

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Charles University in Prague, Faculty of Science
Department of Zoology

Doktorský studijní program: Zoologie
PhD. Study program: Zoology

Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis



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

Interspecific nest parasitism in diving ducks – Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula* and its effect on reproductive performance

Mgr. Šárka Neužilová

Školitel/ Supervisor: RNDr. Petr Musil, PhD.

Praha 2015

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 zrzhlávký 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 zrzhlávký 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 zrzhlávký 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 zrzhlávký 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.

Úvod

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). Tato strategie má formu obligátní, když parazitická samice snáší svá vejce výhradně do hnízd jiných druhů a nikdy si nestaví vlastní. Když samice snáší jak paraziticky, tak si staví vlastní hnízdo a má i vlastní snůšku, je parazitismus označován jako fakultativní. Dále se parazitismus rozlišuje na mezidruhový nebo-li heterospecifický, kdy samice snáší parazitické vejce do hnízd jiných druhů, a vnitrodruhový či konspecifický, kdy parazitická samice snáší vejce do hnízd stejného druhu (Davies 2000).

Bylo provedeno již mnoho studií na téma mezidruhového hnízdního parazitismu, ale většina se jich týká obligátních parazitů s altriciálními mláďaty. Typickým příkladem obligátního parazita jsou parazitické kukačky (*Cuculus sp.*), dalšími druhy s altriciálními



mláďaty využívající tuto strategii jsou vdovky (*Vidua sp.*), medozvěstky (*Indicato sp.*) a vlvovci (*Molothrus sp.*). Jediná výjimka obligátního parazita, který má prekociální mláďata je jihoamerická kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*) (Payne 1977, Davies 2000).

Mezi druhy s častým výskytem fakultativního vnitrodruhového parazitismu patří i druhy, které byly předmětem našeho zájmu polák velký (*Aythya ferina*) a polák chocholačka (*Aythya fuligula*). Jedná se o potápivé druhy kachen, které mají prekociální mláďata a hnízdí na zemi (Kear 2005). Ve sledované lokalitě se hojně vyskytují, hnízdí sympaticky a jejich vzájemný parazitizmus je častý (Šťovíček 2013).

U těchto druhů se většina studií s tématem hnízdního parazitismu zaměřuje na jeho podobu vnitrodruhovou, kdy tato forma hnízdního parazitismu 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, Hořák & Klvaňa 2009, Krakauer & Kimball 2009, Petrželová et al. 2013, Pöysä et al. 2014).

Mezidruhový hnízdní parazitizmus je pravděpodobně pouze vedlejším efektem vnitrodruhového hnízdního parazitismu, kdy parazitické samice nejsou schopny rozpoznat snůšku stejného druhu (Pöysä 2003). Pravděpodobnost výskytu mezidruhového fakultativního hnízdního parazitismu se zvyšuje s mírou výskytu vnitrodruhového hnízdního parazitismu (Sorenson 1993, 1997), která je určována náklady a výhodami parazitického chování pro parazitující samici. Naopak u hostitelských samic platí, že čím větší je investice do mláďat (u altriciálních druhů) tím více jsou vyvinuté antiparazitické strategie a naopak. U druhů s prekociálními mláďaty nebyly doposud prokázány příliš silné obranné reakce na hnízdní parazitizmus (Sorenson 1993).

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 snůšky pokročile inkubované, 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 opuštění snůšky a nebo vypadnutí, či rozbití vlastního vejce během parazitického snášení (Weller 1959, Andersson & Eriksson 1982, Kear 2005). Následně pak také může docházet ke sníženému přežívání vlastních mláďat vlivem konkurence o potravu ve zvětšené rodině. 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 také několik studií, podle kterých může mít hnízdní parazitismus na reprodukční úspěšnost hostitelské samice i 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 mláděte v rodince (Eadie & Lumsden 1985, Eadie et al. 1988). Zároveň ve větších rodinkách roste vigilance a konkurence schopnost vůči rodinkám menším (Amat 1987, Larson et al. 1995, Kalmbach 2006).

Samice volí hnízdní parazitismus jako alternativní rozmnožovací strategii v závislosti na několika faktorech. Její volba závisí v první řadě na vlastnostech samotné samice a to na věku, na kondici a jejích zkušenostech. Dále závisí na podmínkách pro hnízdění a nebo na výhodnosti této strategie v rámci hnízdící populace (Yom-Tov 1980, Sorenson 1998, Davies 2000). Dalším z faktorů ovlivňujících míru výskytu hnízdního parazitismu v populaci je hnízdní densita, kdy platí, že čím je populace větší, tím je větší konkurence o kvalitní hnízdní příležitosti a následně narůstá i počet parazitických událostí (Eadie & Fryxell 1992). Více sousedních hnízd totiž znamená větší příležitost k parazitování. (Andersson & Ericsson 1982, Sorenson 1993, Eadie et al. 1998, Semel & Sherman 2000, Pöysä 2003).

Tato práce je **zaměřena na mezidruhový hnízdní parazitismus** z několika důvodů. Hlavním předpokladem bylo, že na mezidruhové úrovni se antiparazitická strategie bude projevovat silněji než na úrovni vnitrodruhové. Pro hostitelské samice by mělo být snadnější rozpoznat parazitické vejce jiného druhu a zároveň by i reakce na samici jiného druhu měla být silnější, než na samici druhu stejného.

V rámci zkoumání mezidruhového fakultativního hnízdního parazitismu můžeme zcela vyloučit vliv příbuznosti mezi parazitickou a hostitelskou samicí (tzv. „kin selection“ hypotéza) (McRea & Burke 1996, Andersson & Åhlund 2000) a soustředit se tak 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.

Cíle práce

- Zjistit aktuální stav výskytu mezidruhového hnízdního parazitismu a určit trend jeho vývoje ve sledované lokalitě u pěti druhů kachen: poláka velkého, poláka chocholačky, zrzohlávky rudozobé, kopřivky obecné a kachny divoké, v lokalitě CHKO Třeboňsko a výsledky analýzy porovnat s daty z let 1975 až 1980 a zároveň určit druhy, které v lokalitě nejčastěji parazitují.
- Porovnat velikosti paraziticky snesených vajec a vajec neparazitických u druhů s rozdílnými vývoji v početnosti hnízdních populací poláka velkého, poláka chocholačky a zrzohlávky rudozobé. Zjistit, zda se vejce liší v délce, šířce nebo objemu.
- Popsat chování hnízdící samice poláka velkého vůči narušiteli (parazitické samici) nacházejícím se v blízkosti jejího hnízda pomocí atrapy a pomocí videozáznamů. Zjistit jaké chování vykazuje hostitelská samice vůči parazitické samici v průběhu parazitické události.
- Zjistit, pomocí experimentálního přidávání cizích vajec (kachny divoké) do snůšky, jaké rozpoznávací schopnosti parazitických vajec mají polák velký a polák chocholačka. Následně určit jaká odpověď na parazitická vejce se u těchto druhů vyskytuje a jakým způsobem toto chování ovlivňuje reprodukční úspěšnost.

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 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 pomocí permanentního fixu. 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.

Nalezená hnízda byla pravidelně kontrolována až do vylíhnutí, opuštění nebo predace. Každé nové vejce bylo zaznamenáno a označeno. Většina samic byla v pozdním stádiu inkubace odchycena, buď na hnízdě do pastí nebo do sítí (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 metodiky liší jsou do detailů rozpracovány v textu jednotlivých studií.

Výsledky a diskuze

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

Stručný souhrn publikací předložených v rámci disertační práce

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 práci 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, poláka chocholačky, zrzohlávky ruodozobé, kopřivky obecné a kachny divoké. 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 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 v letech 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 ruodozobá.

V rámci této studie byla také provedena korelace pravděpodobnosti 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 rzohlávká rudozobá, kde však byl vzorek dat velmi malý. Druhým nejčastěji parazitovaným druhem byla kopřivka obecná a druhým nejčastějším parazitem byl polák velký. Naopak nejméně často parazitovaným a zároveň parazitujícím druhem byla shledána kachna divoká.

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 se vzorkem vajec snesených v rámci zbytku hnízdní populace v letech 2006 až 2013 u třech druhů kachen (poláka velkého, poláka chocholačky a rzohlávký rudozobé). Velikost hnízdní populace poláka velkého a poláka chocholačky je ve sledované lokalitě od roku 1981 na poklesu, zatímco u hnízdní populace rzohlávký rudozobé dochází k nárůstu (Musil et al. 2001). Cílem této práce bylo zjistit, zda se parazitická vejce liší ve velikosti od neparazitických vajec u populací s rozdílnými vývoji početnosti. Porovnávana byla délka, šířka a objem vajec.

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

Ze získaných výsledků lze tedy předpokládat, že parazitická vejce poláka velkého a poláka chocholačky, jejichž hnízdní populace jsou ve sledované lokalitě dlouhodobě na ústupu, pocházela od větších samic. Naopak u rzohlávký rudozobé, jejíž hnízdní populace na Třeboňsku roste, byla parazitická vejce signifikantně menší (v délce i objemu) než vejce neparazitická. Lze tedy předpokládat, že byla snášena menšími samicemi (Rahn et al. 1975, Cooper 1978, Newell 1988, Robertson et al. 1994, Flint & Grand 1996).

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 pomocí experimentálního přístupu. Pomocí atrapy samice poláka velkého jsme simulovali situaci, kdy se samice vrací na hnízdo a je konfrontována se samicí parazitickou. Chování testované samice vůči parazitické samici bylo porovnáváno s chováním vůči kontrolnímu druhu, vypané samici bažanta obecného (*Phasianus colchicus*). Reakce na obě atrapy probíhaly velmi podobně. Samice po návratu většinou v tichosti plavaly v okolí hnízda a pozorovaly atrapu. Latence prvního návratu i doba strávená v okruhu 5 m od hnízda se pohybovaly většinou kolem 20 až 30 min u obou atrap.

Nepřítomnost rozdílu v reakci na parazitickou samici v porovnání s reakcí na kontrolní samici bažanta obecného může znamenat, že samice poláka velkého nevnímá přítomnost cizí samice poláka velkého ani bažanta obecného jako hrozbu.

Z analýzy video záznamů a časosběrného fotografování chování inkubující samice vůči parazitující samici je zřejmé, že obrana hnízda je velmi pasivní. Parazitická samice nebyla téměř nikdy z hostitelského hnízda inkubující samicí vyhnána. Typické chování parazitické samice vypadá tak, jak bylo dříve popsáno u poláka dlouhozobého (*Aythya valisineria*) (Sorenson 1993) a poláka poláka amerického (*Aythya americana*) (Sorenson 1998), že se 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 jako např. klování, bylo zaznamenáno jen sporadicky. Přesto žádné z parazitujících samic tato obrana nezabránila ve snesení vejce.

U poláka velkého se tedy pravděpodobně nevyvinula schopnost aktivní obrany hnízda proti parazitismu. Na druhou stranu však tiché a nenápadné chování nemusí vždy ukazovat na nedostatek obranného chování. V našem pokusu hostitelské samice vyčkávaly poměrně dlouhou dobu v okolí hnízda, kdy takové chování může být součástí taktiky nezavést potencionálního parazita až k hnízdu samotnému (Gill et al. 1997). Toto chování může být adaptivní, také protože v případě tvrdších soubojů samic na hnízdě, může hostitelská samice přijít o vlastní vejce, která se mohou např. rozbít, či vypadnout z hnízda (Sorenson 1998).

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 v další studii. Porovnávali jsme odpovědi hostitelských samic poláka velkého a poláka chocholačky 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 jsme provedli vždy tři kontroly, kdy byly podrobně zaznamenávány změny poloh a počtu vajec. Experimentálně parazitovaná hnízda byla porovnávána s hnízdy kontrolními, kde nedošlo k žádné manipulaci, ale byla kontrolována se stejnou četostí.

Hostitelská samice může na cizí vejce reagovat, tak že se je pokusí z hnízda vyhodit, pokud však vejce najisto nerozpozná, existuje velká pravděpodobnost, že vyhodí vejce vlastní. V průběhu experimentální části se nám nepodařilo prokázat, že by hostitelská samice byla schopna parazitická vejce rozpoznat s takovou jistotou, aby pro ni bylo výhodné je z hnízda vyhazovat. Většina hostitelských samic si vejce v hnízdě ponechala a inkubovala je dál jako vlastní.

Hnízdní úspěšnost se mezi sledovanými druhy 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 snůšek hostitelskou samicí vlivem parazitismu, ale i a predací. Překvapivé zjištění bylo, že parazitovaná hnízda poláka chocholačky byla častěji opouštěna než u druhého sledovaného druhu (Fisher's exact test: $P = 0,02$).

Je těžké jednoznačně říci, do jaké míry ovlivní opuštění parazitované snůšky fitness hostitelské samice. 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). Oba sledované druhy jsou dlouho žijícími, a tudíž je u nich i velká pravděpodobnost přežití do dalšího roku a možnost úspěšného rozmnožování v dalším roce (Owen & Black 1990, Musil et al. 2001, Kear 2005).

Druh hnízdící na konci sezóny jako je polák chocholačka, má ztížené podmínky pro úspěšné vyvedení mláďat. Ke konci sezóny roste konkurence o potravu a zároveň má samice méně času na vlastní rekonvalescenci před nadcházející zimou (Owen & Black 1990, Kear 2005). Nabízí se vysvětlení, že hostitelská samice poláka chocholačky řeší klasické „trade-off“ mezi péčí o parazitovanou snůšku, a tím i o cizí mláďata a svou vlastní menší snůškou a nebo variantou nehnízdít a počkat do příštího roku (Musil et al. 2006). Z těchto důvodů pravděpodobně tento druh reaguje na hnízdní parazitismus citlivěji.

Závěry

- Mezidruhový 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 poklesu velikosti hnízdních populací sledovaných druhů. Nejčastěji snášeli paraziticky zrzohlávka rudozobá a polák velký.
- Paraziticky snesená vejce byla u dvou sledovaných druhů s klesající hnízdní populací (poláka velkého a poláka chocholačky), větší než vejce neparazitická, zatímco u zrzohlávky rudozobé, u které dochází k nárůstu hnízdní populace, byla parazitická vejce menší než vejce neparazitická. Tento rozdíl je pravděpodobně podpořen populačními trendy sledovaných druhů a závislostí míry hnízdního parazitismu na hnízdní densitě.
- 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 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.
- Reakcí hostitelské samice na parazitické vejce v hnízdě bylo u obou sledovaných druhů (poláka velkého, poláka chocholačky) většinou jeho přijetí. Přičemž u poláka chocholačky se signifikantně častěji objevovala reakce opuštění parazitovaného hnízda než u druhého sledovaného druhu, což je pravděpodobně způsobeno rozdílem v životních strategiích („life history“).

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.

Introduction

Brood parasitism is an alternative reproductive strategy. An individual female (parasitic) purposely lays eggs in a conspecific or inter-specific nest without taking part in the processes of incubation and taking care of the hatchlings (Payne



1977, Yom-Tov 1980, Petrie & Møller 1991). The form of brood parasitism could be facultative or obligatory. In the case of the facultative form of brood parasitism, the female lays parasitic egg/s and, at the same time, has her own nest. Obligatory brood parasite lays egg/s solely in the nest of other birds. Brood parasitism is classified as conspecific or intra-specific when the female lays an egg in the nest of the same species, or heterospecific or inter-specific when the female lays an egg in the nest of another species (Davies 2000).

The most of studies interested in interspecific brood parasitism is focused to obligate parasites with altricial young. Typical examples of obligate parasite are parasitic cuckoos (*Cuculus sp.*). Other species using this strategy are *Vidua sp.*, *Indicato sp.* and *Molothrus sp.*

The one exception of obligate brood parasites is duck *Heteronetta atricapilla* (Payne 1977, Davies 2000), which has precocial young.

Our research focused on species with frequent occurrence of facultative nest parasitism: the Common Pochard (*Aythya ferina*) and the Tufted Duck (*Aythya fuligula*). The Common Pochard and Tufted Duck are a sympatric breeding diving duck species with precocial young which differ in various ways i.e. body size and timing of the breeding season, duration of incubation and characteristics of the eggs (Kear 2005). In the study area, they are found very often and they breed and parasitize each other frequently as well.

Of all bird families, waterfowl show the highest frequency of conspecific brood parasitism (Yom-Tov 1980, Rohwer & Freeman 1989, Hořák & Klvaňa 2009, Krakauer & Kimball 2009, Petrželová et al. 2013, Pöysä et al. 2014).

Interspecific brood parasitism seems to be an accidental consequence of conspecific breeding parasitism and occurs in all waterfowl groups and in all geographic regions. Parasitic females are probably not able to recognize the clutch of the same species (Pöysä 2003). The rate of interspecific facultative parasitism increases with the rate of intraspecific facultative parasitism (Sorenson 1993, 1997). The occurrence of nest parasitism is determined by the costs and benefits of the parasitic behavior of a parasitic female. In contrast, in the host female, the greater the investment in offspring (in altricial species), the more developed the antiparasitic strategies are and vice versa. Species with precocial young have not been proved to have a strong antiparasitic defensive reaction to nest parasitism yet (Sorenson 1993).

The influence of nest parasitism on the reproductive success of a parasitic female can be positive or negative. The positive impact is shown by the increase of inclusive fitness in the form of hatched chicks, in which the parasitic female had not invested any care. The negative impact is reflected when the female chooses an inappropriate host nest (advanced incubated nests or abandoned nests), eggs will not get chance to hatch and the parasitic female will have invested unnecessary energy in the creation and egg-laying (Geffen & Yom-Tov 2001).

Parasitism can have a significantly negative or, in some cases, positive effects on the reproductive success of the incubating host female. Negative effects include desertion, egg displacement and breakage or reduction of the host clutch (Weller 1959, Andersson & Eriksson 1982, Kear 2005) or it could decrease the survival of ducklings in larger broods. An enlarged clutch requires more energy for incubation in waterfowl (Erikstad & Tveraa 1995, Kilpi & Lindström 1997, Hanssen et al. 2005) and can have other costs. Brood rearing reduces the future potential reproduction in ducks (Hanssen et al. 2005). Another negative effect of nest

parasitism influencing host fitness is predation. The chance of predation during egg-laying increases with clutch size. Larger clutches are left longer unguarded and are thus more prone to predation (Kear 2005).

The variation in the rate of brood parasitism among species may be explained with differences in the costs and benefits of parasitism for the parasitic female (Sorenson 1992).

On the other hand, the presence of parasitic offspring in a brood might involve low, no costs or even be advantageous for the host. The presence of parasitic offspring in a larger brood could reduce the effect of predation when extra offspring reduce the risk for the host's own offspring being taken by a predator (Eadie & Lumsden 1985, Eadie et al. 1988) and could increase vigilance. The benefits of a large brood in competition with other families over food may also play a role in some species (Amat 1987, Larson et al. 1995, Kalmbach 2006).

The distribution of parasitic strategy in population is influenced by several factors such as age, condition, body size of the female and expediency of being a parasite (Yom-Tov 1980, Sorenson 1998, Davies 2000).

The incidence of brood parasitism in ducks is influenced by the density of the nesting population. The larger the population, the greater the competition for good nesting opportunities there are, and, consequently, the number of parasitic events increases. More nesting neighbors mean more opportunity for parasitic laying (Andersson & Ericsson 1982, Sorenson 1993, Eadie et al. 1998, Semel & Sherman 2000, Pöysä 2003).

Our study focuses on interspecific nest parasitism for several reasons. Our main assumption was that on the interspecific level, the antiparasitic strategy would reflect more strongly than on the intraspecific level. For host females, it should be easier to recognize the egg of a different species rather than an egg of the same species. At the same time, the reaction to a female of a different species should be stronger than the reaction to a female of the same species.

The situation is complicated with The antiparasitic behavior of the host female is influenced by her kinship with the parasitic female and the host female doesn't refuse the parasitic egg and doesn't behave aggressively with parasitic females (Robertson 1998, Andersson & Waldeck 2007).

If we exclude the influence of relatedness on the intraspecific level (the kin selection hypothesis) (McRea & Burke 1996, Andersson & Åhlund 2000), we can focus our interest purely on the benefits and costs of parasitism. And, finally, the interspecific parasitism is in the field relatively easily recognizable and therefore eliminates the need for expensive molecular methods.

Aims of the thesis

- To evaluate the current rate of inter-specific nest parasitism in five species of ducks: Common pochard, Tufted duck, Red-crested pochard, Gadwall and Mallard. Then compare these results with analysis from earlier years (1975 to 1980) and describe the evolution of rates of inter-specific nest parasitism in the study area.
- To compare the sizes of parasitic with non-parasitic eggs in naturally breeding populations with different trend in numbers of breeding population and evaluate if there are some differences in length, width and egg mass.
- To describe the behavior of the nesting female to intruders (parasitic female) near their nest and to find out what type of reaction exhibits the host female to the parasitic female during parasitic events.
- To determine the ability to recognize parasitic eggs by using the experimental addition of Mallard eggs to the Common pochards' and Tufted ducks' nests. To find out the response of the host female to an experimental parasitic egg and evaluate how this behavior affects the reproductive success.

Material and methods

In the particular studies were used the data from 1999 till 2013. Data collection I have been participated was held in the Czech republic from May to July 2004 in several fish ponds near Dubňany (48° 55' 04" N, 17° 05' 43" E) in the south-eastern part of the Czech Republic and from May to July 2005 - 2013 in the northern part of the Trebon Biosphere Reserve South Bohemia and in the the adjacent area (49° – 49° 7' 48" N, 14° 26' 24"–14° 31' 12" E). The study site is situated in a typoval agricultural area, with interspersed villages and deciduous woods. The nests were found on artificial islands and in the littoral vegetation surrounding the fish ponds.

The potential nesting areas were thoroughly searched for new nests twice a week. When a nest was found, the nesting species and number of eggs were recorded. The nest was marked by writing the nest number on a red small plastic tag attached close to the nest. The eggs determined their incubation stage using the egg-candling technique (Weller 1959) and flotation (Westerskov 1950). The eggs were measured and numbered with a waterproof marker. We identified inter-specific parasitic eggs using differences in size, colour and shape. An increase of ≥ 2 eggs per day and differences in incubation stages were an indication of parasitism as

well. According Dugger & Blums (2001) DNA fingerprinting showed that the combination of the criteria described above results in 87 % accuracy of correctly assigning eggs.

The nests found were visited until clutch completion and each new egg was numbered with a waterproof marker in consecutive order of laying. The majority of the females were captured in their nests with dropdoor traps (Weller 1959, Blums et al. 1983) during the late incubation period, and were individually colour-banded and provided with an aluminium ring.

The differences between materials and methods are mentioned in details in attached studies.

Results and discussion

All results are discussed in detail in various publications and manuscript attached as part of this dissertation. Therefore, the following section is a brief summary of each publication .

Summary of submitted publications and manuscripts

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.

The first part describes the occurrence of interspecific nest parasitism in the study area of Trebon between the years 1999 and 2008 in five duck species: the Gadwall, the Mallard, the Common pochard, the Tufted duck and the Red-crested Pochard. These values were compared with the results of studies in the same species near the Blatná area in 1975 -1980 (Smrček 1980).

There has been a major decrease in the number of birds recorded during the breeding season (hereafter breeding numbers) in South Bohemia since the early 1980s. By 2006–2007, breeding numbers of individual species had declined to 47 % (Gadwall *Anas strepera*) or as low as 10 % (Tufted Duck *Aythya fuligula*) of the breeding numbers recorded in 1981–82. The only exception was the Red-crested Pochard (*Netta rufina* the least abundant duck species), whose breeding numbers increased. Inter-specific clutch parasitism was recorded in 13.9 % of clutches ($n = 284$) in 1975–1980, *i.e.* in the years when the number of breeding pairs was increasing. After a decline in breeding numbers, 6.6 % of clutches ($n = 1237$) of inter-specific clutch parasitism were recorded in 1999–2007. The frequency of inter-specific parasitism was lower in 1999–2007 than in 1975–1980 for all species except the least abundant Red-crested Pochard (only three clutches found) where there was no significant increase.

A significant inter-specific correlation was recorded between the probability of being parasitised (to be host) and to be a parasite, but it should be noted that this relationship was strongly affected by the data point for the least abundant species, *i.e.* Red-crested Pochard. Moreover, when testing each study period separately, the correlation was only significant in the second study period but not in the first. Red-crested Pochard clutches were the most often parasitised and at the same time the Red-crested Pochard most often laid parasitic eggs in the nests of other species. The Gadwall was the second most parasitised species. Mallard nests were the least parasitised and the Mallard also laid the lowest number of parasitic eggs.

Neužilová Š., Kuklíková B., Musil P., Langrová A. & Musilová Z. (submitted August 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

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 which breed in a study area and are often parasitized by each other (Šťovíček et al. 2013). We compared egg mass, length and width of eggs laid between 2006 and 2013.

The breeding populations of Common Pochard and Tufted Duck have been declining in our study area since 1981 up to now. On the contrary, the breeding population of Red-crested Pochard has been increasing. We predicted that different trends in numbers could result different pattern in parasitic and non-parasitic eggs size.

Significant differences were discovered in all three species. Parasitic eggs of the Common Pochard were significantly longer ($n = 59$, $P = 0.029$), than non-parasitic eggs ($n = 1128$) of the same species and parasitic eggs of the Tufted Duck were significantly wider ($n = 61$, $P = 0.02$) and had greater egg mass ($P = 0.02$) than non-parasitic eggs ($n = 2763$) of the same species. Conversely, the parasitic eggs of the Red-crested Pochard were significantly shorter ($n = 21$, $P < 0.001$) and had lower mass ($n = 21$, $P = 0.006$) than non-parasitic eggs ($n = 33$). Common Pochard and Tufted Duck females seem to lay greater parasitic eggs than is occurring in their own nests and parasitic eggs come likely from greater females (Rahn et al. 1975, Newell 1988, Robertson et al. 1994, Flint & Grand 1996, Waldeck et al. 2011).

The parasitic eggs of the Red-crested Pochard were found a significantly smaller (egg length and egg mass) than non-parasitic eggs and were probably laid by smaller females (Rahn et al. 1975, Newell 1988, Robertson et al. 1994, Flint & Grand 1996).

Lower proportion of interspecific parasitic eggs in total amount of eggs in Common Pochard and Tufted Duck comparing to Red-crested Pochard indicate that IBP is less frequently used as alternative reproductive strategy in both species. This finding is in line with the previous study (Musil & Neužilová 2009) where IBP was more frequent in period of higher population size.

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.

The third part describes the reactions of the host female to the parasitic female or egg during the parasitic event. Using a conspecific female dummy, we experimentally simulated a situation where a female returning to her own nest is confronted with a conspecific parasite. The behaviour of the tested females towards the experimental dummy was compared with their responses towards the stuffed female Ring-necked Pheasant (*Phasianus colchicus*) used as a control. There were no differences in the latency to the first arrival when both dummies were presented close to the experimental nest. Similarly, focal females spent the same amount of time within a 5 m radius of the nest. In general, females exhibited a very similar pattern of behaviour in the presence of both dummies: they swam silently around the nest and observed the dummy closely.

The lack of differences between the measured parameters recorded in the experiments with conspecific and pheasant dummies may indicate that female Pochards do not recognize the conspecific intruder as a specific threat.

In addition, the responses of the incubating female towards the conspecific female on her nest were studied using continuous video recordings. The defence was not sufficient since the intruders were never expelled from the nest. The data indicate that active sophisticated anti-parasitic tactics have not evolved in Pochards, although there is some level of defence towards intruding conspecific parasites.

As in the Canvasback (Sorenson 1993) parasitic females gained access to foreign nests by tunnelling under the host female and pushing her out of the nest bowl. During this act some parasitised females actively defended the nests by threatening and pecking the intruder. The same behaviour has been recorded in the Redhead (Weller 1959, Sorenson 1998), but threats and pecks at the intruder usually did not deter it. Similarly, in the Common Pochard, we did not record any case of deterring the intruder from the nest.

One might conclude that the nest defence observed in Common Pochards is inefficient, as in no case was the parasitic female effectively deterred from the nest. The situation we

recorded, i.e. silent host behaviour, could be explained in principle by a “nesting-cue“ hypothesis, which suggests that brood parasites use nest defence responses directed towards them by the hosts as cues to locate nests (Gill et al. 1997). The shy behaviour of Pochard females in the presence of an intruder close to the nest could be a form of adaptive “no defence” strategy. Being passive towards intruders could also be adaptive, as it is highly probable that eggs would be displaced from the nest during an intensive struggle (Sorenson 1998).

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.

In the last part of study, we compared the reactions of host females of two diving duck species; the Common Pochard and Tufted Duck to parasitic egg/eggs in the nest. We used one or three Mallard's eggs with the aim of simulating two different levels of brood parasitism. Each nest was revisited after 1, 2 and 7 days of exposure. Photographs of the actual position of the eggs were taken and sampled during every visit. Control nests received no extra egg, but were visited with the same frequency as the experimental nests.

We determined reactions of host females as following (1) the female tries to push the parasitic egg out of the nest bowl if she doesn't recognize her own eggs; surely she could reject her own egg instead of the parasitic one by mistake. During the experimental part of study, we have failed to prove that the host female was able to recognize parasitic eggs with such certainty that it was advantageous for her to try reject some of the eggs. Our assumption therefore is that it is better not to reject the eggs. This assumption was confirmed during the following experimental part. (2) The majority of host females accepted eggs in the nest and incubated parasitic eggs as their own. The third examined reaction was (3) the discrimination of parasitic eggs inside the nest bowl.

A higher hatching success was found in Common Pochard's clutches (83.3 %, $n = 30$) than in Tufted Duck's clutches (55.6 %, $n = 45$). It has been affected by predation or desertion of host female (Owen & Black 1990, Kear 2005). The abandonment of the clutch could be an effective antiparasite strategy in some case. If a female leaves a clutch during the laying stage, it is very likely she will re-nest (Weller 1959, Sorenson 1993). On the other hand, both of the monitored species are long-lived birds. There is a high probability of survival to the next season, and a next attempt of laying (Kear 2005).

The fact that parasitized nests of the Tufted duck were abandoned significantly more often than Common Pochard nests was an interesting finding (Fisher's exact test: $P = 0.02$).

The reason could be the timing of the Tufted Duck's nesting to the later part of the season, when conditions are worse for successful duckling raising. Towards the end of the nesting season, the competition for food sources is higher and the female has a shorter time for recovery before winter (Owen & Black 1990, Kear 2005). The host female faces a trade-off between taking care of parasitic brood and duckling in actual season or abandon parasitized brood and leave the nesting to the next season (Musil et al. 2006).

Conclusions

- The occurrence of interspecific nest parasitism in the study area of Trebon from 1999 till 2008 was 6.6 % of nests which is a decline in comparison with the rate of nest parasitism from 1975 to 1980. In this period, inter-specific nest parasitism was recorded in 13.9 % of nests. The difference in rates of nest parasitism is caused as a result of a decline of breeding populations of the studied species. The Red-crested Pochard and Common Pochard most often laid parasitic eggs in the nests of other species.
- Parasitic eggs of declining Common pochard were significantly longer than non-parasitic eggs of the same species and parasitic eggs of declining Tufted duck were significantly wider and had greater egg mass than non-parasitic eggs of the same species. Contrarily, the parasitic eggs of increasing Red-crested pochard were smaller, shorter and had lower egg mass. The differences in sizes are caused by the population trends of studied species and the dependence of the proportion of nest parasitism to nest density.
- The host female's (Common pochard) reaction to a parasitic female in the nest or in the surrounding area, is mostly passive. This passive behavior could be an adaptive reaction to a parasite. Typical behavior of parasitic females is she gained access to foreign nests by tunnelling under the host female and pushing her out of the nest bowl.
- The host female's reaction to parasitic egg/s in the nest is major acceptance in both studied species (Common pochard, Tufted duck). Parasitized nests of the Tufted duck were abandoned significantly more often than Common pochard nests. The stronger reaction of a host female to a parasitic egg/s is probably caused by the differences in the life history of the studied species.

References:

- 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.
- 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.
- 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.
- Davies, N. B. (2000). Cuckoos, cowbirds and other cheats. T & AD Poyser, London.
- Deeming, D. C. (2002). Avian incubation. Oxford University Press. London
- 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., Grieff, 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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. & Zárbynický, 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. & Neužilová, Š. (2009). Long-term changes in duck inter-specific nest parasitism in South Bohemia, Czech Republic. *Wildfowl Special Issue 2*: 176–183.
- 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.
- 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. (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.
- 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.
- Yom-Tov, Y. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55: 93–108.

Seznam publikací / Selected publication

- 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. (submitted in August 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.

CURRICULUM VITAE

- Born/Narozena** 15th of September 1979, Prague, Czech Republic
15. září 1979 v Praze
- Education/Vzdělání**
Since 2007/Od 2007: **Ph.D. study**, Section of Ecology and Ethology, Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague
Postgraduální studium, Oddělení Ekologie a Etologie, Katedra Zoologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
- 2002 - 2007: **MSc. Study**, Section of Ecology and Ethology, Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague
Magisterské studium, Oddělení Ekologie a Etologie, Katedra Zoologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
- Work/Zaměstnání**
2008 - 2010: Researcher in the Department of Zoology Faculty of Science, Charles University in Prague, part time
Odborný pracovník, Katedra Zoologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze, částečný úvazek
- Teaching activity/Pedagogická činnost**
Since 2009/Od 2009: Participation in courses of Methods in Ethology and Ornithology at the Faculty of Science, Charles University in Prague, Czech Republic
Účast na praktických kurzech z Etologických metod a Ornithologie na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze
- Grants/Granty**
Project VaV MŽP ČR SP/2d3/109/07 entitled "The long-term changes in numbers and distribution of waterbirds in the Czech Republic in relation to climatic and environmental changes".
The Grant Agency of the Academy of Sciences of the CR No. IAA6093403 , KBJ 600930611
- Other scientific activities/Další přírodovědné aktivity**
2012: Member of the organizing committee in the International conferences: 3rd Pan European Duck Symposium held in Jindřichův Hradec
2012: Členka organizačního výboru mezinárodních konferencí: 3rd Pan European Duck Symposium pořádané v Jindřichově Hradci
- Issued publications/Vydané 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.
 - 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.
- Participation in selected conferences/Účast na vybraných konferencích**
2009 – Zoologické dny – Brno, 2nd Pan European Duck Symposium France, Arles (2nd price in student poster competition /2.místo v soutěži o nejlepší studentský poster
2012 – 3rd Pan European Duck Symposium Jindřichův Hradec
2013 – Zoologické dny – Brno
- Research interest:** Nest parasitism, antiparasitic strategies, reproduction behavior and breeding ecology of birds, biodiversity, mating systemes, cooperative breeding