

**Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta
Katedra Ekologie**

**Charles University in Prague, Faculty of Science
Department of Ecology**

Doktorský studijní program: Ekologie
Ph.D. study program: Ecology

Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis



Vnitrodruhový hnízdní parazitismus: případová studie poláka velkého a vlaštovky obecné
Conspecific brood parasitism: a case study on the common pochard and the barn swallow

Mgr. Adéla Petrželková

Školitel/Supervisor: RNDr. David Hořák, PhD.

Školitel-konzultant/Supervisor-consultant: doc. Tomáš Albrecht, PhD.

Praha, 2017

Abstrakt

Tato disertační práce se zabývá vnitrodruhovým hnízdním parazitismem u ptáků (VHP). VHP je alternativní reprodukční strategie, kdy parazitická samice klade vejce do hnízda cizí hostitelské samice stejného druhu. Parazitická samice následně hnízdo hostitele opouští a ušetří tak energii, kterou by jinak musela investovat do rodičovské péče. Jelikož mezi parazitickým a hostitelským vejcem či mládětem není znatelný morfologický rozdíl, je problematické VHP rozpoznat. Proto je pro jeho určení vhodné použít molekulární metodiku. VHP může být použit jako „a best-of-bad-job“ strategie, kdy samice nemá vlastní hnízdo a vejce snáší pouze paraziticky, nebo o hnízdo přišla např. kvůli predaci. Další možnost je, že samice mohou zvýšit svoji fekunditu („fecundity enhancement“). V tomto případě samice často klade parazitická vejce a později zakládá vlastní snůšku.

V rámci této disertační práce byly studovány dva modelové druhy. Prvním druhem byla prekociální potápivá kachna – polák velký (*Aythya ferina*; Anseriformes; Anatidae). Parazitická vejce byla určena pomocí proteinového fingerprintingu a díky této metodě bylo také možné rozlišit vejce jednotlivých samic. Míra VHP byla u poláka velkého relativně vysoká (91 %, 72 %; **Kapitola 1, 4**). Velikost snůšky hostitelské samice byla negativně ovlivněna počtem cizích vajec ve snůšce. Ve studii, která se zabývala jednotlivými reprodukčními taktikami samic, bylo zjištěno, že samice poláka využívají parazitismus v různém kontextu. Některé samice snášely vejce pouze paraziticky, jiné samice kombinovaly parazitismus s péčí o vlastní snůšku. Na druhou stranu některé samice snášely vejce pouze do vlastní snůšky. Tyto tři reprodukční taktiky byly během tří let zastoupeny rovnoměrně a samice je během let měnily. Zároveň bylo zjištěno, že reprodukční úsilí se mezi samicemi lišilo v závislosti na reprodukční taktice. V neposlední řadě bylo testováno, zda je možné určit VHP pomocí morfologie vajec (tzv. „Eadiho metoda“, **Kapitola 3**). Výsledky naznačují, že použití morfologie vajec není vhodné pro určení VHP, a navíc bylo zjištěno, že výsledek může být ovlivněn příbuzností mezi parazitem a hostitelem.

Druhý modelový druh byl atriciální pěvec – vlaštovka obecná (*Hirundo rustica rustica*; Passeriformes; Hirundinidae). Parazitická mláďata byla určena pomocí mikrosatelitů DNA. Míra VHP byla nižší než u poláka velkého (22%, **Kapitola 2**). Dále bylo zjištěno, že míra hnízdního parazitismu byla pozitivně ovlivněna mírou synchronicity v hnízdění. Zhruba 28 % parazitických mláďat bylo oplodněno rezidentním samcem z hostitelského hnízda (Quasi parazitismus = QP). Samice, které kombinovaly normální hnízdění a parazitismus měly v průměru o jedno mládě více než ostatní samice v populaci. Stejně tak i QP samci měli zhruba o jednoho potomka více než průměrný samec v populaci. Oproti tomu hostitelské samice měly zhruba o jedno mládě méně než byl průměr v rámci populace.

Předložená disertační práce přináší nové poznatky o VHP u dvou studovaných druhů (polák velký a vlaštovka obecná), které byly získány pomocí molekulárních metod.

Abstract

Presented thesis is mainly concerned with the conspecific brood parasitism (CBP) in birds. CBP is an alternative reproductive strategy when a parasitic female lay egg or eggs to other (host) female's nest of the same species. Then the parasitic female leaves the host's nest and does not provide any energetic investment in a subsequent parental care. Distinguish parasitic eggs or young is problematic because there are no obvious morphological differences. Thus, the use of molecular method is crucial for proper determination of CBP. CBP can be used as 'a best-of-bad-job' when female does not have her own nest or lost her nest for example through predation. Other option is that female can increase her fecundity ('fecundity enhancement' hypothesis) when she lay parasitic egg/eggs and care about her own clutch afterward.

Two different model species were studied. The first one was a precocial diving duck - the common pochard (*Aythya ferina*; Anseriformes; Anatidae). Protein fingerprinting was used for detection of CBP and for distinguishing between eggs of individual females. It was found that the rate of CBP was relatively high in this species (91%, 72%; **Chapter 1, 4**). Further results indicated that the host clutch size decreased with the number of parasitic eggs in the clutch. The study of individual reproductive tactics revealed that females used parasitism in different context. Some females laid eggs only parasitically but others combined parasitism and normal nesting. On the other hand, some females laid their eggs only in own nest and did not parasitize. These three reproductive tactics were overall in balance and females could change them between years. Moreover, it was found that females with different reproductive tactics varied in their reproductive effort. Finally, it was tested if a detection of parasitic eggs and parasitized nests is possible by using egg morphology (Eadie's method; **Chapter 3**). The results showed that the egg morphology was not suitable for a reliable determination of CBP in the common pochard and that the method could be impacted by relatedness between parasitic and host female.

The second species under study was an altricial songbird - the barn swallow (*Hirundo rustica rustica*; Passeriformes; Hirundinidae). For detection of parasitic young were used microsatellite DNA typing. The frequency of the CBP was lower than in the common pochard (22%; **Chapter 2**). Additionally, it was found that the rate of CBP increased with a breeding synchrony. About 28% of the parasitic young were fertilized by the nest attending male (quasi-parasitism = QP). Parasitic females had more offspring per breeding attempt than was the population average as same as the quasi parasitic males. On the other hand, host females suffered decrease in the number of offspring per breeding attempt.

In conclusion, the presented thesis brings new information about CBP in two different study species (the common pochard and the barn swallow) revealed by molecular methods.

Úvod

Hlavní téma předložené disertační práce je vnitrodruhový hnízdní parazitismus (VHP) u ptáků, který byl studován u dvou různých modelových druhů. Hnízdní parazitismus v rámci ptačí říše je známý jev. K parazitismu dochází, pokud samice snese vejce do hnízda cizí hostitelské samice, toto hnízdo poté opouští a následná rodičovská péče závisí na hostiteli. V obecném povědomí je především obligátní hnízdní parazitismus. V tomto případě parazitická samice nestaví vlastní hnízdo a vejce snáší do hnízd samic jiného druhu (Payne 1977; Davies 2000). Tento mezidruhový hnízdní parazitismus lze snadno určit, jelikož mezi vejci a následně mláďaty jsou jasné morfologické rozdíly. Nicméně u VHP samice využívá jako hostitele jedince stejného druhu, a proto není jednoduché parazitovaná hnízda určit. Možná právě z tohoto důvodu byl VHP dlouhou dobu považován za vzácný (Payne 1977). Identifikovat parazitická hnízda lze pomocí tradičních metod, jako je např. nalezení abnormálně veliké snůšky, nebo nalezení vejce, které se výrazně liší od ostatních vajec ve snůšce. Další takovou metodou je časová nepravidelnost v cyklu snášení vajec. Z fyziologického hlediska je samice schopná snést pouze jedno vejce za 24 hodin (Sturkie 1965). Pokud se tedy ve snůšce objeví více vajec během jednoho dne, lze předpokládat, že hnízdo bylo parazitováno (MacWhirter 1989; Yom-Tov 1980; Møller 1987; Vedder et al. 2007, 2010). Nicméně tyto tradiční metody mohou míru VHP podhodnotit nebo naopak nadhodnotit (McRae 1997; Andersson a Åhlund 2001; Grønstøl et al. 2006; Waldeck a Andersson 2006; Griffith et al. 2009). Přesnější odhad dnes umožňují molekulární metody jako proteinový fingerprinting nebo analýza mikrosatelitů DNA (Anderholm et al. 2009; Andersson a Åhlund 2001; Waldeck a Andersson 2006). Molekulární metody začali být používány v rámci terénní biologie od 80 let minulého století a během 20 let vzrostl počet známých hnízdních parazitů z 53 druhů (Yom-Tov 1980) na 234 (Yom-Tov 2001). Na druhou stranu jsou tyto metody relativně drahé oproti tradičním metodám a zpracování nasbíraných vzorků zabere více času (Andersson a Åhlund 2001). Proto je zde snaha vytvořit metodu, díky které bychom mohli určit parazitismu na základě morfologických rozdílů mezi vejci jednotlivých samic tzv. Eadiho metoda (Eadie 1989). Nicméně u některých druhů ptáků bylo prokázáno, že parazit a hostitel jsou navzájem příbuzné (Andersson a Åhlund 2000; Andersson a Waldeck 2007; Waldeck et al. 2008; Tiedemann et al. 2011; Duda a Chętnicki 2012). To může použití Eadiho metody komplikovat. Jelikož je velikost vajec dědičná (reviewed by Christians 2002), rozdíl mezi vejcem sneseným parazitickou samicí a hostitelskou samicí by nebyl tak patrný.

VHP se vyskytuje v daleko větší míře u druhů s prekociálními mláďaty (Yom-Tov 2001). Pro srovnání, v rámci řádu Anseriformes se VHP vyskytuje téměř u 50 % druhů, na rozdíl od řádu Passeriformes, kde se vyskytuje jen zhruba u 1 %. Předpokládá se, že tato diskrepance je způsobena několika rozdíly mezi prekociálními a altriciálními druhy. Zaprvé porovnáme-li prekociální a altriciální druhy stejné hmotnosti, zjistíme, že prekociální mají početnější snůšky (Ar a Yom-Tov 1978). Dále

hnízda prekociálních druhů jsou po většinu času, kdy samice snáší vejce, nehlídaná a je zde proto větší prostor pro možnost jejich parazitování. V neposlední řadě je u prekociálních druhů nárůst investice do rodičovské péče o parazitické mládě menší než u druhů altriciálních, která svá mláďata musí krmit (Sorenson 1992). Další faktory, které mohou ovlivnit míru VHP jsou kolonialita a hnízdění v dutinách (Beauchamp 1997). U koloniálních druhů jsou hnízda umístěna blízko sebe a pro parazita je tedy jednodušší nalézt hostitelské hnízdo. U druhů hnízdících v dutinách, které sami nedokáží vyhloubit, se hnízdo může stát limitujícím faktorem a při jejich nedostatku tak míra VHP může narůstat (Andersson 1984).

Proč ale samice snáší vejce do cizího hnízda, když by se o něj mohla starat sama? Existuje několik hypotéz, které se tuto otázku pokoušejí zodpovědět. Jsou postaveny na různých faktorech prostředí anebo na kondici samice (shrnuto: MacWhirter 1989; Rohwer a Freeman 1989; Petrie a Møller 1991; Lyon a Eadie 2008). Podle hypotézy „a best-of-a-bad-job“ (e.g. Dawkins 1980) samice snáší vejce do cizích hnízd, pokud není schopná sama zahrnout. To se může stát v případě, že je omezený počet míst k hnízdění a/nebo je samice ve špatné kondici či je mladá a nezkušená (Eadie 1989; Lank et al. 1989; Lyon 1993; Sorenson 1991). Mezi „the best-of-a-bad-job“ hypotézy můžeme zařadit i hypotézu „Ztráty hnízda“. V tomto případě samice snáší vejce do cizích hnízd, pokud o to své přišla např. kvůli predaci (McRae 1997) nebo hnízdo opustila např. kvůli tomu, že bylo parazitováno (Šťovíček et al. 2013). Na druhé straně stojí hypotéza „a fecundity enhancement“ („zvýšení fekundity“, Kendra et al. 1988). Ta předpokládá, že samice může díky VHP zvýšit své reprodukční úsilí. Samice může kombinovat parazitické snášení vajec s péčí o vlastní snůšku. Taková samice snáší parazitická vejce většinou před tím, než sama zahrnout (Møller 1987; Sorenson 1991; Lyon 1993; McRae 1998; Åhlund & Andersson 2001). Zvýšení fekundity lze také očekávat u samic, které by zcela rezignovaly na tvorbu vlastního hnízda a všechna svá vejce by po celý život snášela pouze paraziticky („celoživotní specialista“). Existence takového specialisty však nebyla dosud prokázána a různé studie dokládají, že samice mezi lety mění reprodukční strategie (Heusmann et al. 1980; Eadie 1989; Sorenson 1991; Forslund and Larsson 1995; McRae 1998; Åhlund and Andersson 2001).

Sorenson (1991) vymyslel model, který propojuje jednotlivé reprodukční taktiky v jeden celek. Samice se tak každý rok na začátku hnízdění „rozhoduje“, jakou reprodukční taktiku zvolí, podle podmínek prostředí a svých fyzických možností. (i) Samice tedy nemusí v daném roce vůbec hnízdit, (ii) nebo může snášet vejce pouze paraziticky („obyčejný parazit“), (iii) nebo může klást vejce pouze do svého hnízda („neparazitická samice“) anebo (iv) může mít vlastní hnízdo a zároveň snášet parazitická vejce („hnízdící parazit“). Zajímavé je, že u některých druhů byli zaznamenáni jen parazité bez hnízda (Eadie a Fryxell 1992; Forslund a Larsson 1995; Sandell a Diemer 1999; Anderholm et al. 2009;

Kreisinger et al. 2010), zatímco u jiných se vyskytuje kombinace obou parazitických strategií (Sorenson 1991; Andersson a Åhlund 2001; Eadie 1989).

Pro parazitickou samici může být VHP výhodný, ale hostitel může utrpět značné újmy. Již ve chvíli, kdy parazit snáší vejce do cizího hnízda mohou být vejce hostitel poškozena (Lombardo et al. 1989). S počtem parazitických vajec může narůstat i celkový počet vajec ve snůšce, což může způsobit: (i) snížení počtu mláďat hostitele (Eadie 1989; Lyon 1993), (ii) prodloužení inkubace, a tak zvýšení rizika predace (Gibbons 1986; Nielsen et al. 2006) nebo (iii) nárůst energie investované do rodičovské péče (Visser a Lessells 2001; Hanssen et al. 2005) a některé další ztráty (Brown and Brown 1991; 1998; Milonoff et al. 2004). Je-li cena parazitismu pro hostitele příliš vysoká, mělo by v evoluci dojít ke vzniku anti-parazitické strategie (např.: (i) odstranění cizího vejce z hnízda, (ii) opuštění parazitovaného hnízda nebo (iii) hlídání hnízda a agresivní chování vůči narušiteli samičího pohlaví (Lyon 1993; McRae 1995; Šťovíček et al. 2013; Petrie a Møller 1991; Davies 2000).

U sociálně monogamních druhů, kde se o hnízdo starají oba rodiče, může parazitická samice za určitých podmínek získat přístup k hostitelskému hnízdu. Pokud kopuluje se samcem, který pečuje o dané hostitelské hnízdo, může jí umožnit přístup do svého hnízda (Petrie 1986). V tomto případě je parazitické mládě v hnízdě hostitele příbuzné samci, ale již není příbuzné jeho sociální partnerce. Pokud dochází k takové spolupráci mezi samcem a parazitickou samicí, jedná se o adaptivní quasi-parazitismus (QP). Pokud se ovšem VHP a mimo-párové kopulace (samec kopuluje se samicí, která není jeho sociální partnerka (Petrie 1986, Arnold a Owens 2002) vyskytují v populaci v určité míře, může QP vznikat i náhodně (Alves a Bryant 1998; Griffith et al. 2004).

Cíle práce

- 1) Pomocí molekulárních metod popsat míru VHP u poláka velkého *Aythya ferina* a vlaštovky obecné *Hirundo rustica rustica*. Dále popsat míru QP u vlaštovky obecné
- 2) Zjistit, zda některé z aspektů ovlivňují míru VHP:
 - a. u poláka velkého: načasování hnízdění
 - b. u vlaštovky obecné: načasování hnízdění, synchronizace v hnízdění, hnízdění soliterně či v kolonii
- 3) Popsat rozdíl ve velikosti snůšky hostitelské a parazitické samice u obou druhů.
- 4) Popsat reprodukční taktiky u samic poláka velkého a určit, zda se liší v reprodukčním úspěchu.
- 5) Zjistit, zda lze použít „Eadiho metodu“ k určení parazitovaných hnízd a parazitických vajec u poláka velkého a zda příbuznost mezi samicemi může ovlivnit výsledek této metody.

Metodika

VHP byl studován na dvou modelových druzích: polák velký a vlaštovka obecná.

Polák velký je semikoloniální potápivá kachna, která hnízdí v litorální vegetaci (Albrecht et al. 2006) a má prekociální mláďata. V rámci této disertace byly studovány dvě populace: první z nich byla v Chráněné krajinné oblasti Poodří v České republice [49°45'N, 18°09'E] a to v letech 2008–2010 a druhá se nacházela v Biosférické rezervaci Třeboňsko v České republice [49°09'03.43"N, 14°43'32.55"E] v letech 2004–2006. Pro identifikaci parazitovaných hnízd a vajec jednotlivých samic byl použit proteinový fingerprinting. Metoda je založena na izoelektrické fokusaci vaječného bílku v gradientu pH a poskytuje řadu pruhů, která je jedinečná pro individuální samice (Andersson a Åhlund 2001).

Jako druhý modelový druh byla zkoumána vlaštovka obecná. Vlaštovka obecná je sociálně monogamní a svá mláďata krmí (altriciální mláďata). Vlaštovky hnízdí převážně v koloniích (jen výjimečně soliterně) v hospodářských budovách v blízkosti člověka. Data pro tuto studii byla sesbírána v letech 2010–2012 ve dvou izolovaných populacích: Šaloun, Lomnice nad Lužnicí [49° 4' 7.762" N, 14° 42' 36.521" E] a Hamr, Lužnice [49° 3' 25.288" N, 14° 46' 10.82" E]. Pro identifikaci parazitovaných hnízd a mláďat byla použita analýza mikrosatelitů DNA na šesti vysoce polymorfních lokusech (Tsyusko et al. 2007, Primmer et al. 1995).

Bližší popis metodiky je uveden v jednotlivých kapitolách (Kapitola 1, 2, 3, 4) disertační práce.

Výsledky:

Kapitola 1

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus a velikost snůšky hostitelské samice u poláka velkého *Aythya ferina*

Petrželková, A., Klvaňa, P., Albrecht, T., a Hořák, D. (2013).

Acta Ornithologica 48, 103–108.

Abstrakt

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je alternativní reprodukční strategie. Parazitická samice klade vejce do hnízda jiné samice stejného druhu a ta následně poskytuje rodičovskou péči. VHP je v rámci ptačí říše hojně popsán, nicméně počet studií, které by popisovaly frekvenci VHP v rámci populace na základě molekulárních dat, je stále nízký. V rámci našeho výzkumu je VHP u poláka velkého (*Aythya ferina*) určen pomocí proteinového fingerprintingu vaječného bílku. Během tří let jsme nasbírali data ze 42 hnízd. Z celkového počtu 432 vajec bylo 162 (37.5 %) sneseno parazitickou samicí. Alespoň jedno parazitické vejce bylo zaznamenáno v 39 hnízdech (93 %). Průměrná velikost snůšky byla 10 vajec. Nicméně poté co jsme vyloučili vejce parazitická, klesla průměrná velikost snůšky na 6 vajec. Počet samic, které parazitovaly v jednom hnízdě, se pohyboval mezi 1 až 7 a průměrný počet parazitických samic na jedno hnízdo byl 2.53 ± 0.28 . Výsledky prokázaly negativní korelaci mezi počtem parazitických vajec ve snůšce a načasováním hnízdění – parazité snesly nejvíce vajec před vrcholem hnízdní sezony. Navíc velikost snůšky hostitelské samice prokazatelně klesala s množstvím vajec, která byla do hnízda snesena paraziticky. Výsledky naznačují, že vysoká míra parazitismu může vést hostitele k přizpůsobení velikosti vlastní snůšky, nicméně další vysvětlení jsou uvedena v diskuzi.

Kapitola 2

Hnízdní parazitismus a quasi-parazitismus u evropské vlaštovky obecné *Hirundo rustica rustica*

Adéla Petrželková, Romana Michálková, Jana Albrechtová, Jaroslav Cepák, Marcel Honza, Jakub Kreisinger, Pavel Munclinger, Martina Soudková, Oldřich Tomášek a Tomáš Albrecht (2015)

Behavioral Ecology and Sociobiology 69, 1405–1414.

Abstrakt

V předložené studii se zabýváme mimo-párovou maternitou (MPM) v evropské populaci sexuálně promiskuitní vlaštovky obecné (*Hirundo rustica rustica*). Během tří let jsme získali data z celkem 245 hnízd (225 hnízd patřilo 120 samicím, které jsme byli schopni identifikovat). Celkem v 54 (22.0 %) hnízdech bylo identifikováno alespoň jedno parazitické mládě a z celkového počtu 1060 mláďat bylo 5.7 % parazitických. Z celkového počtu EPM mláďat bylo až 28.3 % výsledkem quasi-parazitismus (QP). V takovém případě je parazitické mládě příbuzné hostitelskému samci. Hnízda quasi-parazitických samic nebyla nikdy v přímé blízkosti parazitovaných hnízd. Naše data tedy naznačují, že QP ve studované populaci není náhodný a může být klasifikován jako třetí alternativní reprodukční strategie vedle mimo-párové paternity (EPP) a vnitrodruhového hnízdního parazitismu (VHP). Dále byl hodnocen vliv některých socio-ekologických faktorů, nicméně prokazatelně ovlivňoval míru VHP jen počet simultánně hnízdících samic. Zatímco parazitické samice (jak QP tak VHP) měly průměrně více mláďat na jednu hnízdní událost než byl průměr celé populace, hostitelské samice měly nižší počet mláďat na snůšku. Na druhou stranu samci, kteří zplodili QP mládě, měli větší počet mláďat než průměrný samec v populaci. To může značit, že samci, kteří kooperují s parazitickou samicí, mohou z této spolupráce profitovat na úkor své sociální partnerky.

Kapitola 3

Morfologie vajec není vhodná pro identifikaci parazitovaných hnízd při vnitrodruhového hnízdním parazitismu u poláka velkého: testováno pomocí proteinového fingerprintingu i s ohledem na příbuznost mezi samicemi

Adéla Petrželková, Hannu Pöysä, Petr Klvaňa, Tomáš Albrecht, David Hořák

Journal of Avian Biology 48, 229–234.

Abstrakt

Vnitrodruhový hnízdní parazité snáší vejce do cizích hnízd samic stejného druhu. K odhalení vnitrodruhového hnízdního parazitismu (VHP) se používá mnoho metod. Tradiční metody však mohou poskytnout nepřesný odhad míry VHP. Na druhou stranu molekulární metody, které jsou více přesné, jsou drahé a časově náročné. Eadie vyvinul metodu pro odhad míry VHP, která je založena na rozdílech v morfologii vajec mezi jednotlivými samicemi. Tato metoda porovnává Euklidovské vzdálenosti mezi všemi páry vajec v hnízdě, které byly vypočítány ze standardizovaných rozměrů vajec (délka, šířka, hmotnost). Přesnost této metody jsme testovali na poláku velkém *Aythya ferina*. Použili jsme k tomu parazitická (39 hnízd) a neparazitická (16 hnízd) hnízda, u kterých byla parazitická vejce určena pomocí proteinového fingerprintingu. Také jsme zjišťovali, zda lze rozlišit vejce parazita a hostitele v rámci jedné snůšky. Zjistili jsme, že variabilita v maximální Euklidovské vzdálenosti (MED) lze vysvětlit pomocí parazitismu, nicméně stále zde byl velký překryv mezi parazitovanými a neparazitovanými hnízdy. MED také rostla s velikostí snůšky. Pomocí diskriminační analýzy jsme byli schopni správně určit jako parazitovaná či neparazitovaná jen 76.4 % hnízd a jen 68.3 % vajec bylo možno správně učít jako snesených parazitem nebo hostitelem. Dále jsme zjistili, že MED roste s vyšší příbuzností samic v hnízdě. Tento vztah byl podpořen pozitivní korelací mezi MED a odhadem příbuznosti mezi jednotlivými páry samic. Přestože variabilita v morfologii vajec poláka velkého je spojena s VHP, nelze podle ní spolehlivě určit parazitovaná a neparazitovaná hnízda.

Kapitola 4

Proteinový fingerprinting odhalil vysokou flexibilitu v parazitické strategii u samic poláka velkého (*Aythya ferina*)

Petrželková, A., Klvaňa, P., Albrecht, T. a Hořák, D.

Abstrakt

Vnitrodruhový hnízdni parazitismus (VHP) je alternativní reprodukční strategie ptáků. Příčiny užití této strategie se mohou různit. Podle hypotézy „a fecundity enhancement“ samice mohou kombinovat klasické hnízdění a parazitismus, což vede k nárůstu jejich reprodukčního úspěchu. Na druhou stranu některé samice snášejí parazitická vejce jen jako „a-best-of-bad-job“. To mohou být samice, které nedokázaly získat vlastní hnízdo, nebo o něj přišly. Sorenson navrhl „reproductive decision“ model, který předpokládá, že samice jsou v rozhodování ovlivněny podmínkami prostředí a jejich fyzickým stavem. Proto samice v rámci dané hnízdni sezony (i) mohou snášet vejce jen do vlastního hnízda, (ii) nebo mohou snášet vejce pouze paraziticky, (iii) nebo mohou kombinovat vlastní snůšku a parazitismus nebo (iv) mohou na reprodukci v daném roce zcela rezignovat. Pro identifikaci vajec jednotlivých samic jsme použili proteinový fingerprinting, a proto jsme zaznamenali data jen o samicích, která snesla alespoň jedno vejce. Zjišťovali jsme, jaká je frekvence jednotlivých reprodukčních strategií v rámci studované populace poláka velkého (*Aythya ferina*). Zjistili jsme, že některé samice snášejí vejce jen do vlastní snůšky. Parazitismus využívají některé samice jako strategii ke zvýšení reprodukčního úspěchu, zatímco jiné ji využívají jako „the-best-of-bad-job“, pokud nemají vlastní hnízdo, nebo o něj přišly. Tyto tři reprodukční strategie byly v rámci populace zastoupeny rovnoměrně a zjistili jsme, že samice je mohou mezi lety měnit. Z celkového počtu 41 hnízd bylo 71.9 % parazitováno a 31.5 % vajec bylo sneseno parazitickou samicí. Výsledky naznačují, že VHP je u poláka velkého velice flexibilní strategie a samice mohou reprodukční strategie měnit mezi lety.

Introduction

The main topic of presented theses is conspecific brood parasitism (CBP) in birds that was studied in two different species. Brood parasitism is known phenomena in birds but mainly as an obligate brood parasitism where parasitic female is not able to build own nest and lay egg to another female's nest of the different species (Payne 1977; Davies 2000). Then she leaves the nest and does not provide any subsequent parental care. In such a case, we can distinguish parasitic egg or parasitic young because there are obvious morphological differences between host and parasite. In contrast, conspecific brood parasites lay egg in the host nest of the same species and thus recognize parasitized nests is problematic. As a reason, CBP was long time consider as rare against obligate brood parasitism (Payne 1977). Parasitized nests can be distinguished by traditional methods as abnormal clutch size, or egg with weird appearance. Another traditional method is finding irregularities in egg laying. Birds are able to lay only one egg per 24 hours (Sturkie 1965). If there appears more egg in the clutch during one day the nest was probably parasitized (MacWhirter 1989; Yom-Tov 1980; Møller 1987; Vedder et al. 2007, 2010). However, these methods can underestimate or overestimate the true frequency of CBP (McRae 1997; Andersson and Åhlund 2001; Grønstøl et al. 2006; Waldeck and Andersson 2006; Griffith et al. 2009). Molecular methods as protein fingerprinting or microsatellite typing seems to be more accurate (Anderholm et al. 2009; Andersson and Åhlund 2001; Waldeck and Andersson 2006) and with their integration to a field biology the awareness about CBP started to grow. The number of known brood parasitic species increased from 53 (Yom-Tov 1980) to 234 (Yom-Tov 2001) during the last 20 years of the 20th century. On the other hand, these methods have also some disadvantages. They are relatively expensive and time consuming (Andersson and Åhlund 2001). So, there is an effort to develop a method for determination of parasitized nests and eggs based on differences in egg morphology (Eadie 1989). It is based on Euclidean distances calculated for pairs of eggs within a clutch using standardized egg measurements of length, width and weight. However, in some of the bird species was found that parasite and host are often related (Andersson and Åhlund 2000; Andersson and Waldeck 2007; Waldeck et al. 2008; Tiedemann et al. 2011; Duda and Chętnicki 2012). Because egg size is highly heritable (reviewed by Christians 2002), the difference between parasitic and host egg would be smaller and distinguish parasitic egg with Eadie's method can be problematic.

CBP is highly prevalent in birds with precocial mode of parental care (Yom-Tov 2001). Almost 50% of species in order Anseriformes are conspecific brood parasites and on the other hand only 1% in order Passeriformes (Yom-Tov 2001). Several reasons are discussed to clarify this disproportion. Firstly, precocial birds lay more eggs than similar sized altricial species (Ar and Yom-Tov 1978). Secondly, the nest is unattended during the most of a laying period because they start incubation at the end of a clutch completion. Finally, parental care about extra egg and young is not as demanding

in precocial species (Sorenson 1992). Other factors as colonial nesting or cavity nesting can influence the frequency of CBP (Beauchamp 1997). In colonial species nests are placed close together and thus parasitic female can easily find the host nest. In secondary cavity nesting species, the nest can be limiting factor and if there is not enough nest sites the rate of CBP can increase (Andersson 1984).

But, why females lay own eggs in others female's nest and do not incubate them by themselves? There were proposed several hypotheses that are based on environmental and physiological condition (reviewed: MacWhirter 1989; Rohwer and Freeman 1989; Petrie and Møller 1991; Lyon and Eadie 2008). Females may use parasitism as 'a best-of-bad-job' (e.g. Dawkins 1980) when they are not able to gain nest site or territory for normal breeding or when they are in poor condition and/or with little experience (Eadie 1989; Lank et al. 1989; Lyon 1993; Sorenson 1991). To 'the best-of-bad-job' we can ascribe also the Nest lost hypothesis, when female lay parasitically because she lost her nest through predation (McRae 1997) or abandon it because of parasitism (Šťoviček et al. 2013). On the other hand, 'fecundity enhancement' hypothesis (Kendra et al. 1988) predicts females may increase their reproductive effort through the CBP. In case of mixed reproductive tactic, parasitic female has nest of her own and lay some eggs parasitically, parasitic eggs are often laid before female's own clutch initiation (Møller 1987; Sorenson 1991; Lyon 1993; McRae 1998; Åhlund & Andersson 2001). Enhancement in fecundity is also predicted if females completely avoid breeding in own clutch and lay eggs only to foreign nests during all her life ('a life-long specialist'). But the existence of life-long specialist has been never confirmed and in different species was found females switch breeding options between years (Heusmann et al. 1980; Eadie 1989; Sorenson 1991; Forslund and Larsson 1995; McRae 1998; Åhlund and Andersson 2001).

Sorenson's (1991) came with a decision reproductive model, that puts females breeding tactic in one continuum and predicts female may decide according to the conditions in the beginning of the season what breeding tactic will use. (i) A non-breeding female do not breed at all. (ii) Some of the females may lay eggs only parasitically ('pure parasites'), (iii) some may normally breed and care about their clutch ('non-parasitic females') and (iv) the rest of the females can lay some eggs parasitically and then initiated and care about own clutch ('nesting parasites'). Interestingly, in some species parasitism is provide only by 'pure parasites' (Eadie and Fryxell 1992; Forslund and Larsson 1995; Sandell and Diemer 1999; Anderholm et al. 2009; Kreisinger et al. 2010) while in others both parasitic tactics seems to be present (Sorenson 1991; Anderson and Åhlund 2001).

CBP can be advantageous for parasite but for host can be associated with a number of different costs. During the parasitic egg laying host eggs can be damaged (Lombardo et al. 1989). With the number of parasitic eggs the whole clutch size can increase. Increased clutch size may cause: (i)

decrease in number of host young (Eadie 1989; Lyon 1993), (ii) prolonged incubation period and thus the risk of predation (Gibbons 1986; Nielsen et al. 2006) or (iii) increased in energetic costs for parental care (Visser and Lessells 2001; Hanssen et al. 2005) and other costs (Brown and Brown 1991; 1998; Milonoff et al. 2004). So, if the cost of being parasitized is high there should be a strong selection pressure to avoid parasitism and host may evolve anti-parasitic tactics as egg rejection, nest abandonment, nest guarding and aggressive behaviour against female intruder (Lyon 1993; McRae 1995; Šťovíček et al. 2013; Petrie and Møller 1991; Davies 2000).

In species where both parents care about a nest, parasitic female can avoid nest guarding under certain circumstances (Petrie 1986). If the parasitic female copulates with the male from the host nest, he can deliberately provide her an access to his nest where she can lay the parasitic egg. This would be an example of an adaptive Quasi-parasitism (QP). On the other hand, QP may arise also by chance in population where CBP occurs together with extra-pair copulation (EPC; Alves and Bryant 1998; Griffith et al. 2004). EPC is an alternative reproductive strategy where males and females copulate out of their pair bond (Petrie 1986; Arnold and Owens 2002). Thus, if these two reproductive strategies are present at certain level, QP can be just a by-product of their combination (Alves and Bryant 1998; Griffith et al. 2004).

Aims of the study

- 1) Describe the frequency of CBP in two study species (the common pochard and the barn swallow) and describe the frequency of QP in barn swallow with use of molecular methods
- 2) Find if given aspects affected the frequency of CBP:
 - a. in the common pochard: a timing of breeding.
 - b. in the barn swallow: a timing of breeding, a breeding synchrony, solitary or colonial nesting.
- 3) Describe the difference between a clutch size of host and parasitic female bird in both study species.
- 4) Describe the reproductive tactics of the common pochard and variance in their reproductive effort
- 5) Test if Eadie's method is reliable for detection of parasitized nests and parasitic eggs and found if relatedness can affect this method.

Methods

I studied the CBP on two model species: the common pochard and the barn swallow.

The common pochard is a semi-colonial diving duck breeding in dense littoral vegetation (Albrecht et al. 2006) and has precocial mode of parental care. We studied two different populations: first in Poodří Landscape Protected Area in Czech Republic [49°45'N, 18°09'E] during 2008–2010 and second in Třeboň Biosphere Reserve in Czech Republic [49°09'03.43"N, 14°43'32.55"E] during 2004–2006. To identify parasitized nests and eggs of individual females we used protein fingerprinting. The method is based on isoelectric focus of egg white proteins in pH gradient and provides band pattern characteristic for individual females (Andersson and Åhlund 2001).

The barn swallow is social monogamous passerine with altricial mode of parental care. They usually nest in colonies but sometimes also solitarily. They build their nests in close proximity of humans usually in barns and houses for farm cattle. Data were collected during 2010–2012 at two isolation farms (Šaloun, Lomnice nad Lužnicí [49° 4' 7.762" N, 14° 42' 36.521" E] and Hamr, Lužnice [49° 3' 25.288" N, 14° 46' 10.82" E]). For identification of parasitized nests, we used microsatellite DNA typing at six highly-polymorphic loci (Primmer et al. 1995; Tsyusko et al. 2007).

For better clarification of methodology see Chapters 1,2,3,4 in the Ph.D. thesis.

Results

Chapter 1

Conspecific Brood Parasitism and Host Clutch Size in Common Pochards *Aythya ferina*

Adéla Petrželková, Petr Klvaňa, Tomáš Albrecht and David Hořák

Abstract

Conspecific brood parasitism is an alternative reproductive tactic in which parasitic females lay eggs into the nests of other females of the same species who carry out the subsequent parental care. Conspecific brood parasitism is reported to be common among birds, however detailed information about rates of parasitism based on molecular identification of alien eggs at the population level is still scarce. Here, we used protein fingerprinting of egg albumen to identify eggs laid by parasites in a breeding population of Common Pochard *Aythya ferina*. Among 42 nests sampled during 3 field seasons, 162 eggs out of 432 (37.5%) were classified as parasitic. Conspecific brood parasitism occurred in total in 39 nests (93%). Average clutch size was about 10 eggs. However, after exclusion of parasitic eggs, the clutch size decreased to about 6 eggs. The number of parasitic females ranged from 1 to 7 and the mean number of parasitic females per clutch was 2.53 ± 0.28 . We found a significant negative correlation between the number of parasitic eggs within a clutch and the timing of breeding — parasites laid most of the eggs before the estimated peak of initiated nests. In addition, number of parasitic eggs was negatively related to number of host eggs in the clutch. This observation implies that cost of excessive parasitism might cause clutch size adjustment in the host but other possible explanations are discussed.

Chapter 2

Brood parasitism and quasi-parasitism in the European barn swallow *Hirundo rustica rustica*

Adéla Petrželková, Romana Michálková, Jana Albrechtová, Jaroslav Cepák, Marcel Honza, Jakub Kreisinger, Pavel Munclinger, Martina Soudková, Oldřich Tomášek and Tomáš Albrecht

Abstract

We studied patterns of extra-pair maternity (EPM) in 245 nests (225 nests belonging to 120 females of known identity) of sexually promiscuous European barn swallows (*Hirundo rustica rustica*) over a 3-year period. At least one EPM nestling was identified in 54 nests (22.0 %), representing 5.7 % of a total of 1060 nestlings. Up to 28.3 % of all EPM nestlings resulted from quasi-parasitism (QP), whereby nest-attending males sired parasitic offspring. Nests of quasi-parasitic females were never in close proximity to the host nest. Our data thus indicate nonrandom QP patterns in our population suggesting that QP can be considered a third alternative reproductive strategy alongside extra-pair paternity (EPP) and intraspecific brood parasitism (IBP). Of several socioecological factors evaluated, only number of simultaneous egg-laying females in the population proved a good predictor for EPM occurrence. Whereas parasitic females produced more offspring per breeding attempt than was the population average, both QP and IBP affected host female reproductive output, being associated with a reduced number of her offspring produced from the nest. On the contrary, QP resulted in an increase in the number of offspring produced by nest-attending males, suggesting that males may benefit from cooperating with parasitic females at the expense of their social partners.

Chapter 3

Egg morphology fails to identify nests parasitized by conspecifics in common pochard: a test based on protein fingerprinting and including female relatedness

Adéla Petrželková, Hannu Pöysä, Petr Klvaňa, Tomáš Albrecht, David Hořák

Abstract

Conspecific brood parasites lay eggs in nests of other females of the same species. A variety of methods have been developed and used to detect conspecific brood parasitism (CBP). Traditional methods may be inaccurate in detecting CBP and in revealing its true frequency. On the other hand, more accurate molecular methods are expensive and time consuming. Eadie developed a method for revealing CBP based on differences in egg morphology. That method is based on Euclidean distances calculated for pairs of eggs within a clutch using standardized egg measurements (length, width and weight). We tested the applicability of this method in the common pochard *Aythya ferina* using nests that were identified as parasitized (39 nests) or non-parasitized (16 nests) based on protein fingerprinting of eggs. We also analyzed whether we can distinguish between parasitic and host eggs in the nest. We found that variation in MED can be explained by parasitism but there was a huge overlap in MED between parasitized and non-parasitized nests. MED also increased with clutch size. Using discriminant function analysis (DFA) we found that only 76.4% of nests were correctly assigned as parasitized or non-parasitized and only 68.3% of eggs as parasitic or host eggs. Moreover, we found that MED in parasitized nests increased with relatedness of the females that laid eggs in the nest. This finding was supported by positive correlation between MED and estimated relatedness in female–female pairs. Although variation in egg morphology is associated with CBP, it does not provide a reliable clue for distinguishing parasitized nests from non-parasitized nests in common pochard.

Chapter 4

Protein fingerprinting revealed high flexibility in brood parasitism strategies among females of the Common Pochard (*Aythya ferina*)

Adéla Petrželková, Petr Klvaňa, Tomáš Albrecht and David Hořák

Conspecific brood parasitism (CBP) is an alternative reproductive strategy in birds. Motivations to use this behaviour can differ among females. According to 'a fecundity enhancement hypothesis' females can mix normal reproduction in own nest with parasitism and thus increase their reproductive success. On the other hand, some females lay parasitic eggs only as 'a best-of-bad-job'. These can be females that are not able to gain own nest or territory or females that lost their nest. Sorenson's reproductive decision model predicts that females may adjust the breeding strategy to conditions of the environment and their physiological state. Thus, (i) females may lay only in own nest and do not lay any egg parasitically can thus adopt or (ii) become a pure parasite, (iii) mixed reproductive strategy – combine breeding with parasitism, or (iv) even omit reproduction completely in given breeding season. For detection of parasitic eggs, we used protein fingerprinting thus we collected data only about females that laid at least one egg. We investigated frequency of respective strategies in a population of the common pochard (*Aythya ferina*). We found that some females laid eggs only in own nest and other use CBP as a mixed reproductive strategy to enhance their reproductive effort but also as 'the best-of-bad-job' strategy when they do not have nest of their own or after the nest loss. All these three reproductive strategies were in balance in our study population and females changed their reproductive strategies between years. We found 71.9% (41) of nests were parasitized and 31.5% (164) eggs were laid parasitically. Our results suggest that in the common pochard CBP is a highly flexible reproductive strategy and females are able to switch their reproductive strategies between years.

Reference/References

- Åhlund, M., and Andersson, M. (2001). Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414, 600–601.
- Anderholm, S., Marshall, R.C., van der Jeugd, H.P., Waldeck, P., Larsson, K., and Andersson, M. (2009). Nest parasitism in the barnacle goose: evidence from protein fingerprinting and microsatellites. *Anim Behav* 78, 167–174.
- Andersson, M. (1984) Brood parasitism within species. Pp. 195-227 in *Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism* (C. J. Barnard, Ed.). London, Croom Helm.
- Andersson, M., and Åhlund, M. (2000). Host-parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *P Natl Acad Sci USA* 97, 13188–13193.
- Andersson, M., and Åhlund, M. (2001). Protein fingerprinting: a new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology* 82, 1433–1442.
- Andersson, M., and Eriksson, M.O.G. (1982). Nest parasitism in goldeneyes *Bucephala clangula*: some evolutionary aspects. *Amer Nat* 120, 1–16.
- Andersson, M., and Waldeck, P. (2007). Host-parasite kinship in a female-philopatric bird population: evidence from relatedness trend analysis. *Mol Ecol* 16, 2797–2806.
- Ar, A., and Yom-Tov, Y. (1978). The evolution of parental care in birds. *Evolution* 32, 655.
- Arnold, K.E., and Owens, I.P.F. (2002). Extra-pair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care and the risk of retaliation. *P Roy Soc B-Biol Sci* 269, 1263–1269.
- Beauchamp, G. (1997). Determinants of intraspecific brood amalgamation in waterfowl. *Auk* 114, 11–21.
- Brown, C.R., and Brown, M.B. (1991). Selection of high-quality host nests by parasitic cliff swallows. *Anim Behav* 41, 457–465.
- Brown, C.R., and Brown, M.B. (1998). Fitness components associated with alternative reproductive tactics in cliff swallows. *Behav Ecol* 9, 158–171.
- Davies, N.B. (2000). *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. London: T&AD Poyser.
- Dawkins, R. (1980). Good strategy or evolutionarily stable strategy. In: Barlow GW, Silverberg J (eds) *Sociobiology: beyond nature/nurture?* Westview Press, Boulder, pp 331–367.
- Duda, N., and Chętnicki, W. (2012). Conspecific brood parasitism is biased towards relatives in the common black-headed gull. *Ardea* 100, 63–70.
- Eadie, J.M. (1989) *Alternative reproductive tactics in a precocial bird: the ecology and evolution of brood parasitism in goldeneyes*. – PhD thesis, Univ of British Columbia.
- Eadie, J.M., and Fryxell, J.M. (1992). Density dependence, frequency dependence, and alternative nesting strategies in goldeneyes. *Amer Nat* 140, 621–641.
- Forslund, P., and Larsson, K. (1995). Intraspecific nest parasitism in the barnacle goose: behavioural tactics of parasites and hosts. *Anim Behav* 50, 509–517.
- Gibbons, D.W. (1986). Brood parasitism and cooperative nesting in the moorhen, *Gallinula chloropus*. *Behav Ecol Sociobiol* 19, 221–232.
- Griffith, S.C., Barr, I., Sheldon, B.C., Rowe, L.V., and Burke, T. (2009). Egg patterning is not a reliable indicator of intraspecific brood parasitism in the blue tit *Cyanistes caeruleus*. *J Avian Biol* 40, 337–341.

- Grønstøl, G., Blomqvist, D., and Wagner, R.H. (2006). The importance of genetic evidence for identifying intra-specific brood parasitism. *J Avian Biol* 37, 197–199.
- Hanssen, S.A., Hasselquist, D., Folstad, I., and Erikstad, K.E. (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proc R Soc Lond Ser B-Biol Sci* 272, 1039–1046.
- Heusmann, H.W., Bellville, R., and Burrell, R.G. (1980). Further observations on dump nesting by wood ducks. *J Wildl Manage* 44, 908–915.
- Kendra, P.E., Roth, R.R., and Tallamy, D.W. (1988). Conspecific brood parasitism in the house sparrow. *Wilson Bull* 100, 80–90.
- Kilpi, M., and Lindstrom, K. (1997). Habitat-specific clutch size and cost of incubation in common eiders, *Somateria mollissima*. *Oecologia* 111, 297–301.
- Kreisinger, J., Munclinger, P., Javůrková, V., and Albrecht, T. (2010). Analysis of extra-pair paternity and conspecific brood parasitism in mallards *Anas platyrhynchos* using non-invasive techniques. *Journal of Avian Biol* 41, 551–557.
- Lank, D.B., Mineau, P., Rockwell, R.F., and Cooke, F. (1989). Intraspecific nest parasitism and extra-pair copulation in lesser snow geese. *Anim Behav* 37, 74–89.
- Lombardo, M.P., Power, H.W., Stouffer, P.C., Romagnano, L.C., and Hoffenberg, A.S. (1989). Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Behav Ecol Sociobiol* 24, 217–223.
- Lyon, B. (1993). Conspecific brood parasitism as a flexible female reproductive tactic in American coots. *Anim Behav* 46, 911–928.
- Lyon, B.E., and Eadie, J.M. (2008). Conspecific brood parasitism in birds: A Life-history perspective. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39, 343–363.
- MacWhirter, R.B. (1989). Minireview: On the rarity of intraspecific brood parasitism. *Condor* 91, 485.
- McRae, S.B. (1995). Temporal variation in responses to intraspecific brood parasitism in the moorhen. *Anim Behav* 49, 1073–1088.
- McRae, S.B. (1997). Identifying the eggs of conspecific brood parasites in the field: a cautionary note. *Ibis* 139, 701.
- McRae, S.B. (1998). Relative reproductive success of female moorhens using conditional strategies of brood parasitism and parental care. *Behav Ecol* 9, 93–100.
- Milonoff, M., Poysa, H., Runko, P., and Ruusila, V. (2004). Brood rearing costs affect future reproduction in the precocial common goldeneye *Bucephala clangula*. *J Avian Biol* 35, 344–351.
- Møller, A.P. (1987). Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in swallows, *Hirundo rustica*. *Anim Behav* 35, 247–254.
- Nielsen, C.R., Parker, P.G., and Gates, R.J. (2006). Intraspecific nest parasitism of cavity-nesting wood ducks: costs and benefits to hosts and parasites. *Anim Behav* 72, 917–926.
- Payne, R.B. (1977). The ecology of brood parasitism in birds. *Annu Rev Ecol Systemat* 8, 1–28.
- Petrie, M. (1986) Reproductive strategies of male and female moorhens (*Gallinula chloropus*). In: Rubenstein DI, Wrangham RW (eds) *Ecological aspects of social evolution*. Princeton University Press, Princeton, N.J., pp 43–63

- Petrie, M., and Møller, A.P. (1991). Laying eggs in others' nests: Intraspecific brood parasitism in birds. *Trends Ecol Evol* 6, 315–320.
- Primmer, C.R., Møller, A.P., and Ellegren, H. (1995). Resolving genetic relationships with microsatellite markers: a parentage testing system for the swallow *Hirundo rustica*. *Mol Ecol* 4, 493–498.
- Rohwer, F.C., and Freeman, S. (1989). The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Can J Zool* 67, 239–253.
- Sandell, M.I., and Diemer, M. (1999). Intraspecific brood parasitism: a strategy for floating females in the European starling. *Anim Behav* 57, 197–202.
- Semel, B., and Sherman, P.W. (2001). Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks. *Anim Behav* 61, 787–803.
- Sorenson, M.D. (1991). The functional significance of parasitic egg laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual behaviour. *Anim Behav* 42, 771–796.
- Sorenson, M.D. (1992). Comment: Why is conspecific nest parasitism more frequent in waterfowl than in other birds? *Can J Zool* 70, 1856–1858.
- Šťovíček, O., Kreisinger, J., Javůrková, V., and Albrecht, T. (2013). High rates of conspecific brood parasitism revealed by microsatellite analysis in a diving duck, the common pochard *Aythya ferina*. *J Avian Biol* 44, 369–375.
- Sturkie, P.D. (1965) *Avian physiology*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Tiedemann, R., Paulus, K.B., Havenstein, K., Thorstensen, S., Petersen, A., Lyngs, P., and Milinkovitch, M.C. (2011). Alien eggs in duck nests: brood parasitism or a help from Grandma?: intraspecific brood parasitism, age and kin. *Mol Ecol* 20, 3237–3250.
- Tsyusko, O.V., Peters, M.B., Hagen, C., Tuberville, T.D., Mousseau, T.A., Møller, A.P., and Glenn, T.C. (2007). Microsatellite markers isolated from barn swallows (*Hirundo rustica*). *Mol Ecol Notes* 7, 833–835.
- Vedder, O., Kingma, S.-A., von Engelhardt, N., Korsten, P., Groothuis, T.G.G., and Komdeur, J. (2007). Conspecific brood parasitism and egg quality in blue tits *Cyanistes caeruleus*. *J Avian Biol* 38, 625–629.
- Vedder, O., Komdeur, J., Van Der Velde, M., and Magrath, M.J.L. (2010). Conclusive evidence for conspecific brood parasitism in the blue tit *Cyanistes caeruleus*: a reply to Griffith et al. *J Avian Biol* 41, 348–349.
- Visser, M.E., and Lessells, C.M. (2001). The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc B-Biol Sci* 268, 1271–1277.
- Waldeck, P., and Andersson, M. (2006). Brood parasitism and nest takeover in common eiders. *Ethology* 112, 616–624.
- Waldeck, P., Andersson, M., Kilpi, M., and Öst, M. (2008). Spatial relatedness and brood parasitism in a female-philopatric bird population. *Behav Ecol* 19, 67–73.
- Yom-Tov, Y. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biol Rev* 55, 93–108.
- Yom-Tov, Y. (2001). An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143, 133–143.

Curriculum vitae

Jméno: Adéla Petrželková

Vzdělání:

od 2011 doktorské studium, katedra ekologie, PŘF UK
2009–2011 navazující magisterské studium ekologie, katedra ekologie, PŘF UK
2006–2009 bakalářské studium ekologické a evoluční biologie, katedra ekologie, PŘF UK

Zaměstnání:

4/2014–2/2016 doktorand, Ústav biologie obratlovců Akademie věd ČR
9/2013–9/2015 vědecký pracovník, laborant, katedra zoologie, PŘF UK

Zahraniční stáže:

2015 University of Eastern Finland, (2 měsíce, ERASMUS +, vedoucí stáže prof. Hannu Pöysä)
2010 University of Gothenburg, Department of Zoology, Švédsko (3 měsíce, ERASMUS, vedoucí prof. Malte Andersson)

Projekty:

2013–2015 Alternativní reprodukční strategie: evoluční význam parazitického a promiskuitního chování samic u sociálně monogamního pěvce (Grantová agentura Univerzity Karlovy, projek č.: 146213, hlavní řešitel)

Konference:

Petrželková A., Klvaňa P., Albrecht T., Hořák D.: Can conspecific brood parasitism bear some cost to the host in the Common Pochard (*Aythya ferina*)?; Poster; Zoologické dny Brno (2011)

Curriculum vitae

Name: Adéla Petrželková

Education:

Since 2011 Ph.D. study, Department of Ecology, Charles University in Prague, Faculty of science

2009 – 2011 MSc. study, Department of Ecology, Charles University in Prague, Faculty of science

2006 – 2009 Bc. study, Department of Ecology, Charles University in Prague, Faculty of science

Occupation:

4/2014 – 2/2016 Ph.D. study, Institute of Vertebrate Biology, Academy of Science CR

9/2013 – 9/2015 researcher, laboratory technician, department of Zoology, Charles University in Prague, Faculty of science

Research stay:

2015 University of Eastern Finland, (2 months, ERASMUS + study stay supervised by prof. Hannu Pöysä)

2010 University of Gothenburg, Department of Zoology, Sweden (3 months, ERASMUS study stay supervised by prof. Malte Andersson)

Projects:

2013 – 2015 Alternative reproductive strategies: evolutionary significance of parasitic and promiscuous female behaviour in a socially monogamous passerine (Grant Agency of Charles University, GA UK 146213, principal researcher)

Conference:

Petrželková A., Klvaňa P., Albrecht T., Hořák D.: Can conspecific brood parasitism bear some cost to the host in the Common Pochard (*Aythya ferina*)?; Poster; Zoologické dny Brno (2011)

Seznam publikací/Publications:

Petrželková, A., Klvaňa, P., Albrecht, T., and Hořák, D. (2013). Conspecific Brood Parasitism and Host Clutch Size in Common Pochards *Aythya ferina*. *Acta Ornithologica* 48, 103–108.

Petrželková, A., Michálková, R., Albrechtová, J., Cepák, J., Honza, M., Kreisinger, J., Munclinger, P., Soudková, M., Tomášek, O., and Albrecht, T. (2015). Brood parasitism and quasi-parasitism in the European barn swallow *Hirundo rustica rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69, 1405–1414.

Petrželková, A., Pöysä, H., Klvaňa, P., Albrecht, T., and Hořák, D. (2016) Egg morphology fails to identify nests parasitized by conspecifics in common pochard: a test based on protein fingerprinting and including female relatedness. *Journal of Avian Biology* 47, 001–006

Wilkins, M.R., Karaardıç, H., Vortman, Y., Parchman, T.L., Albrecht, T., ***Petrželková, A.***, Özkan, L., Pap, P.L., Hubbard, J.K., Hund, A.K., Safran R. J. (2016). Phenotypic differentiation is associated with divergent sexual selection among closely related barn swallow populations. *Journal of Evolutionary Biology*.

Kreisinger, J., Kropáčková, L., ***Petrželková, A.***, Adámková, M., Tomášek, O., Martin, J.-F., Michálková, R., and Albrecht, T. (2017). Temporal Stability and the Effect of Transgenerational Transfer on Fecal Microbiota Structure in a Long Distance Migratory Bird. *Front. Microbiol.* 8.