto část navazují zjištění o rozdílech ve velikosti parazitických a neparazitických vajec.

- Paraziticky snesená vejce byla u dvou sledovaných druhů, poláka velkého a poláka chocholačky, větší než vejce neparazitická, zatímco u zrzohlávky rudozobé byla parazitická vejce menší než vejce neparazitická. Tento rozdíl je pravděpodobně podpořen populačními trendy sledovaných druhů a závislostí míry hnízdního parazitismu na hnízdní densitě.

Dále práce poměrně podrobně zkoumá antiparazitické chování u dvou druhů potápivých kachen, poláka velkého a poláka chocholačky, na základě experimentálního přístupu.

- Hostitelská samice reagovala na parazitickou samici vesměs pasivně, a to jak na hnízdě, tak v jeho okolí. Není však vyloučeno, že pasivní chování je do jisté míry adaptivní reakcí na hnízdního parazita.
- Typické chování parazitické samice u hostitelského hnízda vypadalo tak, že se parazitická samice snažila protlačit pod samici inkubující a pokoušela se ji vytlačit z hnízda ven.
- Hostitelské samice reagují na parazitické vejce v hnízdě většinou jeho přijetím u obou sledovaných druhů (poláka velkého, poláka chocholačky), přičemž u poláka chocholačky se objevovala signifikantně častěji reakce opuštění parazitovaného hnízda než u druhého sledovaného druhu. Citlivější reakce poláka chocholačky je pravděpodobně způsobena rozdílem v životních strategiích druhů („life history“).

Díky této práci se podařilo získat ucelenější představu o hnízdním parazitismu u sledovaných druhů v dané lokalitě.

LITERATURA

- Åhlund, M. & Andersson, M. (2001). Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414: 600–601.
- Amat, J. A. (1987). Is nest parasitism among ducks advantageous to the host? *The American Naturalist* 130: 454–457.
- Amat, J. A. (1993). Parasitic laying in Red-crested Pochard *Netta rufina* nests. *Ornis Scandinavica* 24: 65–70.
- Andersson, M. (2003). Behavioural ecology – Coots count. *Nature* 422: 483–485.
- Andersson, M. & Åhlund, M. (2000). Host-parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 97: 13188–13193.
- Andersson, M. & Ericsson, M. O. G. (1982). Nest parasitism in Goldeneyes *Bucephala clangula* – some evolutionary aspects. *The American Naturalist* 120: 1–16.
- Andersson, M. & Waldeck, P. (2007). Host-parasite kinship in a female-philopatric birds population: evidence from relatedness trend analysis. *Molecular ecology* 16: 2797–2806.
- Bártol, I., Karcza, Z., Moskat, C., Røskaft, E., Kisbenedek, T. (2002). Responses of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to experimental brood parasitism: the effects of a cuckoo *Cuculus canorus* dummy and egg mimicry. *Journal of Avian biology*. 33: 420–425.
- Bateson, P. (1979). How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour* 27: 470–486.
- Birkhead, T. R., & Brillard, J. P. (2007). Reproductive isolation in birds: postcopulatory prezygotic barriers. *Trends in ecology & evolution*, 22, 266-272.
- Bischoff, H. J. (1994). Sexual imprinting as two-stage process. In J. A. Hogan & J. J. Bolhuis (Eds.), *Causal mechanisms of behavioural development* (pp. 82–97). Cambridge: Cambridge University Press.
- Blums, P. N., Revers, V. K., Mednis, A. A. & Baumanis, J. A. (1983). Automatic drop-door traps for ducks. *The Journal of Wildlife Management* 47: 199–203.
- Caldwell, P. J., & Cornwell, G. V. (1975). Incubation behavior and temperatures of the Mallard duck. *The Auk* 92: 706–731.
- Cooper, J. A. (1978). History and breeding biology of Canada Geese of Marshy Point, Manitoba. *Wildlife Monographs* 61: 3–87.
- Davies, N. B. (2000). *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. T & AD Poyser, London.
- Deeming, D. C. (2002). *Avian incubation*. Oxford University Press. London

- Dugger, B. D., Bollmann, L. C. & Fredrickson, L. H. (1999). Response of female Hooded Mergansers to eggs of an interspecific brood parasite. *The Auk* 116: 269–273.
- Dugger, D. B. & Blums, P. (2001). Effect of conspecific brood parasitism on host fitness for Tufted Duck and Common Pochard. *The Auk* 118: 717–726.
- Eadie, J. M., Kehoe, F. P. & Nudds, T. D. (1988). Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American *Anatidae* – a review of hypothesis. *Canadian Journal of Zoology* 66: 1709–1721.
- Eadie, J. M. & Fryxell, J. M. (1992). Density dependence, frequency dependence, and alternative nesting strategies in goldeneyes. *The American Naturalist* 140: 621–641.
- Eadie, J. M. & Lumsden, H. 1985. Is nest parasitism always deleterious to goldeneyes? *The American Naturalist* 126: 859–866.
- Eadie, J. M., Sherman, P. & Semel, B. (1998). Conspecific nest parasitism, population dynamics, and the conservation of cavity-nesting birds. In T. Caro (ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology*, pp. 306–340. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Erikstad, K. E. & Tveraa, T. (1995). Does the cost of incubation set limits to clutch size in Common Eiders *Somateria mollissima*? *Oecologia* 103: 270–274.
- Flint, P. L. & Grand, J. B. (1996). Variation in egg size of Northern Pintail. *Condor* 98: 162–165.
- Geffen, E. F. & Yom-Tov, Y. (2001). Factors affecting the rates of intraspecific nest parasitism among Anseriformes and Galliformes. *Animal Behaviour* 62: 1027–1038.
- Gill, S. A., Grief, P. M., Staib, L. M & Sealy, S. G. (1997). Does nest defence deter or facilitate cowbird parasitism? A test of the nesting-cue hypothesis. *Ethology* 103: 56–71.
- Gill, S. A., Sealy, S. G. (1996). Nest defence by yellow warblers: recognition of a brood parasite and an avian nest predator. *Behaviour* 133: 263–282.
- Goth, A. & Hauber, M. E. (2004). Ecological approaches to species recognition in bird through studies of model and non-model species. *Annales Zoologici Fennici* 41: 823–842.
- Gross, M. R. (1984). Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In: Potts G. W., Wotton R. J. (eds). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, pp. 55–75.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour, I and II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1–52.
- Hanssen, S. A., Hasselquist D., Folstad I., Erikstad K. E. (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 1039–1046.
- Haramis, G. M. (1982). Records of Redhead X Canvasback hybrids. *The Wilson Bulletin* 94: 599–602.

- Hořák, D. & Klvaňa, P. (2009). Alien egg retrieval in Common pochard: Do females discriminate between conspecific and heterospecific eggs? *Annales Zoologici Fennici* 46: 165–170.
- Jamieson, I. G., McRae, S. B., Simmons, R. E. & Trewby, M. (2000). High Rates of Conspecific Brood Parasitism and Egg Rejection in Coots and Moorhens in Ephemeral Wetlands in Namibia. *The Auk* 117: 250–255.
- Kalmbach, E. (2006). Why do goose parents adopt unrelated goslings? A review of hypotheses and empirical evidence, and new research questions. *Ibis* 148: 66–78.
- Kear, J. (2005). Duck, geese and swans. Vol II. Oxford University Press.
- Kilpi, M. & Lindström, K. (1997). Habitat-specific clutch size and cost of incubation in common eiders, *Somateria mollissima*. *Oecologia* 111: 297–301.
- Krakauer, A. H. & Kimball, R. T. (2009). Interspecific nest parasitism in galliform bird. *Ibis* 151: 373–381.
- Kux, Z. (1979). Egg dimensions in certain duck species (*Anatidea*) and their variation in southern Moravia. *Acta Musei moraviae Scientiae Naturales* 64: 197–223.
- Lank, D. B., Boustfield, M. A., Cooke, F. & Rockwell, R. F. (1991). Why do snow geese adopt eggs? *Behavioral Ecology* 2: 181–187.
- Larsson, K., Tegelström, H. & Forslund, P. (1995). Intraspecific nest parasitism and adoption of young in the barnacle goose: effect on survival and reproductive performance. *Animal Behaviour* 50: 1349–1360.
- Lyon, B. E. (2003). Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature* 422: 495–499.
- Mallory, M. L. & Weatherhead, J. (1993). Responses of nesting mergansers to parasitic Common Goldeneye eggs. *Animal Behaviour* 46: 1226–1228.
- McLean, I. G., Maloney, R. F. (1998). Brood parasitism, recognition, and response: the options. In: Rothstein, S. I., Robinson, S. K (eds). Parasitic birds and their hosts. Studies in coevolution, Oxford University Press, New York, pp. 255–269.
- McRae, S. B. (1995). Temporal variation in responses to intraspecific brood parasitism in the moorhen. *Animal Behaviour* 49: 1073–1088.
- McRae, S. B. & Burke, T. (1996). Intraspecific brood parasitism in the moorhen: parentage and parasite-host relationships determined by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 115–129.
- Moksnes, A., Elvertr, P. A. (2006). Host response against natural and experimental conspecific brood parasitism in the Starling *Sturnus vulgaris*. *Ornis Fennica* 83: 139–144.

- Musil, P., Cepák, J., Hudec, K. & Zárbybnický, J. (2001). The long-term trends in the breeding waterfowl populations in the Czech Republic. OMPO & Institute of applied ecology, Kostelec nad Černými lesy.
- Musil, P. (2006). Effect of Intensive Fish Production on Waterbird Breeding Population: Review of Current Knowledge. In: Waterbirds around the world. (eds. Boere, G. C., Galbraith, C. A. & Stroud, D. A.), TSO Scotland Ltd, Edinburgh, UK. pp. 520–521.
- Musil, P. & Neužilová, Š. (2009). Long-term changes in duck inter-specific nest parasitism in South Bohemia, Czech Republic. *Wildfowl Special Issue 2*: 176–183.
- Neudorf, D. L. & Sealy, S. G. (1992). Reactions of four passerine species to threats of predation and cowbird parasitism: enemy recognition or generalized response? *Behaviour* 123: 84–105.
- Newell, L. C. (1988). Causes and consequences of egg weight variation in the Lesser Snow Goose (*Chen caerulescens caerulescens*). M. S. thesis, Queen's University, Kingston, Ontario.
- Owen, M. & Black, J. M. (1990). Waterfowl ecology. Chapman and Hall, New York.
- Payne, R. B. (1977). The ecology of nest parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 1–28.
- Petrie, M. & Møller, A. P. (1991). Laying eggs in other's nest: intraspecific brood parasitism in birds. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 315–320.
- Petrželková, A., Klvaňa, P., Albrecht, T., & Hořák, D. (2013). Conspecific brood parasitism and host clutch size in Common Pochards *Aythya ferina*. *Acta Ornithologica*, 48, 103–108.
- Pöysä, H. (2003). Low host recognition tendency revealed by experimentally induced parasitic egg laying in the common goldeneye (*Bucephala clangula*). *Canadian Journal of Zoology* 81: 1561–1565.
- Pöysä, H., Eadie, J. M., & Lyon, B. E. (2014). Conspecific brood parasitism in waterfowl and cues parasites use. *Wildfowl*, 192–219.
- Rahn, H., Paganelli, C. V. & Ar, A. (1975). Relation of avian egg weight to body weight. *The Auk* 92: 750–765.
- Robertson, G. J. (1998). Egg adoption can explain joint egg-laying in common eider. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 289–296.
- Robertson, G. J., Cooch, E. G., Lank, D. B., Rockwell, R. F. & Cooke, F. (1994). Female age and egg size in the Lesser Snow Goose. *Journal of Avian Biology* 25: 149–155.
- Rohwer, F. C. & Freeman, S. (1989). The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology* 67: 239–253.
- Semel, B., Sherman, P. W. (2001). Intraspecific parasitism and nestsite competition in wood ducks. *Animal Behaviour* 61: 787–803.

- Shettleworth, S. J. (1998). *Cognition, evolution and behavior*. Oxford, New York.
- Smrček, M. (1981). Hnízdní ekologie poláka chocholačky (*Aythya fuligula*), poláka velkého (*Aythya ferina*), kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), kopřivky obecné (*Anas strepera*) a zrzohlávky rudozobé (*Netta rufina*) v jižních Čechách. M.Sc. thesis, Charles University, Praha, Czech Republic.
- Sorenson, M. D. (1991). The functional significance of parasitic egg laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual behaviour *Animal Behaviour* 42: 771–796.
- Sorenson, M. D. (1992). Comment: Why is conspecific nest parasitism more frequent in waterfowl than in other birds? *Canadian Journal of Zoology* 70: 1856–1858.
- Sorenson, M. D. (1993). Parasitic egg laying in canvasbacks: frequency, success, and individual behavior. *The Auk* 110: 57–69.
- Sorenson, M. D. (1997). Effects of intra- and interspecific nest parasitism on a precocial host, the canvasback, *Aythya valisineria*. *Behavioral Ecology* 8: 153–161.
- Sorenson, M. D. (1998). Patterns of parasitic egg laying and typical nesting in Redhead and Canvasback Ducks. In: Rothstein, S. I., Robinson, S. K. (eds). *Parasitic birds and their hosts. Studies in coevolution*. Oxford Univ. Press, New York, Oxford, pp. 357–375.
- Sorenson, M. D., Hauber, M. E. & Derrickson, S. R. (2010). Sexual imprinting misguides species recognition in facultative interspecific brood parasite. *Proceedings of The Royal Society* 277: 3079–3085.
- Šťastný, K. & Hudec, K. (eds), v tisku. Fauna ČR. Ptáci I. *Academia, Praha*.
- Šťovíček, O., Kreisinger, J., Javůrková, V. & Albrecht, T. (2013). High rates of conspecific brood parasitism revealed by microsatellite analysis in a diving duck, the common pochard *Aythya ferina*. *Journal of Avian Biology* 44: 369–375.
- Waldeck, P., Hagen, J. I., Hanssen, S. A. & Andersson, M. (2011). Brood parasitism, female condition and clutch reduction in the Common Eider *Somateria mollissima*. *Journal of Avian Biology* 42: 231–238.
- Westerkov (1950). Methods for determining the age of game bird eggs. *Journal of Wildlife Management* 14: 56–67.
- Weller, M. W. (1959). Parasitic egg laying in the Redhead (*Aythya americana*) and other North America *Anatidae*. *Ecological Monographs* 29: 333–365.
- Yamauchi, A. (1995). Theory of evolution of nest parasitism in birds. *The American Naturalist* 45: 434–456.
- Yom-Tov, Y. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55: 93–108.

SEZNAM PUBLIKACÍ

- Honza, M., Piálková, R., Albrecht, T. & Neužilová, Š. (2009). **Nest defence against conspecific intruders in the Common Pochard *Aythya ferina*: natural observations and an experimental test.** Acta Ornithologica 44: 151–158.
- Neužilová, Š., Kuklíková, B., Musil, P., Langrová, A. & Musilová, Z. (odesláno v dubnu 2015). **Differences in egg sizes of parasitic and non-parasitic eggs in the Common Pochard *Aythya ferina*, Tufted Duck *Aythya fuligula* and Red-Crested Pochard *Netta rufina*.** Ardea.
- Musil, P. & Neužilová, Š (2009): **Long-term changes in duck inter-specific nest parasitism in South Bohemia, Czech Republic.** Wildfowl Special Issue 2: 176–183.
- Neužilová, Š. & Musil, P. (2010): **Inter-specific egg recognition among two diving ducks species, Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula*.** Acta Ornithologica 45: 59–65.

Publikace jsou v této práci použity se souhlasem jejich prvních autorů, jejichž písemné vyjádření je součástí přílohy.

PŘÍLOHY

“It doesn't matter if you're born in a duck yard, so long as you are hatched from a swan's egg!”

Hans Christian Andersen, The Ugly Duckling