

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Jana Hodanová

Vliv vnitrodruhového hnízdního parazitismu na reprodukční úspěch samic vlaštovky obecné
Impact of intraspecific brood parasitism on reproductive success of barn swallow females

Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Václav Jelínek, Ph.D.

Konzultant: Prof. doc. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha, 2021

Prohlášení

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

V Praze dne

.....

Jana Hodanová

Poděkování

Ráda bych poděkovala mému školiteli Mgr. Václavu Jelínkovi, Ph.D. za trpělivost při psaní mé diplomové práce, za jeho cenné rady a hlavně za možnost účastnit se výzkumu vlaštovky obecné na Třeboňsku. Další velký dík patří Mgr. Michalu Šulcovi, Ph.D. a Anně E. Hughes, Ph.D. za pomoc se statistickým vyhodnocením a konečnou úpravou této diplomové práce. V neposlední řadě chci poděkovat všem svým spolupracovníkům, blízkým a přátelům za podporu a trpělivost.

Abstrakt

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je jednou z alternativních reprodukčních strategií ptáků, při které parazitická samice snese svá vejce do hnízda jiné samice stejného druhu, čímž si může zvyšovat svůj reprodukční úspěch a zároveň se vyhne veškerým nárokům na rodičovskou péči. V této práci jsem využila data z dlouhodobého sledování populace vlaštovky obecné, *Hirundo rustica*, sociálně monogamního druhu pěvce, na Třeboňsku. Pomocí výsledků genetických analýz jsem určila, které samice se rozmnožovaly paraziticky či kvaziparaziticky, a které naopak snášely vejce pouze do své snůšky. Ve své práci jsem také sledovala průběh rozmnožování parazitujících a neparazitujících samic, konkrétně načasování snášení parazitických vajec. Dále jsem porovnála několik kvalitativních charakteristik u parazitujících a neparazitujících samic a zjišťovala vliv parazitismu na reprodukční úspěch samic. Výsledky naznačují, že samičí parazitismus je v populacích vlaštovky obecné poměrně častým jevem, ovšem kvalita samic není rozhodující pro to, zda se samice stane parazitickou či nikoli. Zjistila jsem však, že parazitické samice měly vyšší reprodukční úspěch než samice neparazitické. Zároveň jsem popsala několik způsobů načasování snášení parazitického vejce do snůšky hostitele.

Klíčová slova:

Vlaštovka obecná, vnitrodruhový hnízdní parazitismus, hypotézy, reprodukční úspěch

Abstract

Intraspecific nest parasitism is one of the alternative reproductive strategies of birds, in which a parasitic female lays her eggs in the nest of another female of the same species, thereby increasing her reproductive success while avoiding any demands on parental care. In this paper, I used data from long-term monitoring of a population of the barn swallow, *Hirundo rustica*, in the Třeboň region. Using genetic analysis, I determined all parasitic and non-parasitic females that occurred in this socially monogamous species in the studied populations with regard to the difference between classical parasitism and quasi-parasitism. In my thesis, I also described the egg-laying timing of parasitic females in context of host egg-laying, compared qualitative characteristics of individual parasitic and non-parasitic females, and investigated the effect of parasitism on female reproductive success. The results suggest that female parasitism is a relatively common phenomenon in swallow populations and that the occurrence of parasitism cannot be predicted by the quality of females. However, I found a positive relationship between parasitism and female reproductive success. Finally, several ways of timing of parasitism have been observed.

Key words

Barn swallow, conspecific brood parasitism, hypotheses, reproductive success

OBSAH

1	Úvod	8
1.1	Hnízdní parazitismus	8
1.1.1	Typy hnízdního parazitismu	11
1.1.2	Mezidruhový hnízdní parazitismus	11
1.1.3	Vnitrodruhový hnízdní parazitismus	12
1.1.3.1.	Možnosti odhalení vnitrodruhového hnízdního parazitismu	13
1.1.4	Hypotézy vysvětlující příčiny vzniku hnízdního parazitismu	14
1.2	Reprodukční úspěch samic	16
1.3	Vlaštovka obecná	18
1.4	Vnitrodruhový hnízdní parazitismus u vlaštovky obecné	21
2	Cíle práce a predikce	22
3	Metodika	24
3.1	Výzkumné lokality	24
3.2	Sběr dat	25
3.3	Odchyty dospělců	27
3.4	Genetické určování v laboratoři	28
3.5	Vyhodnocení dat	30
3.5.1	Statistická analýza dat	31
4	Výsledky	34
4.1	Identifikace parazitických a kvaziparazitických samic a míra parazitismu ve studované populaci	34
4.1.1	Zastoupení parazitických samic ve studované populaci	34
4.1.2	Zastoupení kvaziparazitických samic ve studované populaci	36
4.1.3	Souhrnné zhodnocení míry parazitismu ve studované populaci	37
4.2	Hnízdění parazitujících samic	38
4.3	Načasování snášení vajec parazitující samicí do svého a hostitelského hnízda	39

4.4	Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou	41
4.5	Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících samic s vlastní snůškou a bez ní	43
4.6	Porovnání reprodukční výkonnosti parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou	44
5	Diskuze	46
5.1	Souhrnné zhodnocení míry parazitismu ve studované populaci	46
5.2	Zastoupení parazitických samic ve studované populaci	47
5.3	Zastoupení kvaziparazitických samic ve studované populaci	47
5.4	Hnízdění parazitujících samic	48
5.5	Načasování snášení vajec parazitující samicí do svého a hostitelského hnízda	48
5.6	Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou	49
5.7	Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících samic s vlastní snůškou a bez ní	50
5.8	Porovnání reprodukční výkonnosti parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou	50
5.9	Pozorované nejasnosti a jejich řešení v budoucnu	51
6	Závěr	53
7	Seznam použité literatury	55

1 Úvod

1.1 Hnízdní parazitismus

Hnízdní parazitismus patří mezi jednu z rozmnožovacích strategií ptáků. Nejedná se však výlučně o ptačí strategii (Johnsgard, 1997). Tento typ reprodukce byl dokumentován u hmyzu, například u některých druhů vos, čmeláků a mravenců (Suhonen et al., 2019), obojživelníků, například u některých druhů pralesniček (Summers & Amos, 1997), či u jednoho druhu ryby, péřovce kukaččího, *Synodontis multipunctatus* (Sato, 1986; Thorogood et al., 2019; Takahashi & Koblmüller, 2020). Jedná se o strategii, kdy parazitická samice snese vejce do hnízda hostitelské samice stejného či jiného druhu a dále se na inkubaci ani na péči o potomstvo nepodílí. Výhodou pro parazitující samici je snížení energetických výdajů při inkubaci a následné péči o potomstvo na úkor samice hostitelské (Thorogood et al., 2019). Odhaduje se, že asi 1 % všech ptačích druhů využívá mezidruhový hnízdní parazitismus (Payne, 1977).

Parazitující samice snižuje reprodukční úspěch hostitelského páru a zároveň zvyšuje vlastní počet potomků. Snesením parazitického vejce do hostitelského hnízda si parazitická samice snižuje energetické náklady na produkci vlastních mláďat z důvodu přenesení těchto nákladů na hostitelský pár (Cichon, 1996). Mezi možné nevýhody pro parazitující samici lze zařadit čas a energii potřebnou k nalezení hostitelských hnízd s vejci v raných stádiích vývoje, které jsou vhodné pro parazitaci. Dále pak riziko spojené s agresí při snaze hostitelů ochránit své hnízdo před parazitací, možnost snížené líhivosti vajec či snížené míry přežití mláďat ve velkých rodinách. Nevýhodou pro hostitelskou samici je možné snížení líhivosti vajec, snížení míry přežití vlastních vajec či potomků a zvýšení energetických nákladů na inkubaci a péči o potomstvo. Oproti tomu výhodou pro hostitelskou samici může být zvýšení míry přežití vlastních mláďat, v důsledku principu tzv. „sobeckého stáda“ (Eadie et al. 1988; Sayler, 1992; Eadie et al. 1998; Semel & Sherman, 2001). Efekt sobeckého stáda spočívá v lepší ochraně před predátory tím, že nejlépe chránění jedinci ve skupině se nachází ve středu skupiny, nebo že jednotliví členové stojí těsně u sebe (Mooring & Hart, 1992). Díky tomuto antagonistickému vztahu vzniká jakýsi „závod ve zbrojení“ mezi parazitem a hostitelem (Cichon, 1996) a předpokládá se, že obě zúčastněné strany budou zdokonalovat své taktiky a schopnosti, jak úspěšně parazitovat hostitelskou snůšku v případě parazitující samice, a naopak, jak se úspěšně parazitaci vyhnout v případě hostitelské samice.

Parazitě mají řadu adaptací, které napomáhají úspěšné parazitaci hostitelské snůšky (Morton & Farabaugh, 1979; Davies & Brooke, 1989; Payne, 2005; Davies, 2011). Jednou z těchto adaptací je sledování průběhu hnízdění hostitelské samice a vhodné načasování pro snesení vajec do hostitelské snůšky. Důležité je také nenápadné chování a rychlé snášení vajec, aby parazitující samice nebyla odhalena a měla možnost snést vejce do hostitelova hnízda, aniž by byla vyhnána. Častým jevem je dokonce napodobování barev a vzorů vajec hostitelského druhu. (Davies & Brooke, 1989; Thorogood et al., 2019). Například u kukačky obecné, *Cuculus canorus*, která parazituje na různých druzích hostitelů, v České republice hlavně na rákosníkově velkém, *Acrocephalus arundinaceus*, a rákosníku obecném, *Acrocephalus scirpaceus* (Moksnes & Røskoft 1995), bylo zjištěno, že jednotlivé samice preferují jeden konkrétní druh hostitele a snáší vejce barevná tak, aby byla co nejvíce podobná vejcům hostitele (Brooke & Davies, 1988). Celosvětově však kukačka obecná využívá téměř 200 druhů hostitelů z více než 30 různých čeledí (Yang et al. 2020).

V současné době je popsáno přibližně 140 druhů kukaček, čeleď Cuculidae, z toho kolem 60 % druhů si staví vlastní hnízda a stará se o svá mláďata (Payne, 2005; Davies, 2011). Jedná se tedy o fakultativní typ hnízdního parazitismu, viz níže. První zmínky o parazitaci u kukačky obecné lze najít již v období před 2300 lety v Aristotelových pracích (Peck, 1970; Davies, 2011). U mnoha druhů parazitických kukaček vyhadzuje vylíhlé mládě vajíčka hostitele (Payne, 2005), čímž eliminuje konkurenci a zvyšuje podíl donesené potravy hostitelskými rodiči ve svůj prospěch. Avšak nejen samice, ale i mláďata mají vyvinuté určité parazitické adaptace, kterými se umí prosadit mezi hostitelskými potomky (Davies, 2011). Například mláďata novosvětské kukačky žíhané, *Tapera naevia*, mají ostré zahnuté zobáky, kterými usmrtí hostitelova mláďata. Mrtvá mláďata jsou poté hostitelskými rodiči odstraněna a mládě je vychováváno samostatně (Morton & Farabaugh, 1979). Mláďata však nemusí hostitelova vejce či mláďata usmrtit vyhozením z hnízda nebo ubitím, u některých druhů starosvětských kukaček dochází k rychlejšímu růstu a uzurpování potravy oproti hostitelským mláďatům a parazitické mládě buď ostatní mláďata svou velikostí a vahou rozmačká či je nechá umřít hladem (Redondo, 1993; Soler et al., 1995).

Hostitelské samice mohou snižovat míru parazitace lepším ukrytím svých hnízd (Moskát & Honza, 2000), rozpoznáním parazitických vajec od vlastních a následném vyhození parazitických vajec hostitelem (Rothstein, 1990; Abernathy & Liang, 2020) či hnízdní architekturou, například znesnadněním vniknutí parazitické samice do hnízda tím, že zmenší či zúží velikost vstupu do hnízda, čímž do něj kukačce znesnadní přístup (Freeman, 1988). Častým jevem je také mobbing při zpozorování parazitické samice jedním z hostitelského páru

v blízkosti vlastního hnízda čímž upozorní na parazita ostatní možné hostitele v blízkém okolí (Davies, 2011). Jde vlastně o antipredační a antiparazitickou strategii, při které se kořist či hostitel snaží zamezit parazitaci, a to přímým napadáním možného parazita či predátora. V tomto případě lze pozorovat tzv. skupinový efekt, tedy čím je více útočících jedinců, tím větší je pravděpodobnost vyhnání parazita a zamezení následné parazitace v hostitelských hnízdech (Berzins et al., 2010; Griesser, 2009). Snížit míru parazitace lze i hnízděním ve větší blízkosti dalších hnízd či hnízděním v koloniích (Brown & Lawes, 2007; Welbergen & Davies, 2009). Výhodou je pravděpodobnější detekce parazita díky většímu počtu možných hostitelů, kteří jsou ostražití vůči parazitu (Davies, 2011). Kooperativní hnízdění, například u vran černých, *Corvus corone*, má větší predispozice pro zvýšení počtu tzv. helprů neboli pomocníků, díky nimž samice mohou trávit více času na hnízdě, čímž omezují čas, který by parazit mohl využít na snesení vejce do hnízda (Canestrari et al., 2009). Avšak existují studie, které vliv velikosti hnízdící skupiny na parazitismus nepodporují. Při studiu dvou druhů australských modropláštníků, *Malurus cyaneus* a *Malurus splendens*, které jsou parazitovány kukačkou bronzovou, *Chalcites basalis*, nebyla zjištěna závislost velikosti dané populace a míry parazitace (Brooker & Brooker, 1996; Langmore & Kilner, 2007).

Parazitace může být ovšem výhodou jak pro parazitickou, tak pro hostitelskou samici. Důvodem je možnost rozmělnění rizika, například predace, mezi více jedinců – čím více mláďat se v hnízdě nachází, tím větší je šance, že alespoň některé mládě přežije (Ruxton & Broom, 2002; Andersson & Ahlund, 2012).

Důležité je si také uvědomit odlišnost mezi hnízdním parazitismem u prekociálních a altriciálních druhů. Důvodem je fáze vývoje, ve které se mládě nachází po vylihnutí. Zatímco prekociální neboli nidifugní mláďata se po vyklubání nachází v pokročilém stádiu vývoje a jsou schopna opustit hnízdo a případně následovat svou matku, altriciální neboli nidikolní mláďata jsou po vyklubání v relativně nezralém vývojovém stádiu (Daniel, 1957; Nice, 1962; Oppenheim, 1972). Nidikolní mláďata se líhnou zcela bez opeření a pouze s malou motorickou aktivitou, vyjma žebrání o potravu, oproti tomu nidifugní mláďata se líhnou opeřená a s plně otevřenými očima (Nice, 1962), schopna pohybu i samostatného krmení, což značí menší nároky na potřebnou rodičovskou péči (Starck & Ricklefs, 1998). Díky této obecné zákonitosti lze říci, že parazitismus je nevýhodný zejména pro altriciální druhy z důvodu zvýšení reprodukčních nákladů, a proto dochází ke vzniku propracovaných antiparazitických strategií na straně hostitele a strategií proti této obraně ze strany parazita (Payne, 1977; Michálková, 2009). Hnízdní parazitismus je proto u prekociálních druhů častější (Lyon & Eadie, 1991; Yom-Tov, 2001).

1.1.1 Typy hnízdního parazitismu

Existují dva typy hnízdního parazitismu, a to obligátní a fakultativní (příležitostný) parazitismus. Obligátní parazit by se bez hostitele nedokázal rozmnožit z důvodu neschopnosti postavit si vlastní hnízdo a starat se o svá mláďata. Oproti tomu fakultativní parazit není na hostiteli existenčně závislý a často má vlastní hnízdo (Kang & Fewell, 2015). Mezi obligátní parazity řadíme téměř 100 druhů ptáků a více než 500 druhů ptáků je považováno za hlavního hostitele s mírou parazitismu větší než 10 % (Friedmann, 1955; Friedmann & Kiff, 1985). Typickým a často studovaným zástupcem obligátních parazitů je kukačka obecná (např. Moksnes & Røskaft, 1988; Moksnes et al., 1993; Koleček et al., 2020). Fakultativní parazité, oproti tomu, využívají tuto rozmnožovací strategii jen příležitostně, často během svého vlastního hnízdění (Chichon, 1996). Mezi nejvíce studované fakultativní parazity se řadí kachnovití, Anatidae (Yom–Tov, 1980; Saylor, 1992; Andersson & Ahlund, 2000; Musil et al., 2017). Vyskytuje se až u 47 % druhů, tedy u 76 z celkových 162 druhů (Beauchamp, 1997). Další možné dělení hnízdního parazitismu je založeno na základě výběru hostitelské samice, a sice na parazitismus mezidruhový a vnitrodruhový.

1.1.2 Mezidruhový hnízdní parazitismus

Mezidruhový neboli interspecifický či heterospecifický parazitismus je typ hnízdního parazitismu, při kterém samice jednoho druhu snese vejce do hnízda druhu jiného (Weller, 1959; Friedmann, 1964). Dle Hamiltona a Orianse (1965) bylo pozorováno okolo 75 druhů ptáků, které využívají mezidruhový hnízdní parazitismus. MacWhirter (1989) pak tento počet odhaduje na cca 100 druhů ptáků. Payne (1977) odhaduje jen počet mezidruhových obligátních parazitů přibližně na 100 druhů a Lyon a Eadie (1991) pak počet fakultativních mezidruhových parazitů na 44 druhů. Fakultativní hnízdní parazitismus byl pozorován častěji u prekociálních než u altriciálních druhů (Lyon & Eadie, 1991).

Fakultativní mezidruhový hnízdní parazitismus byl například studován u sýkory modřinky, *Cyanistes caeruleus*, a u sýkory koňadry, *Parus major*. Výzkum probíhal 3 roky na 38 lesních plochách o různé rozloze. Mezidruhový parazitismus mezi těmito dvěma druhy byl zjištěn ve 39 hnízdech z celkového počtu 1285 hnízd, tedy cca ve 3 % hnízd (Barrientos et al., 2015). Tento druh parazitismu byl také studován u koloniálně hnízdících vodních ptáků v Polsku v národním parku Biebrza, kde hnízdí 5 druhů vodních ptáků: čejka chocholátá, *Vanellus vanellus*, vodouš rudonohý, *Tringa totanus*, břehouš černoocasý, *Limosa limosa*, racek chechtavý, *Chroicocephalus ridibundus*, a rybák obecný, *Sterna hirundo*. Fakultativní

mezidruhový parazitismus byl pozorován u 1,3 % ze všech nalezených hnízd. Nejvyšší míru parazitismu, konkrétně 59,4 %, vykazoval vodouš rudonohý. Vysokou míru parazitismu, konkrétně 28,1 %, vykazovala také čejka chocholatá (Niemczynwicz et al., 2015). Dle této studie lze usuzovat, že míra fakultativní mezidruhové parazitace je u některých vodních ptáků poměrně vysoká.

Obligátní mezidruhový parazitismus byl dokumentován u 1 % všech druhů ptáků. Tuto strategii lze nalézt u různých druhů na všech kontinentech kromě Antarktidy (Davies, 2000; Thorogood et al., 2019). Mláďata obligátních mezidruhových parazitů se snaží hostitelovým mláďatům konkurovat a často se dokonce pokouší zničit hostitelova vejce, či zabít jeho mláďata (Lack, 1968; Roche & Glanz, 1998). V tomto typu parazitismu se nejvíce využívá snaha parazitické samice snášet mimetická vejce, tedy taková, která jsou podobná vejcům samice hostitelské (Brooke & Davies, 1988). Dle současných poznatků se mezidruhový obligátní parazitismus vyvinul nezávisle celkem sedmkrát (Sorenson & Payne, 2002; Sorenson & Payne, 2005). Třikrát mezi kukačkovitými, v rámci čeledi Cuculidae, dvakrát mezi zpěvnými ptáky a to u vlhovcovitých, rod *Molothrus*, a afrických vdovkovitých, čeleď Viduidae, jednou mezi medozvěstkovitými, čeleď Indicatoridae, a u jednoho druhu vodního ptáka, u kachnice černohlavé, *Heteronetta atricapilla* (Sorenson & Payne, 2002; Sorenson & Payne, 2005, Kruger, 2007). Mezi obligátní mezidruhové parazity patří například kukačka obecná (Hett, 1936; Davies, 2000; Kruger, 2007), vlhovec hnědohlavý, *Molothrus ater* (Miles, 1986; Hauber, 2001; Wagner et al., 2013), vdovka černobílá, *Vidua macroura* (Lansverk et al., 2015) či medozvěstka křiklavá, *Indicator indicator* (Berruti et al., 1995).

1.1.3 Vnitrodruhový hnízdní parazitismus

Vnitrodruhový neboli intraspecifický či konspecifický hnízdní parazitismus byl zjištěn u přibližně 2,4 % všech druhů ptáků (Yom-Tov, 2001; Yom-Tov & Geffen, 2006). Konkrétněji dle Yom-Tova (2001) u 234 druhů ptáků. Zatímco vodní ptactvo, čeleď Anatidae, tvoří pouze asi 2 % ptačích druhů, nejméně 26 % známých vnitrodruhových parazitů patří právě do této skupiny (Eadie et al. 1998; Semel & Sherman, 2001). Jde o častěji se vyskytující typ hnízdního parazitismu, než je parazitismus mezidruhový (Payne, 1977; Yom-Tov, 2001). Jedná se o alternativní reprodukční strategii, při které parazitická samice snese svá vejce do hnízda jiné samice stejného druhu (Brown, 1984; Kendra et al., 1988). Někteří autoři se domnívají, že vnitrodruhový hnízdní parazitismus byl mezistupněm ve vývoji mezidruhového hnízdního parazitismu (Hamilton & Orians, 1965; Payne, 1977), což naznačuje, že evoluční původ

mezidruhového hnízdního parazitismu spočívá v příležitostném snášení vajec do hnízd hostitelských samic stejného druhu samicemi, které přišly o svá hnízda (Yamauchi, 1995). Další teorie však předpokládá, že se mezidruhový hnízdní parazitismus vyvinul přímo, nezávisle na vnitrodruhovém (Hamilton & Orians, 1965; Payne 1977).

Existují tři typy samic, které se k vnitrodruhovému hnízdnímu parazitismu uchylují. První typ charakterizuje samici, která během svého vlastního hnízdění přišla o snůšku, a parazitismus je pro ni jediná možnost, jak získat alespoň nějaký reprodukční úspěch. Druhým typ charakterizuje samici, která si svou vlastní snůšku ani nezakládá, ale uchýlí se k obligátnímu způsobu parazitace. Třetím typ charakterizuje samici, která má své vlastní hnízdo a zároveň snese jedno či více vajec do hnízd jiných samic, čímž může navýšit svůj reprodukční úspěch (Davies, 2000; Michálková, 2009).

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus byl nejčastěji sledován u řádu vrubozubých, Anseriformes (Yom-Tov, 1980; Sayler, 1992; Andersson & Ahlund, 2000) a to konkrétně u 74 druhů (Yom-Tov, 2001). Typickým příkladem je i v České republice studovaný polák velký, *Aythya ferina* (Cramp & Simmons, 1977), jehož míra parazitace je dle studie Petrželkové (2013) až 37,5 %, dalšími druhy jsou pak například kachna divoká, *Anas platyrhynchos*, či husa velká, *Anser anser* (Cramp & Simmons, 1977). Zástupce parazitických ptáků však můžeme najít i mezi nelétavými ptáky neboli běžci, Paleognathae. Konkrétně se mezi parazity z této podtřídy ptáků řadí pštros dvouprstý, *Struthio camelus* (Bertram, 1979), tinama skvrnitá, *Nothura maculosa*, a tinama Darwinova, *Nothura darwinii* (Bump & Bump, 1969). Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je však studován i u zástupců ze skupiny pěvců, tedy u altriciálních druhů. Byl zjištěn například u vlaštovky obecné, *Hirundo rustica*, kde bylo zjištěno, že se míra parazitace zvyšuje se zvětšující se velikostí hnízdní kolonie. Míra parazitismu ve sledované populaci vlaštovky dosahovala až 16,5 % (Møller, 1987a). Dalším pěvcem, u kterého se tato strategie vyskytuje je špaček obecný, *Sturnus vulgaris*, u jehož populace ve středním Norsku byla zjištěna míra parazitismu, ve všech sledovaných hnízdech, až 10 % (Moksnes & Elvertro, 2006).

1.1.3.1 Možnosti odhalení vnitrodruhového hnízdního parazitismu

Parazitická vejce ve snůšce v rámci vnitrodruhového parazitismu je obtížné odhalit, na rozdíl od parazitismu mezidruhového, jelikož vejce parazitické a hostitelské samice jsou si vzhledově velmi podobná a většinou je tak nelze pouhým okem identifikovat. V terénu lze na predikci výskytu vnitrodruhového parazitismu použít několik tradičních kritérií (Yom-Tov, 1980;

Brown & Sherman, 1989; Semel & Sherman, 1992; Petrželková, 2017). Prvním je nalezení abnormálního počtu vajec. Jestliže například vlaštovka obecná snáší obvykle 3 až 6 vajec v jedné snůšce (Møller, 1991), či kachnička karolínská, *Aix sponsa*, snáší obvykle 10 až 12 vajec v jedné snůšce (Bellrose & Holm, 1994), pak detekce většího počtu vajec ve snůšce může indikovat hnízdní parazitismus. Druhou možností je abnormální sekvence snášení, například nalezení více než jednoho vejce během dne. Ptáci jsou totiž schopni snést pouze jedno vejce denně (Leopold, 1951; Sturkie, 1965). Dalším kritériem je nalezení vejce několik dní před skutečným zahájením snůšky v tomto hnízdě, či naopak nalezení nového vejce několik dní po dokončení snůšky. Avšak i větší variabilita ve velikosti, tvaru či barvě vajec ve snůšce naznačuje výskyt vnitrodruhového hnízdního parazitismu, jelikož i u ptáků jednoho druhu se vyskytuje přirozená variabilita v těchto znacích (Weller, 1959; Yom-Tov, 1980; Fetterolf & Blokpoel, 1984). Takto odlišné vejce nemusí ovšem nutně znamenat výskyt parazitismu. Některé studie prokázaly, že první či poslední snesené vejce do snůšky se často liší velikostí či vzhledem oproti ostatním vejcům ve snůšce (např. Marble, 1943; Gochfeld, 1977; Kendra et al., 1988; Brown & Sherman, 1989). Další možností odhalení vnitrodruhového hnízdního parazitismu je použití fotoaparátů, kamer či fotopastí (např. Yom-Tov, 1980; Eadie, 1989). Tato kritéria však vnitrodruhový hnízdní parazitismus jednoznačně neodhalí, pouze ho lze dle nich předpokládat.

K jednoznačnému určení parazitického vejce/mláděte ve snůšce lze použít metodu proteinového fingerprintingu či analýzu DNA mláděat a rodičů. Metoda proteinového fingerprintingu je založena na odběru vzorku bílku skrz skořápku a porovnání proteinového složení bílku v jednotlivých vejcích (Smyth et al., 1993; Hughes, 1998). Po odběru se skořápka zalepí lepidlem či voskem, aby nedošlo k přerušení vývoje vajec. Výhodou této metody je možnost odebrání vzorku ihned po snesení vejce do hnízda (Andersson & Ahlund, 2001). Další spolehlivou metodou je analýza DNA z krve mláděat a rodičů. Nejrozšířenější metodou určení rodičovství je v současné době analýza pomocí mikrosatelitových lokusů (STR, short tandem repeats) (Tautz & Renz, 1984; Edwards et al., 1991).

1.1.4 Hypotézy vysvětlující příčiny vzniku hnízdního parazitismu

K pochopení adaptivního významu představené reprodukční strategie je potřeba pochopit výhody a nevýhody pro obě zúčastněné strany. Bylo navrženo několik hypotéz snažících se vysvětlit vznik a udržení hnízdního parazitismu (např. Dawkins, 1980; Kendra et al. 1988;

Semel & Sherman, 2001; shrnutí hypotéz: Sorenson, 1991; Petrie & Møller, 1991; Petrželková, 2017).

Hypotéza zlepšení tohoroční plodnosti

První hypotézou vysvětlující příčinu vzniku hnízdního parazitismu je tzv. hypotéza zlepšení plodnosti („enhancement hypothesis“, Kendra et al. 1988), která říká, že snesením parazitického vejce či vajec do snůšky jednoho nebo více hostitelů si parazitická samice snižuje energetické nároky na inkubaci a následující rodičovskou péči a zvyšuje svou plodnost v konkrétním roce oproti ostatním samicím v populaci (Andersson, 1984). Zdá se, že parazitická samice snáší svá vejce nejčastěji před započítáním své vlastní snůšky, nemusí to však být pravidlem (Lyon, 1993), nebo svou snůšku vůbec nezakládají a snáší pouze parazitická vejce do hnízd ostatních samic (Kendra et al. 1988; Sorenson, 1991).

Hypotéza přežívání

Další hypotézou je hypotéza přežívání, na kterém závisí míra celoživotní plodnosti („the survival/lifetime fecundity hypothesis“). Základem této hypotézy je snaha o snížení rizika vlastní predace a minimalizování energie, kterou by samice musela vynaložit, například při inkubaci vajec nebo péči o potomstvo. Jedná se o samice, které nemají vlastní hnízda, pouze snáší parazitická vejce do hnízd ostatních samic a v důsledku toho zvyšují šanci vlastního přežití, což má za následek vyšší celoživotní plodnost (Sorenson, 1991).

Hypotéza nejlepší ze špatných možností

Další hypotézou je hypotéza nejlepší ze špatných možností („the best-of-a-bad-job hypothesis“, Dawkins, 1980), někdy nazývaná jako hypotéza posledního řešení („last resort hypothesis“) (Kendra et al., 1988). Omezení úspěšného rozmnožení se může týkat jak ztráty vlastní snůšky, tak například špatného fyziologického stavu, nedostačujícího zdroje potravy či jiných nepříznivých podmínek prostředí (Sorenson, 1991). Uchýlením k parazitaci se samice snaží zachovat alespoň část svého reprodukčního úspěchu v daném roce. Tato hypotéza naznačuje, že snášení pouze parazitických vajec, a tudíž snaha o kompromis mezi reprodukčním úsilím a přežitím, je výhodná, pouze pokud nastaly podmínky snižující pravděpodobnost úspěšného hnízdění či došlo ke zvýšení hnízdních nákladů. Oproti tomu hypotéza přežívání naznačuje, že snášení parazitických vajec je lepší strategií i za příznivých hnízdních podmínek (Dawkins, 1980; Sorenson, 1991).

Hypotéza snížení rizika predace

Jednou z dalších hypotéz hledajících příčinu uchýlování se samice k parazitismu, může být snaha snížit riziko predace jejich vajec („risk spreading hypothesis“). Snesením vajec do různých hnízd rozloží samice riziko predace a je menší pravděpodobnost, že právě její vejce či potomci budou predováni (Petrie & Møller, 1991; Davies, 2000).

Hypotéza příbuzenské selekce

Poslední hypotézou je hypotéza příbuzenské selekce („kin-selection hypothesis“), která je populární hlavně u kachen. Díky příbuzenské selekci toleruje hostitelská samice vejce příbuzné parazitické samice a tím si zvyšuje svou vlastní inkluzivní fitness (Andersson & Eriksson 1982). U vodního ptactva je nativní filopatrie, tzn. věrnost místu narození (Hamilton, 1964; Hepp et al., 1987), vrozená spíše samicím než samecům. Pokud by se tedy samice vracely na stejná hnízdiště, kde se vylíhly, byla by v populaci na tomto hnízdišti vysoká příbuznost a samice parazitické by byly samicím hostitelským blízké příbuzné. To by mohlo usnadnit vývoj hnízdního parazitismu a pomoci vysvětlit záhadu, proč by hostitelská samice parazitická vajíčka přijala (Lyon & Eadie, 2000). Dalším aspektem vzniku hnízdního parazitismu může být snaha samic snášet na jedno vhodné a bezpečné hnízdiště (Semel & Sherman, 2001).

1.2 Reprodukční úspěch samic

Reprodukční úspěch lze sledovat v rámci celého života jedince či například jen během jednoho hnízdního období. Za celoživotní reprodukční úspěch se považuje počet plodných potomků zplozených během života daného jedince (Clutton–Brock, 1988). Je to tedy ukazatel schopnosti jedince předat své geny do dalších generací, a tedy měřítko jeho biologické zdatnosti (fitness). Jelikož je celoživotní reprodukční úspěšnost měřítkem celoživotního reprodukčního výkonu jedince, její výpočet předpokládá detailní znalost jednotlivých reprodukčních komponent během celého života všech jedinců v populaci. U volně žijících populací je ale obtížné sledovat veškerou reprodukci daného jedince, data jsou tak většinou neúplná a nepřesná (Rouan et al., 2009). Celoživotní reprodukční úspěšnost se proto odhaduje jako celkový počet mlád'at, která dosáhla určitého věku, například u sov je to často věk dvou až čtyř týdnů (Brommer et al., 1998).

Mnoho publikací potvrzuje, že reprodukční úspěch se zvyšuje s věkem (např. Williams, 1966; Perrins & Moss, 1974; Curio, 1983; Nol & Smith, 1987; Clutton–Brock, 1988; Smith, 1993). To se dá vysvětlit několika teoriemi (shrnuto v Lozano et al., 1996). První teorie je, že

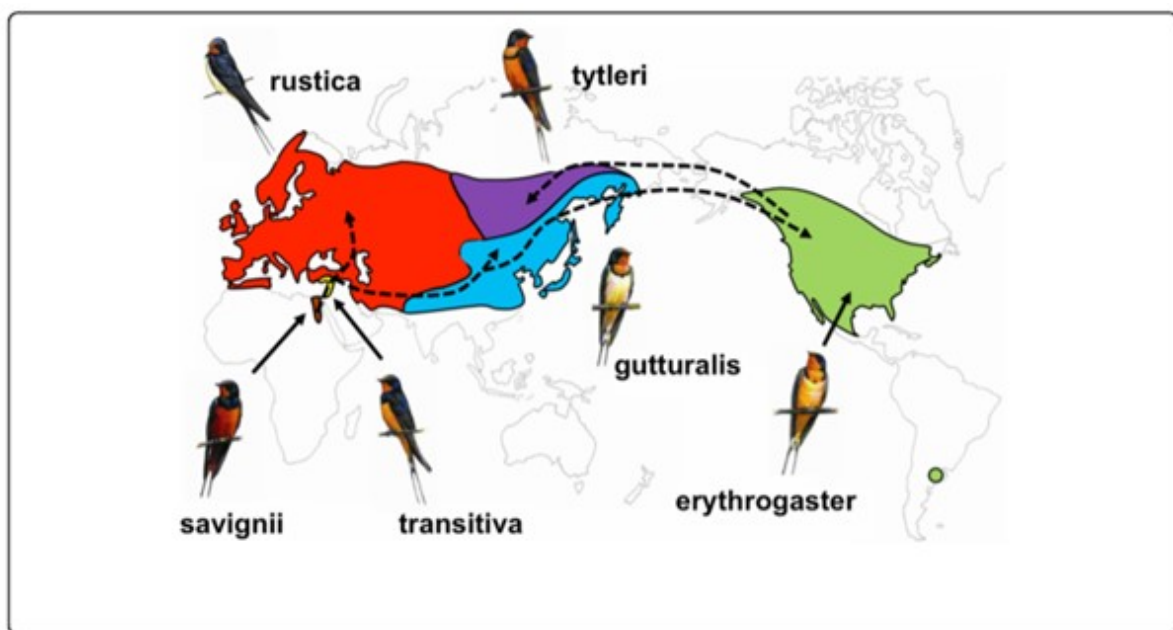
korelace mezi věkem a reprodukčním úspěchem může být statistickým důsledkem toho, že jedinci s horšími hnízdními či potravními možnostmi, mají nižší míru přežití do dalších let (Curio, 1983). Některé práce však tuto teorii vyvrací zjištěním, že některé druhy si svůj reprodukční úspěch zvyšují v úspěšných reprodukčních vlnách (Pyle et al. 1991; Forslund & Pärt, 1995). Druhá teorie je tzv. hypotéza omezení, která je založena na teorii kompromisu mezi současnou a budoucí reprodukcí a předpokládá, že aktuální reprodukce je cennější pro starší jedince, jelikož mají nižší zbytkovou reprodukční hodnotu (Williams, 1966; Curio, 1983). Poslední hypotéza, tzv. hypotéza omezení (constraint hypotheses), tvrdí, že mladí jedinci jsou v nevýhodě, jelikož mají méně hnízdních příležitostí, například kvůli složitějšímu nalezení kvalitního protějšku či teritoria (Curio, 1983; Nol & Smith, 1987; Lozano et al., 1996). U mnoha druhů ptáků přilétají starší samci na hnízdiště dříve a jsou úspěšnější v zisku partnerky než jednoletí samci. Dřívější přilet může vést k většímu hájenému území či k dalším faktorům, které mohou mít v budoucnu vliv na reprodukční úspěch (Flood, 1984; Hill, 1988; Lozano et al., 1996). V podstatě je ale obecně uznávaným pravidlem, že se reprodukční úspěšnost jedinců v průběhu života mění, a to tak, že se v průběhu prvních několika reprodukčních pokusů zvyšuje, až do doby, kdy dosáhne svého vrcholu (Forslund & Pärt, 1995), a následně začíná klesat z důvodu reprodukční senescence (Komdeur, 1996; Reid et al., 2003; Wnuková, 2018).

Při studiu vlaštovky stromové, *Tachycineta bicolor*, které probíhalo celých 25 let, byla zjištěna závislost ročního reprodukčního úspěchu na věku. Velikost snůšky a počet mláďat rostl, a naopak klesal počet neúspěšných hnízdění do tzv. středního věku samice, přibližně do 4 let. V období okolo 4 let věku byl zjištěn pokles výkonu v rámci reprodukčního úspěchu a také byl zaznamenán nárůst počtu neúspěšných hnízdních pokusů u nejstarších samic. Tímto výzkumem tedy nebyla podpořena teorie o zvyšování ročního reprodukčního úspěchu v závislosti na zvyšujícím se věku jedince (Robertson & Rendell, 2001).

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je obecně považován za alternativní reprodukční strategii, kterou samice využívají právě ke zvýšení svého reprodukčního úspěchu bez vynaložení nákladů na rodičovskou péči (Andersson, 1984; Davies, 1988; Lyon, 1993). Stále však chybí studie, které by se zabývaly načasováním parazitace a vlastní snůšky či konkrétními výhodami parazitace na reprodukční úspěch u vlaštovky obecné.

1.3 Vlaštovka obecná

Vlaštovka obecná je monogamní druh pěvce (Møller, 1992) z čeledi vlaštovkovitých, Hirundinidae (Svensson, 2018). Bylo popsáno šest poddruhů vlaštovky obecné, které se od sebe liší velikostí těla i mírou exprese pohlavně selektovaných znaků – délkou krajních rýdovacích per a intenzitou ventrálního zbarvení těla, které se pohybuje od bílé po cihlově červenou. Podruh vyskytující se na území České republiky *Hirundo rustica rustica* má samce s nejdelšími krajními rýdovacími pery a nejsvětlejší ventrální oblastí (Scordato & Safran, 2014).



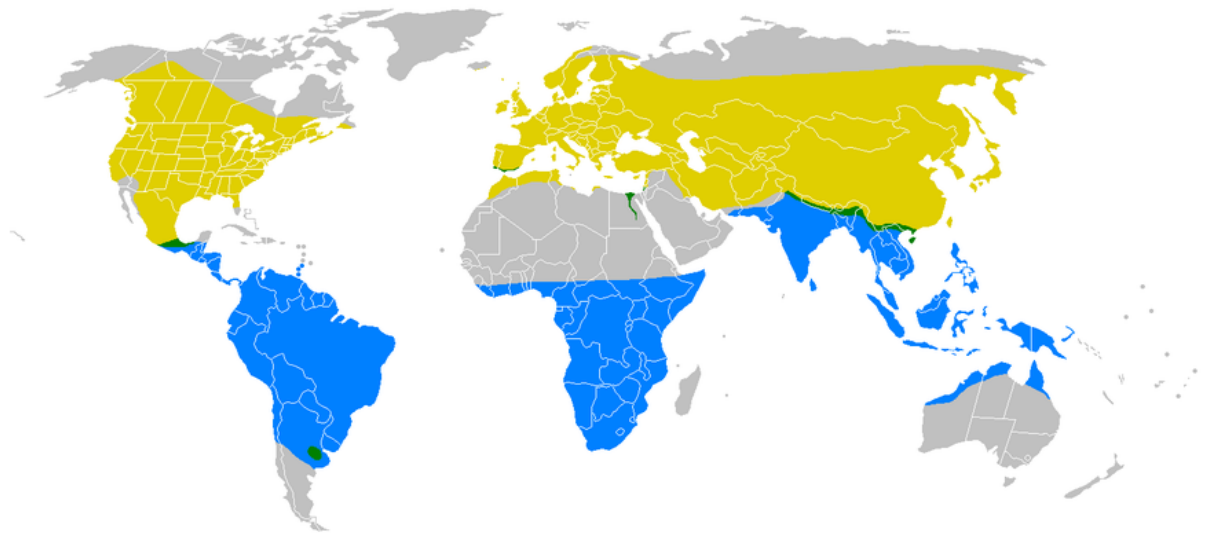
Obr. 1: Mapa rozšíření všech šesti poddruhů rodu *Hirundo rustica*. (Zdroj: Scordato & Safran, 2014).

Vzhled vlaštovky obecné je nezaměnitelný s jiným druhem ptáků, žijícím v České republice. Charakteristickým rysem jsou dlouhá špičatá křídla a vidlicovitě vykrojený ocas s párem dlouhých úzkých krajních rýdovacích per. Včetně prodloužených rýdovacích per měří dospělý jedinec vlaštovky 17 až 21 centimetrů a váží přibližně 20 gramů. Při pohledu shora je vlaštovka obecná celá černá s modrými odlesky a bílými skvrnami na ocase, břišní část je však bílá se zbarvením do béžova či dokonce do rezava, čelo a okolí zobáku je až po černý proužek na krku zabarven červeně s nádechem rezavé barvy, u tohoročních jedinců je však tato část méně výrazná než u dospělých jedinců (Svensson, 2018). Dalším znakem, jak rozeznat dospělého jedince (adulta) od tohoročního jedince (juvenila), je délka prodloužených ocasních

per, která je u juvenilů výrazně kratší a pera jsou tupě zakončená. Určování stáří dle pneumatizace lebky, jako je tomu u jiných druhů, je možné jen omezeně, jelikož až třetina adultů nedosáhne úplné pneumatizace lebky (Winkler & Jenni, 2009). Pohlaví jedinců není jednoduché určit, ale samice mají zpravidla kratší a širší krajní rýdovací pera (Svensson, 2018).

Vlaštovka obecná je hmyzožravý pták lovicí svou kořist za letu. Často loví hmyz létající okolo dobytka, na loukách a polích či v okolí vodních ploch, proto si svá hnízda staví v jejich blízkosti a nehnízdící ptáci často nocují v rákosinách. Vlaštovky nejčastěji hnízdí koloniálně v oblastech se zemědělskými usedlostmi (Svensson, 2018), lze je proto označit jako synantropní druh (Turner, 2006). Oproti jim příbuzným jiříčkám, které si staví hnízda na vnějších stěnách budov, si vlaštovky obecné nejčastěji staví hnízda uvnitř budov. Jejich miskovité hnízdo je snadno identifikovatelné. Hnízdo je tvořeno směsí hlíny a slin a zpevňujícím rostlinným materiálem a po dokončení, před samotným snášením vajec, je vlaštovkou vystláno rostlinným materiálem, peřím či zvířecí srstí (Svensson, 2018; Singer, 2017). Samice snáší obvykle během jednoho hnízdního pokusu 3 až 6 vajec (Møller, 1991). Nejčastěji je hnízdo přilepeno na trámech či pod okrajem střechy (Svensson, 2018). Vlaštovka obecná je druh s vysokou hnízdní fidelitou neboli věrností hnízdišti, kdy se jedinci každý rok vrací na stejné místo, kde hnízdili v předchozích letech (Saino et al., 2002).

Vlaštovka obecná je tažný pták hnízdící téměř v celé Eurasii, ale částečně i v severní Americe. Populace hnízdící v západní Eurasii zimují v subsaharské Africe, oproti tomu populace hnízdící východněji zimují v jižní a jihovýchodní Asii, na Nové Guinei či v severní Austrálii (Hagemeijer & Blair, 1997; Snow & Perrins, 1998; Cepák et al., 2008). Populace vlaštovek hnízdících v České republice zimují společně s ostatními populacemi vlaštovek ze středoevropských zemí v rovníkové subsaharské Africe v oblastech savan a tropických lesů (Hudec, 1983). Vlaštovky ze severnějších populací například z Velké Británie, Skandinávie či v Pobaltí létají zimovat dále na jih, a to až do oblasti Jihoafrické republiky, Botswany a Namibie (Snow & Perrins, 1998; Wernham et al., 2002; Cepák et al., 2008).



Obr. 2: Vyznačení hnízdíšť (žlutě) a zimovišť (modře) vlaštovky obecné. (Zdroj: https://thereaderwiki.com/en/Barn_swallow)

Odlet vlaštovek z České republiky na zimoviště probíhá nejčastěji v první polovině září, ale mohou odlétat již na konci srpna. Ze svých zimovišť se pak vydávají na cestu již koncem února či na začátku března a do České republiky doletí přibližně v polovině dubna, jsou však díky příznivým podmínkám zaznamenány i dřívější přelety (Cepák et al., 2008), ale ojedinělé nejsou ani přelety v průběhu května (Klvaňa et al., 2017). Samci z pravidla přilétají na hnízdíště dříve než samice, aby obsadili teritorium, které si následně hájí. Hlavními výhodami brzkého přeletu jsou vyšší úspěšnost při páření, vyšší reprodukční úspěch a zisk kvalitnějšího protějšku (Parker & Courtney, 1983; Møller, 1994). Bylo zjištěno, že samci vlaštovky obecné s dlouhými krajními rýdovacími pery, tedy starší jedinci s více zkušenostmi (Møller, 1991), přilétají dříve, než samci s kratšími rýdovacími pery (Møller, 1994).

U vlaštovky obecné je často pozorovaný fenomén tzv. extrapárových paternit, tedy situace, kdy v hnízdě sociální samice vyrůstají mláďata od více samců. Samice účastníci se mimo párových kopulací se tedy páří se samcem jiným, než je její sociální partner a dochází tak ke genetické nevěře (Webster et al., 1995). Tento typ párovacího systému, nazývaný sociální monogamie, je nejčastější typ reprodukční strategie v ptačí říši (Griffith et al., 2004). Dalšími fenomény studovanými na populacích vlaštovek jsou parazitismus a kvaziparazitismus, které nejsou tak ojedinělé, jak by se mohlo předpokládat (např. Petrželková et al., 2015). Zatímco v případě parazitismu snese cizí samice vejce do hnízda samice hostitelské, toto vejce má tedy jiného otce i matku, než jsou hostitelští rodiče (Andersson, 1984), v případě kvaziparazitismu

je otcem parazitického vejce sociální samec hostitelského hnízda (Emlen & Wrege, 1986; Griffith et al., 2004; Petrželková et al., 2015).

1.4 Vnitrodruhový hnízdní parazitismus u vlaštovky obecné

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus u vlaštovky obecné byl studován již ve 2. polovině 20. století, byl však dokumentován pouze na základě pozorování a porovnávání vajec ve snůšce, nikoliv za použití molekulárních metod. Dle Møllera (1987b) dosahuje celková míra parazitismu až 16,5 % z 261 hnízd a podíl parazitismu má tendenci pozitivně korelovat s velikostí hnízdní kolonie. Parazitované samice měly větší velikost snůšky, ale pokud odečteme parazitická vejce, byla velikostně obdobná snůškám neparazitovaných samic. Hnízda byla parazitována během snášení vajec hostitelskou samicí, či 1 až 5 dní před započatím jejího snášení. V rámci této studie nebylo pozorováno vyhození vejce z hostitelova hnízda parazitem či snášení vejce parazitickou samicí do hostitelova hnízda. Samice často parazitují v blízkosti svých vlastních hnízd (Møller, 1989), důvodem může být jednodušší sledování dění na hostitelově hnízdě a z toho vyplývající možnost ideálnějšího načasování snesení parazitického vejce, například v době, kdy hostitelský pár shání potravu (Møller, 1987b). Proto byla u hnízd umístěných soliterně (Møller, 1987b) či na skrytých místech (Fujita & Higuchi, 2007) zjištěna menší míra parazitace. Parazitická samice však nemusí vejce do hostitelova hnízda snést, bylo zjištěno, že vlaštovka skalní, *Hirundo pyrrhonota*, přenáší vejce do jiných hnízd za pomoci zobáku (Brown & Brown, 1988; Brown & Brown, 1996; Fujita & Higuchi, 2007).

Dle studie Petrželkové a spol. (2015) sledující populaci vlaštovky obecné po dobu 3 let byla zjištěna míra parazitace na 245 sledovaných hnízdech až 22 %. Celkem 5,7 % mlád'at z 1060 bylo identifikováno jako mlád'ata parazitická. Procento kvaziparazitických mlád'at bylo extrémně vysoké, 28,3 % ze všech parazitických mlád'at. Kvaziparazitismus se ve studované populaci vlaštovky obecné nevyskytoval náhodně, mělo by se na něj proto nahlížet jako na odlišnou rozmnožovací strategii.

2 Cíle práce a predikce

a) Identifikovat jednotlivé parazitické a kvaziparazitické samice vlaštovky obecné v populaci.

- Pomocí genetických analýz bylo zjištěno, které samice jsou parazitické, které neparazitické, a které samice vychovávaly parazitické mládě (hostitelské samice). Předchozí studie (Møller, 1987b) zjistila u vlaštovky obecné 16,5 % míru vnitrodruhového hnízdního parazitismu. Podobnou jsem tedy očekávala i v naší populaci.

b) Zjistit, zda parazitující samice mají vlastní snůšku nebo se rozmnožují pouze paraziticky či kvaziparaziticky

- Pomocí genetických analýz a odečtů barevných kroužků ptáků vyskytujících se na hnízdech během hnízdění byli k jednotlivým hnízdním pokusům přiřazeni sociální a genetičtí rodiče. Tak jsem také zjistila, zda si parazitické samice zakládají či nezakládají vlastní snůšku. Na základě hypotézy zlepšení tohoroční plodnosti jsem předpokládala, že výrazná většina parazitických samic vlastní snůšku měla.

c) Popsat načasování snášení vajec u jednotlivých parazitujících samic během hnízdní sezóny, konkrétně porovnat načasování snesení parazitického vejce a vajec snesených do její vlastní snůšky.

- Pomocí denních kontrol hnízd bylo porovnáno načasování snesení parazitického vejce a vajec snesených parazitickou samicí do vlastní snůšky. Předpokládala jsem, že snesení parazitického vejce bude u parazitujících samic s vlastní snůškou časově přímo navazovat na snášení vajec do vlastní snůšky.

d) Porovnat kvalitativní charakteristiky parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou.

- Díky tomu, že většina samic byla odchycena a byly jim změřeny jejich kvalitativní charakteristiky, jsem mohla porovnat kvalitu parazitujících samic s vlastní snůškou a neparazitujících samic s vlastní snůškou. Podle dostupných hypotéz jsem očekávala rozdíl mezi těmito dvěma skupinami samic a to ten, že parazitující samice

s vlastní snůškou budou vykazovat vyšší kvalitu (hypotéza zlepšení tohoroční plodnosti) než samice neparazitující s vlastní snůškou.

e) Porovnat kvalitativní charakteristiky parazitujících samic s vlastní snůškou a bez ní.

- Pokud je hnízdní parazitismus strategie, kterou využívají méně kvalitní jedinci k zachování alespoň částečné reprodukční úspěšnosti, měly by samice uchylující se k parazitismu, ale nezakládající vlastní snůšku, mít horší kvalilativní rysy (hypotéza nejlepší ze špatných možností) než parazitující samice s vlastní snůškou.

f) Zjistit, zda parazitické chování přináší parazitujícím samicím reprodukční výhody oproti samicím neparazitujícím.

- Pokud je hnízdní parazitismus strategie, která vede ke zvýšení tohoroční plodnosti očekávala jsem, že parazitující samice s vlastní snůškou budou mít během sezóny vyšší počet mláďat než samice neparazitující s vlastní snůškou.

3 Metodika

3.1 Výzkumné lokality

Terénní práce probíhaly na třech lokalitách v jižních Čechách v okrese Jindřichův Hradec: Lomnice nad Lužnicí – Šaloun ($49^{\circ} 04' 08.089''\text{N}$, $14^{\circ} 42' 37.393''\text{E}$), Lužnice – Hamr ($49^{\circ} 03' 24.889''\text{N}$, $14^{\circ} 46' 10.056''\text{E}$) a Třeboň – Břilice ($49^{\circ} 01' 12.808''\text{N}$, $14^{\circ} 44' 21.156''\text{E}$) v letech 2010 až 2020.



Obr. 3: Vyznačení sledovaných hnízdních lokalit. (Zdroj: Mapy.cz)

Lokalita Lužnice – Hamr je solitérní zemědělská usedlost nacházející se asi 1 kilometr jihovýchodně od obce Lužnice. Vlaštovky zde hnízdí v několika stájích, chlévcích a kurnících. Lokalita Lužnice nad Lomnicí – Šaloun se skládá ze zemědělské usedlosti (rodina Krausových) a objektu sádek, kde jsou v jedné z budov chovány ovce (rodina Pulcových). Tato lokalita se nachází asi 1,5 kilometru od Lužnice nad Lomnicí. Vlaštovky zde hnízdí v několika stájích

a chlívčích. Poslední v této práci studovaná lokalita, Třeboň – Břilice, se nachází v obci Břilice, která je součástí města Třeboň. Jedná se o areál firmy, která se zabývá zemědělskou a živočišnou výrobou. Vlaštovky zde hnízdí koloniálně ve dvou velkých kravínech a jednotlivě v několika dalších budovách.

V roce 2019 bylo započato sledování nové lokality ve vesnici Stará Hlína (49° 02' 20.603"N, 014° 49' 06.989"E). Na této lokalitě vlaštovky hnízdí koloniálně v několika stájích pro chov masného dobytka a jednotlivě v jiných přidružených budovách.

3.2 Sběr dat

Terénní práce na lokalitách probíhaly v ideálním případě denně, nejčastěji od května do srpna. Avšak na počátku studia těchto lokalit, tedy v letech 2010 až 2012, byla hnízda kontrolována nepravidelně, často jen jednou týdně. V následujících letech bylo však sledování hnízd častější a vyjma roku 2017 byly lokality kontrolovány v hlavní části hnízdní sezóny každý den. V některých letech byl v červenci a srpnu, tedy na konci hnízdní sezóny, sběr dat omezen pouze na několik dní v týdnu. Pokud byla lokalita sledována každý den, probíhala kontrola všech již aktivních hnízd, tedy hnízd, která byla dostavována, dostavěna nebo v nich již byla nalezena vejce či mláďata. V případě, že byla lokalita kontrolována v menší míře, tak byla kontrolována všechna hnízda na lokalitě. Veškerá hnízda na dané lokalitě byla očíslována a byla kontrolována minimálně každé cca tři dny. Do hnízdní karty patřící konkrétnímu hnízdu byla zaznamenávána každá změna, která byla na hnízdě pozorována a manipulace, které byly na hnízdě prováděny v rámci různých studií, které na lokalitách probíhaly v daném roce.

Důležitá data pro tuto práci byla získávána díky každodenní kontrole v době snášení vajec a číslování každého nalezeného vejce. Vejce byla vždy vložena do plastové krabičky vystlané vatou, aby se nepoškodila, a popisována tlustým fixem, aby nebyla při popisování poškozena skořápka. Pokud bylo třeba z hnízda vyndat všechna vejce najednou, či později všechna mláďata, byl do hnízda vložen plátěný pytlíček, aby sociální rodiče neviděli, že je hnízdo prázdné, což by mohl být důvod k jeho opuštění. Po kompletním snesení snůšky byla všechna vejce vyfocena, zvážena a změřena jejich velikost posuvným měřítkem.



Obr. 4: Očíslovaná vejce na podložce během focení, foto: Michal Šulc.

Během inkubace nebylo hnízdo většinou kontrolováno. Na konci inkubace, přibližně 13 až 14 dní od snesení posledního vejce, bylo hnízdo znovu zkontrolováno, zda se již nelíhnou mláďata. Líhnutí mláďat bylo nejčastěji sledováno okolo 14. dne od počátku inkubace. Od nalezení prvního vylíhnutého mláděte, tedy od prvního dne věku prvního mláděte, byla jednotlivá mláďata v hnízdě značena na nohy netoxickými lihovými popisovači o různých barvách a vážena až do jejich věku dvou dnů, nebo do vyklubání či odebrání posledního vejce v hnízdě. Ve věku dvou dnů se již mláďata neznačila fixami, jelikož se barvy brzo smývaly, ale každému mláděti byl ustřižen konec drápu jiného prstu z důvodu pozdější identifikace. Ve věku 9 dnů byla všechna mláďata okroužkována, zvážena, byla jim odebrána krev a změřen běhák. Poté na daném hnízdě probíhala většinou již jen kontrola výletu mláďat z hnízda. V letech, kdy nebyla prováděna pravidelná kontrola, a tudíž nebylo zaznamenáno přesné datum snášení vajec, je velmi složité zjistit, kdy bylo parazitické vejce sneseno.

Sociálních rodiče byli zjišťováni pomocí unikátní kombinace hliníkového a třech barevných kroužků, kterými byl každý odchycený dospělec označen. Jedinci létající na konkrétní hnízdo byli nejčastěji v době krmení mláďat pozorováni pomocí dalekohledů, později byly na hnízdech fotografovány (Obr. 5).



Obr. 5: Odečet kroužků dospělého jedince na aktivním hnízdě, foto: Jana Hodanová.

3.3 Odchyty dospělců

Odchyty dospělců se uskutečnily od roku 2016 obvykle 4x až 5x za sezónu v rámci několikadenních odchyťových akcí, v předchozích letech bylo odchyťů na lokalitách více. V rámci jednoho odchyťového dne probíhal odchyt všech dospělců na jedné lokalitě. Výjimkou byly však odchyty na lokalitě Lužnice – Hamr, kde vzhledem k velkému množství hnízdících ptáků nebylo možné všechny jedince odchyťit v jeden den, aniž by ptáci nemuseli být po odchytení příliš dlouho umístěni v papírových pytlích. Odchyt na této lokalitě tedy zpravidla probíhal dva dny. V brzkých ranních hodinách, před východem slunce, byly nainstalovány nárazové sítě, nejčastěji do vchodů chlévů, do vjezdů do kravínů či volně do prostoru v kravíně nebo v místnosti, ve které se hnízda nacházela, a byla vytvořena provizorní terénní laboratoř. Všichni odchytení jedinci byli označeni hliníkovými kroužky Národního muzea v Praze s unikátním alfanumerickým kódem a až třemi barevnými kroužky, pro jednoznačnou identifikaci v dalekohledu či na fotografii. U všech odchytených jedinců bylo určeno pohlaví a byla odebrána krev (Obr. 6) pro následnou analýzu DNA. Dále byla provedena morfologická měření, jako měření délky rýdovacích per, délky křídla, délky běháku, rozměrů hlavy a zobáku. Jedinci byli zvaženi. V rámci dalších studií byl v některých letech prováděn například odběr per, zjišťování množství ektoparazitů, focení rozsahu červené barvy na hrdle, čele apod.



Obr. 6: Odběr vzorku krve dospělému jedinci, foto: David Tesař.

3.4 Genetické určování v laboratoři

Laboratorní práce probíhaly v Praze v laboratoři Univerzity Karlovy na Přírodovědecké fakultě pod vedením Mgr. Romany Michálkové, Ph.D. Určování genetických rodičů probíhalo analýzou DNA z krve. Krev byla každému odchycenému dospělci odebrána injekční stříkačkou při odchycích, u mláďat pak byla odebrána většinou ve stáří 9 dní, následně byla uchována ve zkumavce s 96 % ethanolem a skladována v mrazničce ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) až do izolace DNA. DNA byla izolována pomocí kitu DNeasy® 96 Blood & TissueKit (Qiagen, Hilden, Germany). Jednotlivé postupy byly prováděny dle ke kitu přiloženému protokolu.

Pro následnou analýzu rodičovství bylo použito 6 polymorfních fluorescenčně značených mikrosatelitových primerů: Hir6, Hir10, Hir15, Hir20, Hir22, Hir10 a Hru10 (viz Michálková, 2012). Tyto primery byly spolu s PCR pufrem (Multiplex PCR kit, Qiagen, Hilden, Germany) a ddH₂O smíchány do dvou reakčních směsí (PCR směs 1, Tab. I; PCR směs 2 – Tab II) dle optimalizovaného protokolu (Michálková, 2012). Ke každé reakci byl následně přidán 1 μ l DNA.

Tab. I: Koncentrace pro jednotlivé primery Hir6, Hir10, Hir15 a Hir20, destilovanou vodu, pufr a DNA.

	Reaction (μ l)	Reaction (μ l)	Stock		Final conc.	Dilution
	1	100				
PCR buffer	5.00	500.00	10	x	5	2.00
Hir15 F	0.15	15.00	10	μ M	0.15	66.67
Hir15 R	0.15	15.00	10	μ M	0.15	66.67
Hir10 F	0.15	15.00	10	μ M	0.15	66.67
Hir10 R	0.15	15.00	10	μ M	0.15	66.67
Hir20 F	0.50	50.00	10	μ M	0.5	20.00
Hir20 R	0.50	50.00	10	μ M	0.5	20.00
Hir 6 F	0.05	5.00	10	μ M	0.05	200.00
Hir 6 R	0.05	5.00	10	μ M	0.05	200.00
suma	6.70					
dd H₂O	2.30	230.00				
	9.0					
DNA	1	900				
Volume	10					

Tab. II: Koncentrace pro jednotlivé primery Hir10 a Hir22, destilovanou vodu, pufr a DNA.

	Reaction (μ l)	Reaction (μ l)	Stock		Final conc.	Dilution
	1	100				
PCR buffer	5.00	500.00	10	x	5	2.00
Hru10 F	0.50	50.00	10	μ M	0.05	20.00
Hru10 R	0.50	50.00	10	μ M	0.05	20.00
Hir22 F	0.50	50.00				
Hir22 R	0.50	50.00				
suma	7.00					
dd H₂O	2.00	200.00				
	9.0					
DNA	1	900.00				
Volume	10					

Následující proces po přípravě vzorků a vložení vzorků do cykléru byl zahájen počáteční fází denaturace při 95 °C (15 min), poté následovalo 35 cyklů zahájených procesem denaturace při teplotě 94 °C (30s), následovaných annealingovou teplotou 56 °C (90s) a extenzí při teplotě 72 °C (60s). Reakce byla zakončena finální extenzí při 60 °C (30 min) (Michálková, 2012).

Po PCR byla připravena směs pro fragmentační analýzu, skládající se z 12 µl formamidu a 0,3 µl velikostního standardu (Liz 500, GeneScanTM) na jeden vzorek. Obě PCR směsi byly napipetovány dohromady (PCR směs 1–0.6µl, PCR směs 2–1.2µl), následovala krátká denaturace v termocycleru při 95 °C po dobu 5 minut a rychlé zchlazení na ledu. Poté bylo platíčko s připravenou směsí přesunuto do laboratoře sekvenace DNA, kde proběhla fragmentační analýza na přístroji ABI Prism^R 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems).

Genotypy byly odečteny pomocí programu GeneMarker^R (Softgenetics), do kterého byl implementovaný panel velikostí jednotlivých markerů na základě programu FlexiBin (Amos et al. 2007). Pro stanovení příbuzenských vztahů (maternity, paternity) byl použit program Cervus (Field Genetics Ltd., Kalinowski et al., 2007). Žádný z lokusů nevykazoval vysokou frekvenci nulových alel, ani rozdíl mezi očekávanou a pozorovanou heterozygotností (Tab. III). Následná analýza rodičovství byla provedena podle postupu našim týmem publikovaných studií (Petrželková et al., 2015; Michálková et al., 2019).

Mládě bylo považováno za parazitické či mimo-párové v případě, kdy se geneticky neshodovalo alespoň na dvou a více lokusech se svým sociálním rodičem (matkou, respektive otcem). Neshoda na jednom lokusu nebyla považována za dostatečný důkaz pro vnitrodruhový hnízdní parazitismus či extrapárové paternity z důvodu možnosti nulových alel, alelických drop-out mutací v místě nasedání primerů, případně genotypovací chyby.

3.5 Vyhodnocení dat

Veškerá získaná data o průběhu rozmnožování na daném hnízdě byla díky častým kontrolám zaznamenána do „hnízdnic tabulek“, do kterých byly následně zaneseny informace (nejčastěji čísla kroužků) o zjištěných sociálních rodičích a dle analýzy rodičovství o genetických rodičích (kvazi)parazitických mlád'at (např. Obr. 7). Díky těmto datům bylo zjištěno kolik parazitujících samic se ve studované populaci na dané lokalitě v jednotlivých letech vyskytovalo či kolik snesly parazitických či kvaziparazitických vajec, a také díky nim bylo možné porovnat průběh rozmnožování hostitelské a parazitující samice. Následné vyhodnocení popisných výsledků (počet parazitických samic, počet mlád'at, procento parazitovaných hnízdních pokusů apod.) bylo zpracováno v programu Microsoft Excel 2013. Důležité je také zmínit, že mezi parazitická mlád'ata byla počítána i vejce, ze kterých byl odebrán genetický materiál z důvodu přesnějšího určení genetických rodičů snůšky.

Na základě studie Petželkové a spol. (2015), jejíž výsledky naznačují, že kvaziparazitismus se ve studované populaci nevyskytoval náhodně a lze ho proto považovat

jako samostatnou alternativní reprodukční strategii, byl vnitrodruhový hnízdní parazitismus v mé diplomové práci rozdělen na parazitismus klasický a kvaziparazitismus. Jako samostatný typ alternativní reprodukční strategie byl kvaziparazitismus vyhodnocen také ve studii Griffitha a spol. (2004). Dále byly zavedeny termíny pro odlišení těchto dvou typů alternativních reprodukčních strategií. Jako parazitické byly označeny samice, které se uchýlily ke klasickému parazitismu, jako kvaziparazitické byly označeny samice, které se uchýlily ke kvaziparazitismu a jako parazitující byly označeny souhrnně všechny samice, které se uchýlili alespoň k jedné z již zmíněných alternativních reprodukčních strategií.

V posledních letech, kdy jsme vejce denně číslovali a mohli jsme i v některých případech určit, které mládě se vylíhlo z kterého vejce, bylo možné přesně říci, které vejce snesla parazitická samice. Pro vyhodnocení načasování snesení vejce parazitující samicí bylo definováno několik pravidel, podle kterých bylo určeno, do které kategorie načasování snášení konkrétní případ spadá. A) Mezi samice, které snesly parazitické vejce před započítáním vlastní snůšky, byly zařazeny ty samice, které vlastní snůšku založily až po kompletním snesení snůšky hostitelskou samicí. B) Mezi samice, které snesly parazitické vejce do hostitelského hnízda během snášení vajec do vlastní snůšky, byly řazeny samice, u kterých probíhalo snášení do vlastní snůšky se snášením hostitelské snůšky současně či které započaly snášení vajec o 1 den později než samice hostitelská. V případě, že jsme zjistili, že parazitická samice započala snášení vlastní snůšky o den později než samice hostitelská, lze předpokládat, že první vejce v hostitelské snůšce by mohlo být pravděpodobně parazitické, pokud to však na základě číslování vajec nelze vyhodnotit jinak. C) Další kategorií byly samice, které snesly parazitické vejce do hostitelského hnízda v průběhu inkubace vlastních vajec, ale ještě neměly vylíhlé žádné mládě. D) Předposledním případem byly samice, které snesly parazitické vejce během krmení vlastních mláďat na hnízdě či až po jejich výletu z hnízda. Mezi tyto samice byly řazeny všechny samice, které snesly parazitické vejce až po vylíhnutí prvního mláděte ve vlastní snůšce. E) Poslední kategorií samic pak byly parazitické samice, které si vlastní snůšku nezaložily, či nebyla na studovaných lokalitách nalezena.

3.5.1 Statistická analýza dat

Veškeré analýzy byly prováděny v programu R 3.6.2 (<http://www.r-project.org/>). Pro vyhodnocení dat byly použity tři zobecněné lineární smíšené modely s binomickým rozdělením chyb. Jako náhodné efekty byly použity faktorové proměnné *identita samice* a *rok*. Pro každý

model bylo ověřeno normální rozdělení reziduálů modelu pomocí funkce „Q–Q plot“. Pro všechny analýzy byly za signifikantní považovány hodnoty $p < 0.05$.

Mezi kvalitativní charakteristiky samic byly vybrány: délka běháku, délka křídla, délka ocasu, odrazivost hrdla a věk. Mnoho studií naznačuje, že pohlavní ornamenty souvisí s kvalitou a životaschopností jedinců (např. Andersson & Simmons, 2006). Věk byl zahrnut mezi kvalitativní znaky z důvodu toho, že starší jedinci jsou často zkušenější například v obraně teritoria či zisku potravy (Alatalo et al., 1986). Odrazivost peří na hrdle pak byla vybrána z důvodu vztahu mezi barvou a imunitou jedince, jelikož bylo zjištěno, že jedinci s tmavší barvou mají slabší imunitní odpověď (Saino et al., 2013).

Pro potvrzení hypotézy zlepšení tohoroční plodnosti, byla provedena analýza, zda je rozdíl v kvalitativních charakteristikách parazitujících a neparazitujících samic, do které byly vybrány pouze samice s vlastní snůškou. V této analýze byl považován za závislou proměnnou *parazitismus* (faktor, 0 = neparazitující samice, 1 = parazitující samice), a naopak za nezávislé vysvětlující proměnné byly považovány *délka běháku*, *délka křídla*, *délka ocasu*, *odrazivost hrdla* (kontinuální proměnné) a *věk* (kategoriální proměnná o dvou úrovních; 2K = mladá dvouletá samice, +2K = starší než dvouletá samice). Všechny vysvětlující proměnné byly vycentrovány a naškálovány tak, že byl od jejich hodnot odečten průměr a vyděleny směrodatnou odchylkou.

Pro analýzu, zda je rozdíl v kvalitativních charakteristikách parazitujících samic s vlastní snůškou či bez ní, byly použity pouze parazitující samice. K této analýze jsem se rozhodla z důvodu snahy otestovat hypotézu nejlepší ze špatných možností. Pokud bychom potvrdili, že je mezi samicemi obou skupin kvalitativní rozdíl, bylo by možné předpokládat, že parazitující samice bez vlastní snůšky snůšku nemají z důvodu jejich nízké kvality. V tomto druhém modelu byla tedy jako závislá proměnná použita existence *vlastní snůšky* (faktor) parazitující samice (0 = bez snůšky, 1 = se snůškou). Naopak za nezávislé proměnné byly opět považovány *délka běháku*, *délka křídla*, *délka ocasu*, *odrazivost hrdla* (kontinuální proměnné) a *věk* (kategoriální proměnná o dvou úrovních; 2K = mladá dvouletá samice, +2K = starší než dvouletá samice).

Pro potvrzení předpokladu, že parazitické samice mají větší reprodukční úspěch, a tedy potvrzení hypotézy zlepšení tohoroční plodnosti, byly pro další analýzu do modelu vybrány pouze samice s vlastní snůškou. Kritériem pro výběr samic bylo snesení prvního vejce do vlastní snůšky nejdéle na konci června. Důvodem pro toto kritérium byla nejistota, zda samice, které snesly své první vejce později, nehnízdlily již před tím na jiné námi nesledované lokalitě. V rámci analýzy, zda parazitické chování přináší parazitující samici reprodukční výhody oproti

samici neparazitující, byla za závislou proměnnou považován *reprodukční úspěch* samice ve studovaném roce (kontinuální proměnná), to znamená počet vyvedených mláďat v daném roce. Za nezávislou proměnnou byl považován *parazitismus* (kategorická proměnná, 0 = neparazitující, 1 = parazitující samice). V tomto modelu byla také zahrnuta kovariáta *počet hnízdních pokusů samice v konkrétním roce*.

4 Výsledky

4.1 Identifikace parazitických a kvaziparazitických samic a míra parazitismu ve studované populaci

V populaci byly nalezeny dva typy vnitrodruhového hnízdního parazitismu. Prvním typem byl klasický parazitismus, kdy parazitická samice snese hostitelskému páru geneticky nepříbuzné vejce do hnízda. Druhým typem byl kvaziparazitismus, kdy parazitická samice snese vejce do hnízda hostitelské samice, otcem tohoto vejce je ovšem hostitelský samec.

4.1.1 Zastoupení parazitických samic ve studované populaci

Ve studované populaci vlaštovky obecné byly pozorovány samice rozmnožující se parazitickým způsobem (Tab. III). Celkově se na studovaných lokalitách vyskytovalo 692 samic, avšak jen 617 samic bylo odchyceno a byl jim odebrán genetický materiál. Zbylých 75 samic nebylo identifikováno na základě odběru genetických vzorků, ale pouze dle identifikace neznámé, čili geneticky neurčené, sociální matky hnízda či parazitické samice. Z celkového počtu 692 samic, vyskytujících se na sledovaných lokalitách během studovaných let, v mnoha případech opakovaně, sneslo 90 samic (13 %) alespoň jedno parazitické vejce (Tab. III). Šest samic parazitovalo ve více studovaných letech, z toho 5 samic parazitovalo ve 2 studovaných letech a 1 samice parazitovala ve 3 studovaných letech. Ze 73 geneticky určených parazitických samic (17 neidentifikovaných samic) jen 5 parazitovalo 2 hnízdní pokusy v témže roce a zároveň 7 samic se uchýlilo v témže roce k parazitismu a současně i ke kvaziparazitismu. Z celkového počtu 4456 geneticky určených mláďat bylo 104 určeno jako mláďata parazitická, tedy 2,3 % (Tab. IV). Průměrný počet parazitických vajec snesených jednou parazitickou samicí je 1,2 vejce, z čehož vyplývá, že parazitická samice nejčastěji snese pouze jedno parazitické vejce. Z celkového počtu 1305 sledovaných hnízdních pokusů bylo 100 vyhodnoceno jako pokusy parazitované. Celkově bylo parazitováno 7,7 % hnízdních pokusů (Tab. V).

Tab. III: Počty parazitických samic z celkového počtu odchycených samic na sledovaných lokalitách v jednotlivých letech. Čísla v závorkách v posledním sloupci (Celkem) jsou včetně duplicitně započítaných samic z důvodu výskytu ve více letech.

Lokalita	Rok									Celkem
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Šaloun	4 (48)	11 (74)	13 (54)	10 (56)	7 (40)	3 (31)	3 (27)	1 (23)	2 (37)	54 (390)
Hamr	2 (34)	2 (37)	2 (44)	4 (56)	4 (37)	3 (28)	1 (28)	4 (37)	3 (41)	27 (342)
Břilice	–	–	–	–	–	–	6 (75)	6 (79)	6 (47)	18 (201)
Celkem	6 (82)	13 (111)	15 (98)	14 (112)	11 (77)	6 (59)	10 (130)	11 (139)	11 (125)	97 (933)

Tab. IV: Počty parazitických mládřat s geneticky určenými rodiči z celkového počtu mládřat (čísla v závorkách) s odebranými genetickými vzorky na sledovaných lokalitách v jednotlivých letech.

Lokalita	Rok									Celkem
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Šaloun	4 (201)	13 (313)	13 (323)	11 (315)	9 (207)	3 (132)	3 (118)	1 (122)	2 (284)	59 (2015)
Hamr	2 (150)	2 (174)	2 (188)	4 (230)	5 (160)	3 (162)	1 (151)	4 (207)	3 (284)	26 (1706)
Břilice	–	–	–	–	–	–	7 (256)	6 (268)	6 (211)	19 (735)
Celkem	6 (351)	15 (487)	15 (511)	15 (545)	14 (367)	6 (294)	11 (525)	11 (597)	11 (779)	104 (4456)

Tab. V: Počty parazitovaných hnízdních pokusů z celkového počtu hnízdních pokusů (čísla v závorkách) na sledovaných lokalitách v jednotlivých letech.

Lokalita	Rok									Celkem
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Šaloun	4 (57)	12 (80)	13 (90)	9 (91)	9 (72)	3 (48)	3 (46)	1 (40)	2 (68)	56 (592)
Hamr	2 (43)	2 (44)	2 (55)	4 (61)	5 (51)	3 (44)	1 (44)	4 (49)	3 (78)	26 (469)
Břilice	–	–	–	–	–	–	6 (86)	6 (84)	6 (74)	18 (244)
Celkem	6 (100)	14 (124)	15 (145)	13 (152)	14 (123)	6 (92)	10 (176)	11 (173)	11 (220)	100 (1305)

4.1.2 Zastoupení kvaziparazitických samic ve studované populaci

Ve studované populaci vlaštovky obecné byly pozorovány samice rozmnožující se také kvaziparazitickým způsobem (Tab. VI). Z celkového počtu 692 samic, vyskytujících se na sledovaných lokalitách během studovaných let, v mnoha případech opakovaně, sneslo 40 samic (5,8 %) alespoň jedno kvaziparazitické vejce. Průměrný počet kvaziparazitických vajec na kvaziparazitickou samici je 1,1 vejce, z čehož vyplývá, že kvaziparazitická samice nejčastěji snese pouze jedno kvaziparazitické vejce. Ze 4456 geneticky určených mlád'at bylo 43 (1 %) vyhodnoceno jako kvaziparazitická mlád'ata (Tab. VII). Z celkového počtu 1305 sledovaných hnízdních pokusů bylo 40 (3,1 %) vyhodnoceno jako pokusy kvaziparazitované (Tab. VIII).

Tab. VI: Počty kvaziparazitických samic z celkového počtu odchycených samic na sledovaných lokalitách v jednotlivých letech. Čísla v závorkách v posledním sloupci (Celkem) jsou včetně duplicitně započítaných samic z důvodu výskytu ve více letech.

Lokalita	Rok									Celkem
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Šaloun	2 (48)	4 (74)	4 (54)	6 (56)	2 (40)	2 (31)	0 (27)	1 (23)	1 (37)	22 (390)
Hamr	1 (34)	2 (37)	3 (44)	3 (56)	2 (37)	1 (28)	2 (28)	1 (37)	1 (41)	16 (342)
Břilice	–	–	–	–	–	–	0 (75)	0 (79)	2 (47)	2 (201)
Celkem	3 (82)	6 (111)	7 (98)	9 (112)	4 (77)	3 (59)	2 (130)	2 (139)	4 (125)	40 (933)

Tab. VII: Počty kvaziparazitických mlád'at s geneticky určenými rodiči z celkového počtu mlád'at (čísla v závorkách) s odebranými genetickými vzorky na sledovaných lokalitách v jednotlivých letech.

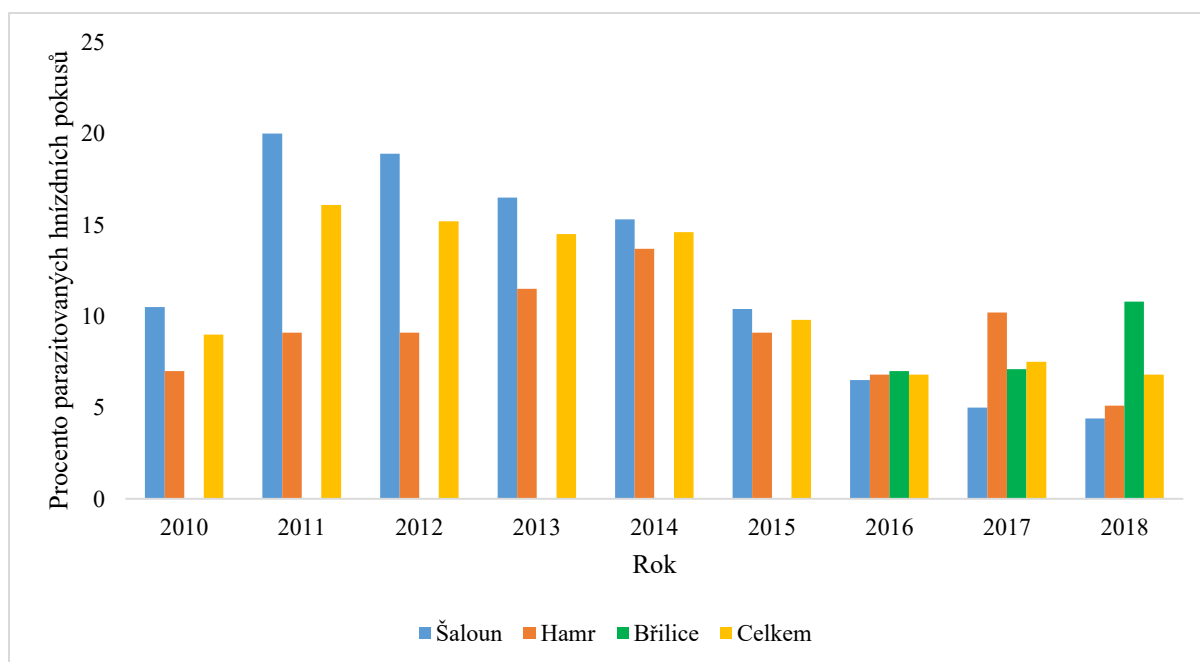
Lokalita	Rok									Celkem
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Šaloun	2 (201)	4 (313)	5 (323)	7 (315)	2 (207)	2 (132)	0 (118)	1 (122)	1 (284)	24 (2015)
Hamr	1 (150)	2 (174)	3 (188)	4 (230)	2 (160)	1 (162)	2 (151)	1 (207)	1 (284)	17 (1706)
Břilice	–	–	–	–	–	–	0 (256)	0 (268)	2 (211)	2 (735)
Celkem	3 (351)	6 (487)	8 (511)	11 (545)	4 (367)	3 (294)	2 (525)	2 (597)	4 (779)	43 (4456)

Tab. VIII: Počty kvaziparazitovaných hnízdních pokusů z celkového počtu hnízdních pokusů (čísla v závorkách) na sledovaných lokalitách v jednotlivých letech.

Lokalita	Rok									Celkem
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Šaloun	2 (57)	4 (80)	4 (90)	6 (91)	2 (72)	2 (48)	0 (46)	1 (40)	1 (68)	12 (592)
Hamr	1 (43)	2 (44)	3 (55)	3 (61)	2 (51)	1 (44)	2 (44)	1 (49)	1 (78)	16 (469)
Břilice	–	–	–	–	–	–	0 (86)	0 (84)	2 (74)	2 (244)
Celkem	3 (100)	6 (124)	7 (145)	9 (152)	4 (123)	3 (92)	2 (176)	2 (173)	4 (220)	40 (1305)

4.1.3 Souhrnné zhodnocení míry parazitismu ve studované populaci

Ve studované populaci vlaštovky obecné byly pozorovány samice rozmnožující se kvaziparaziticky, paraziticky či oběma těmito způsoby zároveň. Parazitující samice uchylující se k oběma způsobům jsou proto započítány v každém z nich. Procento parazitujících samic v populaci na jednotlivých lokalitách v určitých letech bylo až překvapivě vysoké v rozmezí od 7,1 % až do 29,6 %. Celkem parazitovalo 119 (individuálně započítané parazitické a kvaziparazitické samice) z 692 samic, tedy 17,2 %. Ze všech parazitujících samic 7 parazitovalo opakovaně v průběhu studovaných let a 4 parazitující samice se v některém ze studovaných let uchýlily ke klasickému parazitismu a jiný rok ke kvaziparazitismu. Procento parazitických mlád'at se pohybovalo od 2 % do 5,8 % ročně. Z celkového počtu 4456 geneticky určených mlád'at bylo 147 určeno jako mlád'ata parazitická, tedy 3,3 %. V rámci jednotlivých let se procento parazitovaných hnízdních pokusů na lokalitě Lomnice nad Lužnicí – Šaloun pohybovalo od 4,4 % až do 20 %, na lokalitě Lužnice – Hamr od 5,1 % do 13,7 % a na lokalitě Třeboň – Břilice od 7 % do 10,8 % (Graf I). Celkově bylo parazitováno 140 z 1305 hnízdních pokusů, tedy 10,7 %.



Graf I: Procento parazitovaných hnízdních pokusů na studovaných lokalitách v jednotlivých letech.

4.2 Hnízdění parazitujících samic

Bylo zjištěno, že parazitující samice se většinou nerozmnožují pouze paraziticky, ale v mnoha případech zakládají vlastní snůšky. Celkově 70 ze 130 individuálních samičích parazitických událostí (53,8 %) zahrnovalo parazitující samice s vlastní snůškou. Rozdíl mezi výše zmíněnými 119 parazitujícími samicemi a zde uvedenými 130 individuálními samičích parazitickými událostmi je dán tím, že 7 samic se v témže roce uchýlilo ke klasickému parazitismu a kvaziparazitismu a 4 samice se uchýlily jeden rok ke klasickému parazitismu a jiný rok ke kvaziparazitismu. Zbýlých 60 individuálních samičích parazitických událostí (46,2 %) zahrnovalo parazitující samice bez vlastní snůšky (Tab. X).

Tab. X: Počty individuálních samičích parazitických událostí, které zahrnovaly samice s vlastní snůškou a bez vlastní snůšky na studovaných lokalitách v jednotlivých letech.

	Rok									
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	Celkem
S vlastní snůškou	2	10	14	13	12	5	4	2	8	70
Bez vlastní snůšky	7	9	7	8	2	3	7	11	6	60

4.3 Načasování snášení vajec parazitující samicí do svého a hostitelského hnízda

a) Snesení parazitického vejce před započítáním vlastní snůšky

První možností načasování, kdy parazitující samice snesla vejce do cizí snůšky, bylo snesení vejce před započítáním vlastní snůšky. Z následujícího obrázku (Obr. 7) je patrné, že samice, již patřilo hnízdo s číslem 62, parazitovala na hnízdě s číslem 64 ještě před založením vlastní snůšky. Z obrázku je také patrné, že vzhledem k faktu, že ptáci snášejí maximálně 1 vejce denně, snesla pravděpodobně parazitická samice vejce do hnízda buď před započítáním hostitelovi snůšky či až po snesení čtvrtého vejce hostitelskou samicí. V prvním případě by se tedy jednalo o první vejce (1E) a ve druhém případě by se jednalo o páté vejce (5E) v parazitovaném hnízdě. Toto načasování bylo zaznamenáno u 12,1 % parazitací (N = 17).

Číslo hnízda	Sociální matka	Sociální otec	Genetická matka	Genetický otec	Vlastní hnízdo Parazitované hnízdo	31.05.2018	01.06.2018	02.06.2018	03.06.2018	04.06.2018	05.06.2018	06.06.2018	07.06.2018	08.06.2018	09.06.2018	10.06.2018	11.06.2018	12.06.2018	13.06.2018	14.06.2018	15.06.2018	16.06.2018	17.06.2018
						čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so	ne
64(2)	S764098	S879583	S952070	S952080			1E	2E	3E	4E	5E												
62(1)	S952070	S952080	0	0													1E	2E	3E	4E	4E	5E	

Obr. 7: Porovnání načasování hnízdního pokusu parazitické (S952070) a hostitelské samice (S764098).

b) Snesení parazitického vejce během či bezprostředně před započítáním snášení do své vlastní snůšky

Další možností načasování snesení parazitického vejce je snesení vejce do hostitelovy snůšky během či bezprostředně před započítáním snášení vajec do vlastní snůšky. Z následujícího obrázku (Obr. 9) je patrné, že parazitická samice, tedy samice z hnízda 4, snesla 18.5.2018 vejce (1E) do hostitelovy snůšky těsně před započítáním vlastní snůšky, neboť byla matkou všech šesti mláďat ve své vlastní snůšce. Toto načasování bylo zaznamenáno u 22,9 % parazitací (N = 32).

Číslo hnízda	Sociální matka	Sociální otec	Genetická matka	Genetický otec	V l a s t n í h n í z d o	17.05.2018	18.05.2018	19.05.2018	20.05.2018	21.05.2018	22.05.2018	23.05.2018	24.05.2018	25.05.2018	26.05.2018	27.05.2018	28.05.2018	29.05.2018	30.05.2018	31.05.2018	01.06.2018	02.06.2018
					Parazitované hnízdo	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so
1218(1)	S764038	S877427	S764116	S764110			1E	2E	3E	4E	5E											
4(1)	S764116	S764110	0	0				1E	2E	3E	4E	5E	6E									

Obr. 8: Porovnání načasování hnízdního pokusu parazitické (S764116) a hostitelské samice (S764038).

c) Snesení parazitického vejce po snesení vlastní snůšky

Dalším sledovaným načasováním snesení parazitického vejce je snesení do hostitelovy snůšky po ukončení snášení do vlastního hnízda, během inkubace vlastních vajec. Z následujícího obrázku (Obr. 9) je patrné, že samice z hnízda 123 snesla parazitické vejce do hnízda 31 až v průběhu inkubace vlastní snůšky. Toto načasování bylo zaznamenáno u 11,4 % parazitací (N = 16).

Číslo hnízda	Sociální matka	Sociální otec	Genetická matka	Genetický otec	V l a s t n í h n í z d o	12.05.2014	13.05.2014	14.05.2014	15.05.2014	16.05.2014	17.05.2014	18.05.2014	19.05.2014	20.05.2014	21.05.2014	22.05.2014	23.05.2014	24.05.2014	25.05.2014	26.05.2014	27.05.2014	28.05.2014	29.05.2014	
					Parazitované hnízdo	po	út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá
123(1)	S677688	S704232	0	0			1E	2E	3E	4E	5E													
31(2)	S529911	S529961	S677688	S679261														1E	2E	3E	4E	5E		

Obr. 9: Porovnání načasování hnízdního pokusu parazitické (S677688) a hostitelské samice (S529911).

d) Snesení parazitického vejce během krmení vlastních mláďat či až po jejich výletu z hnízda

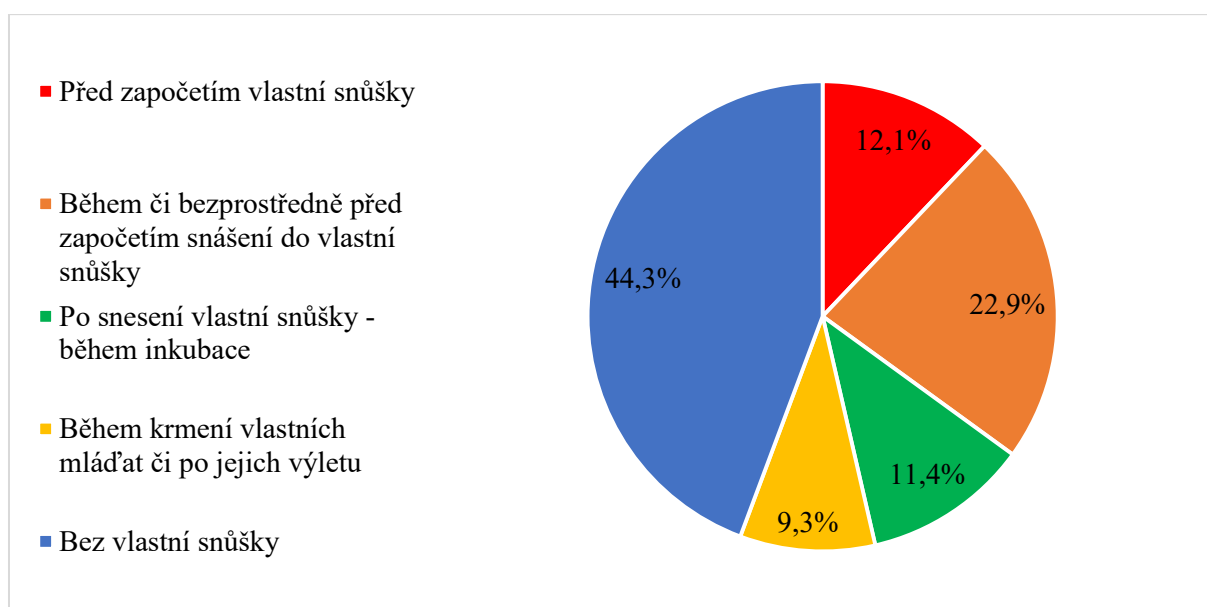
Předposledním sledovaným načasováním snesení parazitického vejce je snesení do hostitelovy snůšky v průběhu krmení vlastních mláďat či až po jejich výletu z hnízda. Z následujícího obrázku (Obr. 10) je patrné, že samice z hnízda 40, snesla parazitické vejce do hnízda 68 až po vylíhnutí svých vlastních mláďat. Toto načasování bylo zaznamenáno u 9,3 % parazitací (N = 13).

Číslo hnízd	Sociální matka	Sociální otec	Genetická matka	Genetický otec	V h n í z d e P a r a z i t o v á n é h n í z d o	16.06.2015	17.06.2015	18.06.2015	19.06.2015	20.06.2015	21.06.2015	22.06.2015	23.06.2015	24.06.2015	25.06.2015	26.06.2015	27.06.2015	28.06.2015	29.06.2015	30.06.2015	01.07.2015	02.07.2015	03.07.2015	04.07.2015	05.07.2015	06.07.2015	07.07.2015	08.07.2015	09.07.2015	10.07.2015	11.07.2015						
						út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá	so	ne	po	út	st	čt	pá
40(2)	S590665	S503651	0	0		1E	2E	3E	4E																												
68(2)	S678073	S737330	S590665	S737994																																	

Obr. 10: Porovnání načasování hnízdního pokusu parazitické (S590665) a hostitelské samice (S678073).

e) Snesení parazitického vejce, bez založení vlastní snůšky

Parazitující samice bez vlastní snůšky parazitovaly 44,3 % hnízdních pokusů (N = 62).



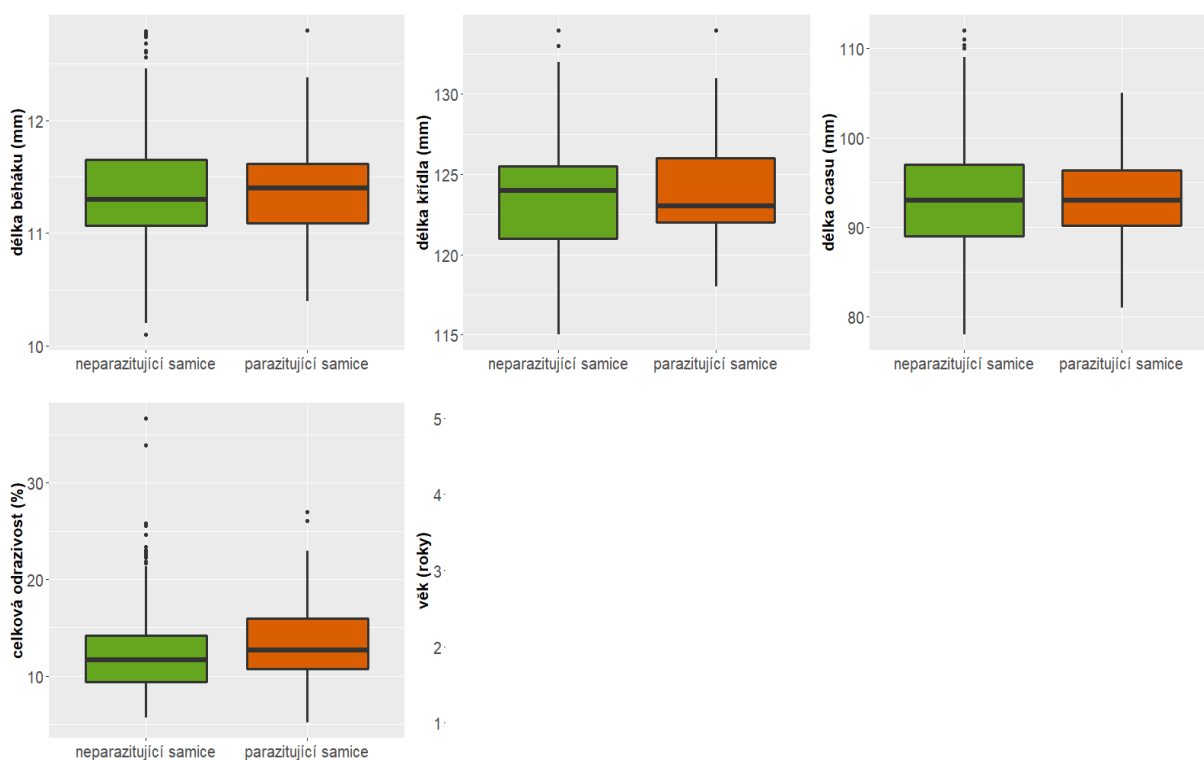
Obr. 11: Procentuální zastoupení jednotlivých typů načasování snášení vajec parazitující samičí do svého a hostitelského hnízda.

4.4 Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou

První testovanou hypotézou bylo, že se parazitující samice s vlastní snůškou a neparazitující samice s vlastní snůškou liší v kvalitativních charakteristikách. Z analýzy porovnávající kvalitativní znaky parazitujících (N = 70) a neparazitujících (N = 568) samic s hnízdem vyplývá, že se tyto dvě skupiny samic v námi měřených parametrech výrazně nelišily (všechny $P > 0.05$, viz Tab. XI a Obr. 12).

Tab. XI: Vliv kvalitativních charakteristik na fakt, zda bude samice s vlastní snůškou parazitovat či ne.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	Z	p
Intercept	-2,31	0,33	-6,97	<0,001
Délka běháku	0,06	0,16	0,39	0,702
Délka křídla	-0,15	0,17	-0,91	0,362
Délka ocasu	0,11	0,19	0,58	0,562
Celková odrazivost hrdla	0,22	0,16	1,43	0,154
Věk	0,05	0,34	0,16	0,875



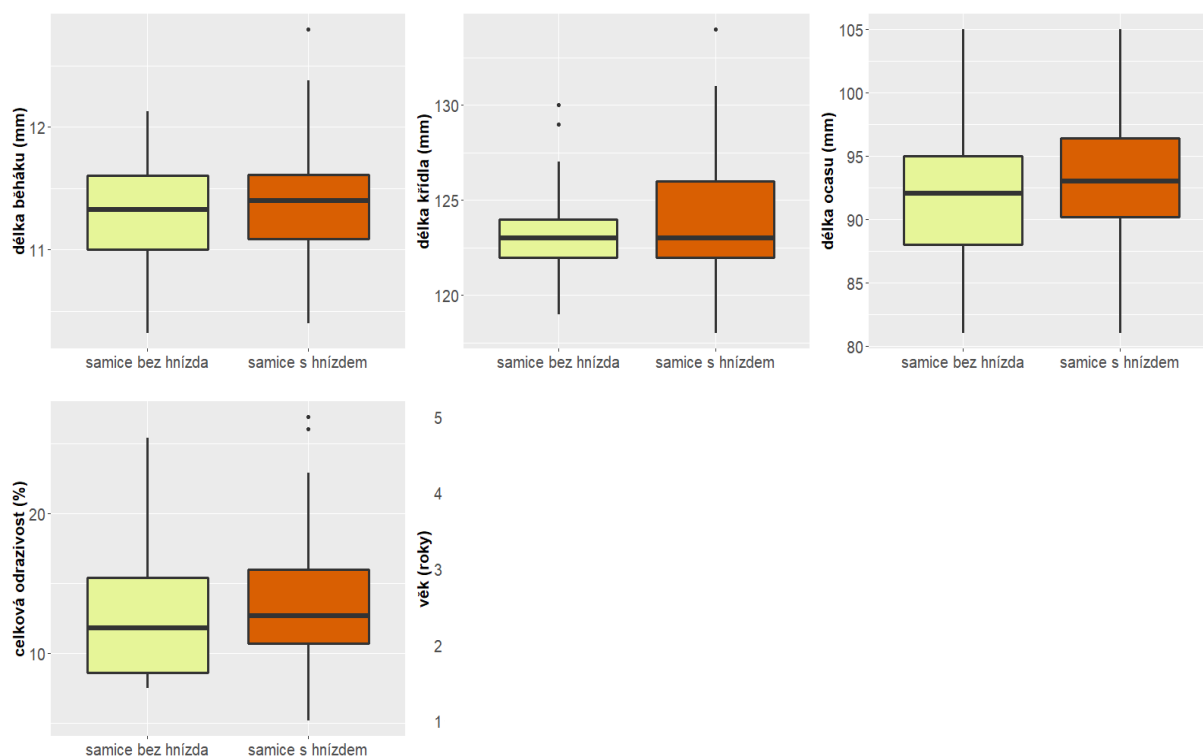
Obr. 12: Krabicové grafy porovnávající parazitující a neparazitující samice s vlastní snůškou v rámci jednotlivých kvalitativních charakteristik. Spodní a vrchní část obdélníků představuje první a třetí kvartil dat (tedy 25% a 75%). Tlustá čára uvnitř obdélníků představuje medián. Svislé čáry (tzv. fousy) ukazují, kam až dosahují minimální, resp. maximální hodnoty datasetu, ovšem bez odlehlých hodnot. Odlehlé hodnoty jsou pak hodnoty dále než 1,5 násobek mezikvartilového rozpětí a jsou označeny samostatnými body.

4.5 Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících samic s vlastní snůškou a bez ní

Druhou testovanou hypotézou bylo, že se parazitující samice s vlastní snůškou (N = 70) liší v kvalitativních charakteristikách od parazitujících samic bez vlastní snůšky (N = 40). Zobecněný lineární model opět neodhalil žádný rozdíl mezi těmito dvěma skupinami samic (všechny $P > 0.05$, viz Tab. XII a Obr. 13) a zdá se tedy, že samice s hnízdem nejsou kvalitnější než samice bez hnízda.

Tab. XII: Vliv kvalitativních charakteristik na to, zda bude mít parazitující samice vlastní snůšku či ne.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	Z	p
Intercept	0,94	0,50	1,90	0,058
Délka běháku	0,11	0,32	0,34	0,732
Délka křídla	-0,25	0,30	-0,84	0,401
Délka ocasu	0,46	0,31	1,45	0,147
Celková odrazivost hrdla	0,29	0,27	1,06	0,290
Věk	-0,67	0,58	-1,15	0,252



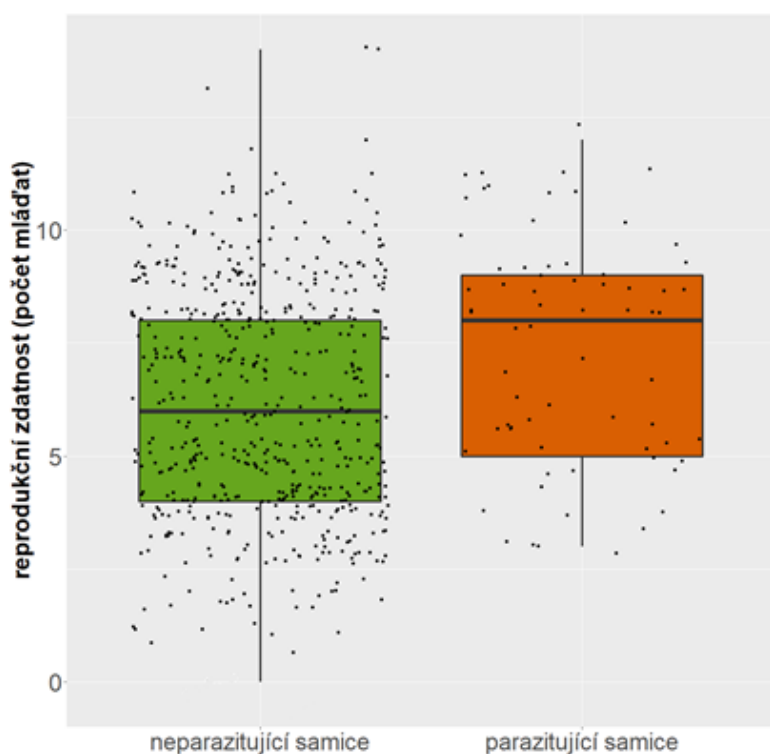
Obr. 13: Porovnání parazitujících samic s vlastní snůškou a bez ní v rámci jednotlivých kvalitativních charakteristik. Spodní a vrchní část obdélníků představuje první a třetí kvartil dat (tedy 25% a 75%). Tlustá čára uvnitř obdélníků představuje medián. Svislé čáry (tzv. fousy) ukazují, kam až dosahují minimální, resp. maximální hodnoty datasetu, ovšem bez odlehlých hodnot. Odlehlé hodnoty jsou pak hodnoty dále než 1,5 násobek mezikvartilového rozpětí a jsou označeny samostatnými body.

4.6 Porovnání reprodukční výkonnosti parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou

Poslední testovanou hypotézou byl rozdíl v celkovém reprodukčním úspěchu parazitujících ($N = 70$) a neparazitujících samic ($N = 568$) s vlastní snůškou. Statistický model tentokrát odhalil, že parazitující samice mají vyšší reprodukční úspěch (vyšší počet mlád'at) než samice neparazitující ($P < 0,01$, Tab. XIII, Obr. 14). Parazitující samice měly přibližně o jedno mládě více (průměr = 7,4) než samice neparazitující (průměr = 6,1).

Tab. XIII: Vliv parazitismu na reprodukční úspěch samic s vlastní snůškou analyzována pomocí zobecněného lineárního smíšeného modelu.

Vysvětlující proměnná	Estimate	SE	T	p
Intercept	3,82	0,14	29,44	<0,001
Parazitismus	1,14	0,20	5,89	<0,001
Počet hnízdních pokusů samice (2)	4,03	0,12	32,58	<0,001
Počet hnízdních pokusů samice (3)	5,51	0,40	13,80	<0,001



Obr. 14: Reprodukční úspěch parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou. Spodní a vrchní část obdélníků představuje první a třetí kvartil dat (tedy 25% a 75%). Tlustá čára uvnitř obdélníků představuje medián. Svislé čáry (tzv. fousy) ukazují, kam až dosahují minimální, resp. maximální hodnoty datasetu, ovšem bez odlehlých hodnot. Odlehlé hodnoty jsou pak hodnoty dále než 1,5 násobek mezikvartilového rozpětí a jsou označeny samostatnými body.

5 Diskuze

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je alternativní reprodukční strategie, díky které si samice zvětšují vlastní reprodukční úspěch. Tato strategie je však velmi obtížně zjištělná, jelikož je nutné používat genetické metody k přesnému určení rodičovství. Díky odběrům krve při odchytu dospělců, krve mláďat a vzorků z nainkubovaných vajec a následné analýze rodičovství bylo možné určit, která samice parazitovala hostitelovu snůšku a zda parazitovala kvaziparazitickým či klasickým parazitickým způsobem. Tato diplomová práce je jednou z mála, jenž se vnitrodruhovým parazitismem vlaštovky obecné zabývá.

5.1 Souhrnné zhodnocení míry parazitismu ve studované populaci

Celkem bylo zaznamenáno 119 (17,2 %) parazitujících samic, 147 (3,3 %) parazitických mláďat a 140 (10,7 %) parazitovaných hnízdních pokusů.

Ve studii Møllera (1987b) byla zjištěna míra parazitismu ve studované populaci vlaštovky obecné 16,5 %. Parazitismus však nebyl analyzován na základě genetických analýz, ale dle klasických kritérií. Výskyt parazitismu byl předpokládán v případě, že v hnízdě přibylo více než jedno vejce denně či na základě porovnávání vzhledu vajec. V rámci studie Moksnes a Elvertra (2006) vnitrodruhového hnízdního parazitismu v malých koloniích špačka obecného byla zjištěna míra parazitismu 10 %. V této studii však opět nebyl hnízdní parazitismus zjišťován geneticky, ale pouze na základě pozorování snesení dvou či více vajec v jednom hnízdě denně či nalezení vejce v hnízdě před započítáním či po dokončení snůšky hostitelskou samicí. Vzhledem k odlišnému způsobu analýzy parazitismu nelze jednoznačně porovnat mou a zde zmíněné studie. Jelikož však má diplomová práce je založená na genetickém určování příbuznosti mezi dospělými jedinci a mláďaty (vejci), domnívám se, že jsou mé výsledky přesnější.

V mé diplomové práci jsem zaznamenala 40 (3,1 %) kvaziparazitovaných a 100 (7,7 %) parazitovaných hnízdních pokusů. Díky těmto získaným výsledkům lze předpokládat, že klasický parazitismus čili že parazitická samice snese vejce, které není hostitelského samce, do hostitelského hnízda, je častější než kvaziparazitický způsob reprodukce.

5.2 Zastoupení parazitických samic ve studované populaci

Při zpracování diplomové práce jsme detekovali 90 (13 %) parazitických samic, 104 (2,3 %) parazitických mlád'at a 100 (7,7 %) parazitovaných hnízdních pokusů.

Z důvodu toho, že předcházející studie (např. Møller, 1987b) většinou nerozdělují vnitrodruhový hnízdní parazitismus na parazitismus klasický a kvaziparazitismus, nelze uspokojivě porovnat výsledky této práce s výsledky podobných studií. Proto by bylo třeba v budoucích studiích tuto problematiku řešit a tyto dva odlišné typy alternativních rozmnožovacích strategií rozlišovat. Ve studii Birkheada a spol. (1990), ve které rozdělují klasický parazitismus a kvaziparazitismus a zabývají se koloniálně hnízdící zebříčkou pestrou, *Taeniopygia guttata*, bylo zjištěno procento parazitických mlád'at 7,6 %. Dalšími ptačími koloniálně hnízdícími druhy, v jejichž studii vnitrodruhového hnízdního parazitismu se zabývali rozdělením klasického parazitismu a kvaziparazitismu, jsou sýkořice vousatá, *Panurus biarmicus*, s procentem parazitických mlád'at 3,5 % (Hoi & Hoi-Leitner, 1997), břehule říční, *Riparia riparia*, s procentem parazitických mlád'at 1,8 % (Alves & Bryant, 1998) a vrabec domácí, *Passer domesticus*, s procentem parazitických mlád'at 1,4 % (Václav et al., 2003). Ve většině studií připouští možnou chybnou analýzu rodičovství či není dostatečně vysvětleno, jak byla získávána data a dělána výsledná analýza. V rámci mé diplomové práce bylo zjištěno 104 (2,3 %) parazitických mlád'at, čímž se výsledky mé práce výrazně neliší od procentuálního zastoupení parazitických mlád'at ve výše zmíněných studovaných ptačích populacích vyjma populace zebříčky pestré, ve které bylo zjištěno procento parazitických mlád'at 7,6 %. Tento rozdíl je nejspíše zapříčiněn rozdílným reprodukčním chováním na úrovni druhů, například hustotou hnízd v kolonii.

5.3 Zastoupení kvaziparazitických samic ve studované populaci

Při zpracování diplomové práce jsme detekovali 40 (5,8 %) samic, 43 (1 %) kvaziparazitických mlád'at a 40 (3,1 %) kvaziparazitovaných hnízdních pokusů.

Díky studii Griffitha a spol. (2004), která shrnuje ptačí druhy, u kterých bylo pozorován kvaziparazitismus, lze porovnat naše výsledky s ostatními koloniálně hnízdícími ptačími druhy. Dle Birkheada a spol. (1990) mezi druhy, jenž se uchylují ke kvaziparazitismu, pravděpodobně patří zebříčka pestrá, s procentem kvaziparazitických mlád'at 1,1 %. Dále pak mezi tyto druhy patří sýkořice vousatá s procentem kvaziparazitických mlád'at 5 % (Hoi & Hoi-Leitner, 1997), břehule říční s procentem kvaziparazitických mlád'at 2,4 % (Alves & Bryant, 1998) a vrabec

domáci s procentem kvaziparazitických mlád'at 0,8 % (Václav et al., 2003). Ve studii Møllera a spol. (2003), která probíhala na několika populacích vlaštovky obecné, bylo zjištěno procento kvaziparazitických mlád'at 2,6 %. V této studii však nebyl zaznamenán žádný klasický parazitismus, proto může jít spíše o rychlé výměny partnera či chybné genetické identifikace, než o kvaziparazitismus (Griffitha et al., 2004). Výsledky v mé diplomové práci se ve srovnání s výsledky některých výše uvedených studií výrazně liší. Možným důvodem těchto odchylek může být rozdílné reprodukční chování jednotlivých populací či ptačích druhů.

5.4 Hnízdění parazitujících samic

Bylo zjištěno 70 (53,8 %) individuálních samičích parazitických událostí zahrnující parazitující samice s vlastní snůškou a 60 (46, 2 %) individuálních samičích parazitických událostí zahrnující parazitující samice bez vlastní snůšky. Předpoklad, že výrazná většina parazitujících samic má vlastní snůšku tedy nebyl naplněn, a tudíž nebyla potvrzena ani hypotéza, že samice parazitují zejména na základě snahy zlepšit si svůj tohoroční reprodukční úspěch. Zajímavé je, že ve třech ze sledovaných let (2010, 2016, 2017) v populaci převládaly parazitické samice bez vlastní snůšky. Předmětem další studie by bylo třeba se zaměřit i na tuto zvláštnost a zjistit například zda nebyly v daných letech špatné klimatické podmínky, které samice nutily rozmnožovat se pouze paraziticky, kvůli snaze snížit co nejvíce energetické nároky na reprodukci (hypotéza nejlepší ze špatných možností).

Nebyla nalezena studie, která by se touto problematikou zabývala, a proto není možné porovnání mnou získaných výsledků.

5.5 Načasování snášení vajec parazitující samicí do svého a hostitelského hnízda

Møller (1989) zjistil, že parazitující samice snášejí nejčastěji parazitická vejce ve fázi snášení vajec hostitelskou samicí, nebo v bezprostřední návaznosti na ní, což bylo pozorováno i ve všech případech parazitismu v námi studované populaci. Nikdy jsem nezaznamenala snesení parazitického vejce několik dní před započítáním snášení hostitelskou samicí nebo během inkubace hostitelských vajec. Lze tedy předpokládat, že parazitická samice sleduje průběh reprodukce na hostitelském hnízdě a čeká na vhodný čas pro snesení parazitického vejce. Předpoklad, že snesení parazitického vejce bude u parazitických samic s vlastní snůškou časově přímo navazovat na snášení vajec do vlastní snůšky, se nenaplnil, jelikož parazitující samice

snášely parazitické vejce například v době krmení vlastních mláďat. Bohužel jsem nedohledala žádné studie, které by se zabývaly vztahem načasování snášení vajec parazitující samicí do svého a hostitelského hnízda. Proto by naše výsledky potřebovaly dále ověřit i v jiných populacích stejného nebo ideálně jiného ptačího druhu.

V následujících studiích, které se budou zabývat načasováním snášení vajec parazitující samicí, by bylo zajímavé se zaměřit na stránku vzdálenosti hnízd hostitelské a parazitující samice. Proto by bylo třeba udělat podrobné mapy s umístěním jednotlivých hnízd, ve kterých by byly zaneseny rozměry například chlívů a přesné umístění hnízd. V současné době byly v rámci této studie tvořeny pouze nákresy umístění hnízd, ze kterých nelze určit přesnou vzdálenost mezi hnízdy. Dále by pro jednoznačnou identifikaci parazitického vejce bylo třeba nejen každodenní číslování vajec během snášení, ale i odběr vzorku přímo z vajec (např. Åhlund & Andersson, 2001).

5.6 Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou

Bylo již prokázáno, že kvalitativní znaky u samců mají vliv na výskyt extrapárových paternit. Předchozí studie například zjistila pozitivní vztah mezi délkou samčího ocasu a výskytem extrapárových paternit u vlaštovky obecné (Saino et al., 1997). Práce Micháلكové (2012) tento vztah ovšem nepotvrdila.

Podobně jsem očekávala, že parazitující samice, které měly zároveň vlastní snůšku, budou vykazovat vyšší kvalitu než samice neparazitující (hypotéza zlepšení tohoroční plodnosti). Pokud by samice parazitovaly proto, aby si vylepšily svůj reprodukční úspěch, měly by být kvalitnější, neboť k tvorbě vajec i sledování hostitelského hnízda je zapotřebí dostatek energie. Naše analýza ovšem tento předpoklad nepotvrdila. Zdá se, že námi testované kvalitativní charakteristiky (délka běháku, délka křídla, délka ocasu, odrazivost hrdla a věk) samice neovlivňují její rozhodnutí, zda snést parazitické vejce nebo snést všechna vejce do vlastní snůšky.

Bohužel jsem nenašla žádnou studii, která by se zabývala rozdílem parazitujících a neparazitujících samic v jejich kvalitativních znacích, vyjma studie ukazující, že věk parazitujících samic kajek mořských, *Somateria mollissima*, je vyšší než věk samic neparazitujících (Tiedemann et al., 2011).

5.7 Porovnání kvalitativních charakteristik parazitujících samic s vlastní snůškou a bez ní

Pokud bylo pro parazitující samice bez vlastní snůšky snášení vajec do cizích hnízd jedinou možností jak se rozmnožit (hypotéza nejlepší ze špatných možností), očekávala jsem, že tyto samice budou vykazovat horší kvalitativní znaky než parazitující samice s vlastním hnízdem. Moje výsledky ovšem ukázaly, že není žádný vztah mezi vlastněním snůšky a námi sledovanými kvalitativními znaky (délka běháku, délka křídla, délka ocasu, odrazivost hrdla a věk) parazitujících samic. Zdá se tedy, že tyto samice neměly na studovaných lokalitách vlastní snůšky z nějakého jiného důvodu, například že o snůšku přišly či jsme ji neobjevili. Je také možné, že tyto samice přiletěly později a všichni samci již měli své samice a/nebo byla již všechna vhodná místa pro výstavbu hnízd obsazena. Jedním z důvodů absence vlastní snůšky může být nedostatečná kvalita v jiných kvalitativních znacích, například množství hormonů či hmotnosti. Dalším důvodem mohou být naše nedostatečná data získaná v terénu. Ačkoli jsem některé parazitující samice označila jako samice bez vlastní snůšky, tak tyto samice ve skutečnosti nakonec mohly zahnízdit na jiné, námi nesledované lokalitě. Proto by další práce, zabývající se studiem rozdílů mezi parazitujícími samicemi s vlastní snůškou a bez ní, měla využít přesnější a detailnější metody studia života ptáků, například pomocí kamer či miniaturních sledovacích zařízení. Pro potvrzení, že vlastní snůšku parazitující samice opravdu neměla, by bylo třeba se také zaměřit na to, v jakém stavu byla tato samice v den odchyty, například jakou měla hnízdní nažinu, či zda nesnesla během odchyty vejce do pytlíku apod., a na to, zda byla odchycena vícekrát, což by dokazovalo, že nesnesla pouze parazitické vejce a více se na lokalitě nezdržovala. Jedině tak bychom mohli skutečně prokázat, že parazitující samice v některých případech snáší vejce pouze do cizích hnízd, aniž by měly vlastní snůšku.

Již výše bylo zmíněno, že nebyly nalezeny žádné studie zkoumající kvalitativní znaky parazitujících samic, a proto nelze naši analýzu porovnat s jinými studii.

5.8 Porovnání reprodukční výkonnosti parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou

Pokud má parazitismus přinášet samicím reprodukční výhodu, očekávala jsem, že parazitující samice budou mít v sezóně vyšší počet mláďat. Tento předpoklad jsem skutečně potvrdila. Parazitující samice měly v průměru o 1,3 mláděte více než samice neparazitující. Z toho vyplývá, že pro parazitující samice, které zároveň měly vlastní snůšku, byl parazitismus

strategií k navýšení reprodukční zdatnosti. Otázkou zůstává, jaká by byla reprodukční zdatnost těchto parazitujících samic, kdyby (kvazi)parazitické vejce snesly do vlastní snůšky. Jedině tehdy bychom skutečně zjistili, jak moc je strategie (kvazi)parazitismu výhodná oproti snášení všech vajec do vlastní snůšky.

Naše výsledky podporuje studie hohola severního, *Bucephala clangula*, ve které bylo zjištěno, že parazitující samice snese až 1,5 krát více vajec než samice neparazitující (Åhlunda & Anderssona 2001). Stejně tak parazitující slípka zelenonohá, *Gallinula chloropus*, snesla o polovinu více vajec než samice neparazitující (McRae, 1998). Bohužel se nepodařilo najít studii, která by se zabývala vlivem vnitrodruhového hnízdního parazitismu na reprodukční úspěch samic ze skupiny pěvců.

5.9 Pozorované nejasnosti a jejich řešení v budoucnu

V průběhu analýzy dat parazitických samic bylo zaznamenáno několik nejasností, které by mohly predikovat špatné provedení genetické analýzy paternit. V případě klasického parazitismu bylo předpokládáno, že parazitická samice snese parazitické vejce do hostitelského hnízda po spáření s jiným samcem, než který je otcem vajec v její vlastní snůšce. V přibližně ve 25 % případů však byl otcem parazitického vejce stejný samec, který byl otcem vlastní snůšky parazitické samice. Nemusí to však být chybnou analýzou paternit, ale námětem pro další studium. Je totiž možné, že samec patřící k parazitující samici je natolik kvalitní, že samice nemá důvod pro páření s jiným samcem, ale zároveň si chce zvýšit svůj reprodukční úspěch, proto snese parazitické vejce do hostitelské snůšky. Dalšími nejasnostmi pozorovanými po vyhodnocení dat byly, že a) na parazitovaných hnízdech nebylo ani jednou jednoznačně zdokumentováno snesení 2 vajec za den, že b) v některých případech bylo pozorované snášení vajec hostitelskou a parazitující samicí totožné v množství vajec v hnízdě v rámci jednotlivých dní od začátku snášení až do jeho konce, a že c) parazitická samice snášela parazitická vejce v průběhu inkubace své snůšky nebo dokonce když krmila vlastní mláďata. Na základě těchto nejasností lze předpokládat, že maternita byla u některých parazitických mláďat určena chybně a mláďe ve skutečnosti parazitické nebylo. Pro ověření maternit u parazitických mláďat bylo přistoupeno k opakování analýzy rodičovství všech odebraných genetických vzorků s využitím několikanásobně vyššího počtu mikrosatelitových markerů. Tato analýza však bohužel nebyla doposud dokončena.

Problém v celém studiu způsobují samice, které nebyly během sezony chyceny, a tudíž jim nebyl odebrán vzorek genetického materiálu. V tomto případě nelze určit, zda když tyto samice

parazitovaly některou ze snůšek, neparazitovaly i další snůšku, či dokonce vlastní snůšku nezaložily. Mohlo se tedy stát, že jedna samice byla do výsledků započítána několikrát. Do budoucna je třeba se kvůli lepší kvalitě dat a následně výsledků na tyto samice zaměřit a pokusit se odchytit co nejvíce neokroužkovaných jedinců vyskytujících se na studijních lokalitách. Tento problém by pravděpodobně šel vyřešit častějšími celkovými odchty dospělců či odchty neokroužkovaných dospělých jedinců pomocí sítěky na odchyt ptáků při jejich zpozorování v rámci kontroly hnízd.

6 Závěr

Ve své diplomové práci jsem analyzovala průběh reprodukce jednotlivých parazitujících a neparazitujících samic vlaštovky obecné. K této analýze byla využita data získaná v rámci dlouhodobého kontinuálního výzkumu populace na třech lokalitách na Třeboňsku. Díky velkému množství dat o jednotlivých samicích získaných v rámci odchytů, pravidelné kontrole průběhu reprodukce na jednotlivých hnízdech a identifikaci sociálních a genetických rodičů jednotlivých sledovaných hnízd jsem zjistila počet parazitických a kvaziparazitických samic, načasování snesení parazitických vajec, celkový počet parazitovaných hnízd a parazitických mláďat. Dále jsem zjistila, zda má parazitující samice vlastní snůšku a porovnála kvalitativní charakteristiky u parazitujících a neparazitujících samic. Z výsledků mé studie lze udělat tyto závěry:

1. Celkově bylo zaznamenáno 119 parazitujících samic (17,2 %), které parazitovaly klasickým či kvaziparazitickým způsobem 140 sledovaných hnízdních pokusů (10,7 %). Celkem bylo potvrzeno 147 parazitických mláďat (3,3 %).
2. Bylo zaznamenáno 90 parazitických samic (13 %), z nichž 7 se v témže roce uchýlilo i ke kvaziparazitismu a 4 se uchýlily ke kvaziparazitismu v jiném roce. Ve více studovaných letech parazitovalo 6 samic, 5 samic parazitovalo ve 2 studovaných letech a 1 samice parazitovala ve 3 studovaných letech. Dále bylo zaznamenáno 104 parazitických mláďat (2,3 %) ze 100 parazitovaných hnízdních pokusů (7,7 %).
3. Bylo zaznamenáno 40 kvaziparazitických samic (5,8 %), z nichž 7 se v témže roce uchýlilo i ke klasickému parazitismu a 4 se uchýlily ke klasickému parazitismu v jiném roce. Dále bylo zaznamenáno 43 kvaziparazitických mláďat (1 %) ze 40 kvaziparazitovaných hnízdních pokusů (3,1 %).
4. Bylo zjištěno, že 70 ze 130 (53,8 %) parazitických událostí zahrnovalo parazitující samici s vlastní snůškou.
5. Bylo zaznamenáno všech 5 způsobů načasování snesení parazitického vejce.
 - a. Snesení parazitického vejce před započítáním vlastní snůšky (12,1 %).
 - b. Snesení parazitického vejce během či bezprostředně před začátkem snášení do své vlastní snůšky (22,9 %).
 - c. Snesení parazitického vejce po snesení vlastní snůšky, během inkubace vlastní snůšky (11,4 %).
 - d. Snesení parazitického vejce během krmení vlastních mláďat či až po jejich výletu z hnízda (9,3 %).

- e. Snesení parazitického vejce, bez založení vlastní snůšky (44,3 %).
- 6. Nebyl nalezen rozdíl v kvalitativních charakteristikách (délka běháku, délka křídla, délka ocasu, odrazivost hrdla a věk) mezi parazitujícími a neparazitujícími samicemi s vlastní snůškou.
- 7. Nebyl nalezen rozdíl v kvalitativních charakteristikách (délka běháku, délka křídla, délka ocasu, odrazivost hrdla a věk) mezi parazitujícími samicemi s vlastní snůškou a bez ní.
- 8. Byl nalezen rozdíl v reprodukčním výkonu parazitujících a neparazitujících samic s vlastní snůškou.

Tato práce přispívá k poznání samičích alternativních reprodukčních strategií. Odhaluje míru hnízdního parazitismu a kvaziparazitismu v populaci vlaštovky obecné na Třeboňsku a popisuje načasování snášení parazitických vajec. Nakonec tato práce ukázala, že parazitující a neparazitující samice se pravděpodobně neliší ve své kvalitě, ale že parazitismus vede k vyššímu reprodukčnímu úspěchu parazitujících samic.

7 Seznam použité literatury

- Abernathy, V. E., Liang, W. (2020): Empirical evidence of different egg morphs that match host eggs in the brush cuckoo (*Cacomantis variolosus*). *Emu–Austral Ornithology* 120, 322–332.
- Åhlund, M., Andersson, M. (2001): Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414, 600–601.
- Alatalo, R. V., Gustrafsson, L., Lundberg, A. (1986): Do females prefer older males in polygynous bird species? *American naturalist* 127, 241–245.
- Alves, M. A. S., Bryant, D. M. (1998): Brood parasitism in the sand martin, *Riparia riparia*: evidence for two parasitic strategies in a colonial passerine. *Animal Behaviour* 56, 1323–1331.
- Andersson, M., Eriksson, M. O. G. (1982): Nest parasitism in goldeneyes *Bucephala clangula*: some evolutionary aspects. *American Naturalist* 120, 1–16.
- Andersson, M. (1984): Brood parasitism within species. In *Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism* (C. J. Barnard, Ed.), 195–227. London, Croom Helm.
- Andersson, M., Ahlund, M. (2000): Host–parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97, 13188–13193.
- Andersson, M., Ahlund, M. (2001): Protein fingerprinting: A new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology* 82, 1433–1442.
- Andersson, M., Ahlund, M. (2012): Don't put all your eggs in one nest: Spread them and cut time at risk. *American naturalist* 180, 354–363.
- Andersson, M., Simmons, L. W., (2006): Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 296–302.
- Barrientos, R., Bueno–Enciso, J., Serrano–Davies, E., Sanz, J. J. (2015): Facultative interspecific brood parasitism in tits: a last resort to coping with nest–hole shortage. *Behavioral ecology and sociobiology* 69, 1603–1615.
- Beauchamp, G. (1997): Determinants of intraspecific brood amalgamation in waterfowl. *Auk* 114, 11–21.
- Bellrose, F. C., Holm, D. J. (1994): *Ecology and management of the wood duck*. Mechanicsburg, PA, Stackpole Books.
- Benzins, A., Krama, T., Krams, I., Freeberg, T. M., Kivleniece, I., Kullberg, C., Rantala, M. J.

- (2010): Mobbing as a trade-off between safety and reproduction in a songbird. *Behavioral ecology* 21, 1054–1060.
- Berruti, A., McIntosh, B., Walter, R. (1995): Parasitism of the blue swallow *Hirundo atrocaerulea* by the greater honeyguide *Indicator indicator*. *Ostrich* 66, 94–94.
- Bertram, B. C. R. (1979) Ostriches recognise their own eggs and dis-card others. *Nature* 279, 233–234.
- Birkhead, T. R., Burke, T., Zann, R., Hunter, F. M., Krupa, A. P. (1990) Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in wild zebra finches *Taeniopygia guttata*, revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology Sociobiology* 27, 315–324.
- Brommer, J. E., Pietiainen, H., Kolunen, H. (1998): The effect of age at first breeding on Ural owl lifetime reproductive success and fitness under cyclic food conditions. *Journal of animal ecology* 67, 359–369.
- Brooke, M. L., Davies, N. B. (1988): Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335, 630–632.
- Brooker, M., Brooker, L. (1996): Acceptance by the splendid fairy-wren of parasitism by Horsfield's bronze-cuckoo: further evidence for evolutionary equilibrium in brood parasitism. *Behavioral Ecology* 7, 395–407.
- Brown, C. R. (1984): Laying eggs in a neighbor's nest: benefit and cost of colonial nesting in swallows. *Science* 224, 518–519.
- Brown, Ch. R., Brown, M. B (1988) A new form of reproductive parasitism in cliff swallows. *Nature* 331, 66–68.
- Brown, C. R., Sherman, L. C. (1989): Variation in the appearance of swallow eggs and the detection of intraspecific brood parasitism. *Condor* 91, 620–627.
- Brown, Ch. R., Brown, M. B (1996) *Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, M., Lawes, M. J. (2007): Colony size and nest density predict the likelihood of parasitism in the colonial southern red bishop *Euplectes orix*- diderick cuckoo *Chrysococcyx caprius* system. *Ibis* 149, 321–327.
- Bump, G., Bump, J. W. (1969): *A study of the spotted tinamou and the pale spotted tinamou of Argentina*. US Fish and Wildlife Service, Special Publication Report Wildlife 120.
- Canestrari, D., Marcos, J. M., Baglione, V. (2009): Cooperative breeding in carrion crows reduces the rate of brood parasitism by great spotted cuckoos. *Animal behaviour* 77, 1337–1344.
- Cepák, J., Klvaňa, P., Škopek, J., Schröpfer, L., Jelínek, M., Hořák, D., Formánek, J.,

- Zárybnický, J. (2008): Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky, Aventinum, 333–336.
- Cichon, M. (1996): The evolution of brood parasitism: The role of facultative parasitism. *Behavioral ecology* 7, 137–139.
- Clutton–Brock, T. H. (1988): Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago.
- Cramp, S., Simmons, K. E. L. (1977): The birds of the western palearctic, Vol. 1. Oxford: Oxford University Press.
- Curio, E. (1983): Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125, 400–404.
- Daniel, J. C. (1957): An embryological comparison of the domestic fowl and the red–winged blackbird. *The Auk* 74, 340–358.
- Davies, N. B. (1988): Dumping eggs on conspecifics. *Nature* 331, 19–20.
- Davies, N. B., Brooke, M. D. L. (1989): An experimental study of co–evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. 1. host egg discrimination. *Journal of animal ecology* 58, 207–224.
- Davies, N. B. (2000): Cuckoos, cowbirds and other cheats. London, UK: Poyser.
- Davies, N. B. (2011): Cuckoo adaptations: trickery and tuning. *Journal of zoology* 284, 1–14.
- Dawkins, R. (1980): Good strategy or evolutionarily stable strategy? In G. W. Barlow and J. Silverberg (eds.), *Sociobiology: Beyond nature /nurture?*, 331–367. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Eadie, J. M. A., Kehoe, F. P., Nudds, T. D. (1988): Pre–hatch and post–hatch brood amalgamation in North American Anatidae: a review of hypotheses. *Canadian Journal of Zoology* 66, 1709–1721.
- Eadie, J. M. (1989): Alternative reproductive tactics in a precocial bird: the ecology and evolution of brood parasitism in goldeneyes. PhD thesis, University of British Columbia.
- Eadie, J. M. A., Sherman, P. W., Semel, B. (1998): Conspecific brood parasitism, population dynamics and the conservation of cavity–nesting birds. *Behavioral Ecology and Conservation Biology*, 306–340.
- Edwards, A., Civitello, A., Hammond, H. A., Caskey, C. T. (1991): DNA typing and genetic mapping with trimeric and tetrameric tandem repeats. *American Journal of Human Genetics* 49, 746–756.
- Emlen, S. T., Wrege, P. H. (1986): Forced copulations and intra–specific parasitism: two costs of social living in the White–fronted Bee–eater. *Ethology* 71, 2–29.

- Fetterolf, P. M., Blokpoel, H. (1984): An assessment of possible intraspecific brood parasitism in ring-billed gulls. *Canadian Journal of Zoology* 62, 1680–1684.
- Flood, N. J. (1984): Adaptive significance of delayed plumage maturation in male northern orioles. *Evolution* 38, 267–279.
- Forslund, P., Pärt, T. (1995): Age and reproduction in birds – hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 374–378.
- Freeman, S. (1988). Egg variability and conspecific nest parasitism in the Ploceus weaverbirds. *Ostrich* 59, 49–53.
- Friedmann, H. (1955): The honey-guides. *Bulletin of the United States National Museum* 208, 1–292.
- Friedmann, H. (1964): The history of our knowledge of avian brood parasitism. *Centaurus* 10, 282–304.
- Friedmann, H. Kiff, L. (1985): The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 2, 226–302.
- Fujita, G., Higuchi, H. (2007): Barn swallows prefer to nest at sites hidden from neighboring nests within a loose colony. *Journal of Ethology* 25, 117–123.
- Gochfeld, M. (1977): Intra-clutch egg variation, the uniqueness of the Common Tern 3rd egg. *Bird-Banding* 48, 325–332.
- Griesser, M. (2009): Mobbing calls signal predator category in a kin group-living bird species. *Proceeding of the royal society* 276, 2887–2892.
- Griffith, S. C., Lyon, B., Montgomerie, R. (2004): Quasi-parasitism in birds. *Behavioral ecology and sociobiology* 56, 191–200.
- Hagemeijer, W. J. M., Blair, M. J. (1997): *The EBCC atlas of european breeding birds: Their distribution and abundance*. T and AD Poyser, London.
- Hamilton, W. D. (1964): The genetical evolution of social behaviour I, II., *Journal of Theoretical Biology* 7, 1–52.
- Hamilton, W. J., Orians, G. H. (1965): Evolution of brood parasitism in altricial birds. *The Condor* 67, 361–382.
- Hauber, M. E. (2001): Site selection and repeatability in Brown-Headed Cowbird (*Molothrus ater*) parasitism of Eastern Phoebe (*Sayornis phoebe*) nests. *Canadian journal of zoology* 79, 1518–1523.
- Hepp, G. R., Hoppe, R. T., Kennamer, R. A. (1987): Population parameters and philopatry of breeding females wood ducks. *Journal of Wildlife Management* 51, 401–404.
- Hett, V. S. (1936): Aristotle: minor works. On marvellous songs heard. *Aristotle Volume XIV*.

Harvard University Press.

- Hill, G. E. (1988): Delayed plumage maturation in male black headed grosbeaks. *The Auk* 105, 1–10.
- Hoi, H., Hoi–Leitner, M. (1997): An alternative route to coloniality in the bearded tit: females pursue extra–pair fertilizations. *Behavioral Ecology* 8, 113–119.
- Hudec, K. (1983): *Fauna ČSSR Ptáci – Aves III/2– Academia, Praha.*
- Hughes, C. (1998): Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results. *Ecology* 79, 383–399.
- Johnsgard, P. A. (1997): An overview of brood parasitism. *The avian brood parasites– Deception at the Nest*, ISBN 0–19–511042–0, 3–16.
- Kang, Y., Fewell, J. H. (2015): Co–evolutionary dynamics of a social parasite–host interaction model: obligate versus facultative social parasitism. *Natural resource modeling* 28, 398–455.
- Kendra, P. E., Roth, R. R., Tallamy, D. W. (1988): Conspecific Brood Parasitism in the House Sparrow. *Wilson bulletin* 100, 80–90.
- Klvaňa, P., Cepák, J., Muclinger, P., Michálková, R., Tomášek, O., Albrecht, T. (2017): Around the Mediterranean: an extreme example of loop migration in a long-distance migratory passerine. *Journal of Avian Biology* 49.
- Koleček, J., Procházka, P., Brlík, V., Honza, M. (2020): Cross–continental test of natal philopatry and habitat–imprinting hypotheses to explain host specificity in an obligate brood parasite. *The science of nature* 107.
- Komdeur, J. (1996): Influence of age on reproductive performance in the Seychelles warbler. *Behavioral Ecology*, 7(4), 417–425.
- Kruger, O. (2007): Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade–offs and constraints. *Philosophical transactions of the royal society b–biological* 362, 1873–1886.
- Lack, D. (1968): *Ecological adaptations for breeding in birds.* Methuen, London.
- Langmore, N. E., Kilner, R. M. (2007): Breeding site and host selection by Horsfield's bronze–cuckoos, *Chalcites basalis*. *Animal Behaviour* 74, 995–1004.
- Lansverk, A. L., Dongmo, J. B., Schuetz, J. G., Balakrishnan, C. N. (2015): Parasitism of the Black–crowned Waxbill (*Estrilda nonnula*) by the Pin–tailed Whydah (*Vidua macroura*): Implications for host–specific adaptation by a generalist brood–parasite. *Eilson Journal of Ornithology* 127, 733–739.
- Leopold, F. (1951): A study of nestling wood duck in Iowa. *The Condor* 53, 209–220.
- Lozano, G. A., Perreault, S., Lemon, R. E. (1996): Age, arrival date and reproductive success

- of male American redstarts *Setophaga ruticilla*. *Journal of avian biology* 27, 164–170.
- Lyon, B. E., Eadie, J. M. (1991): Mode of development and interspecific avian brood parasitism. *Behavioral Ecology* 2, 309–318.
- Lyon, B. E. (1993): Conspecific brood parasitism as a flexible female reproductive tactic in American coots. *Animal behaviour* 46, 911–928.
- Lyon, B. E., Eadie, J. McA. (2000): Family matters: Kin selection and the evolution of conspecific brood parasitism. *PNAS* 97, 12942–12944.
- MacWhirter, R. B. (1989): On the rarity of intraspecific brood parasitism. *The Condor* 91, 485–492.
- McRae, S., B. (1998): Relative reproductive success of female moorhens using conditional strategies of brood parasitism and parental care. *Behavioral Ecology* 9, 93–100.
- Marble, D. R. (1943): Genetics of egg shape. *Poultry Science* 22, 61–71.
- Micháľková, R. (2009): Evoluční význam konspecifického hnízdního parazitismu u ptáků. Bakalářská práce, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta. Dostupné z: <https://dspace.cuni.cz/handle/20.500.11956/28784>.
- Micháľková, R. (2012): Mimopárové paternity a síla pohlavního výběru u vlaštovky obecné. Diplomová práce, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta. Dostupné z: <https://is.cuni.cz/webapps/zzp/detail/95231>.
- Micháľková, R., Tomášek, O., Adámková, M., Kreisinger, J., Albrecht, T. (2019): Extra-pair paternity patterns in European barn swallows *Hirundo rustica* are best explained by male and female age rather than male ornamentation. *Behavioral ecology and sociobiology* 73.
- Miles, D. B. (1986): A Record of Brown-Headed Cowbird (*Molothrus ater*) Nest Parasitism of Rufous-Crowned Sparrows (*Aimophila ruficeps*). *Southwestern naturalist* 31, 253–254.
- Moksnes, A., Røskaft, E. (1988): Responses of Fieldfares *Turdus pilaris* and Bramblings *Fringilla montifringilla* to experimental parasitism by the Cuckoo *Cuculus canorus*. *Ibis* 130, 535–539.
- Moksnes, A., Røskaft, E., Bičík, V., Honza, M., Øien, J. (1993): Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism on Acrocephalus Warblers in Southern Moravia in The Czech Republic. *Journal für Ornithologie* volume 134, 425–434.
- Moksnes, A., Røskaft, E. (1995): Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of zoology* 236, 625–648.
- Moksnes, A., Elvertro, P. A. (2006): Host responses against natural and experimental

- conspecific brood parasitism in the Starling *Sturnus vulgaris*. *Ornis fennica* 83, 139–144.
- Møller, A. P. (1987a): Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal behaviour* 35, 819–832.
- Møller, A. P. (1987b): Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in swallows, *Hirundo rustica*. *Animal behaviour* 35, 247–254.
- Møller, A. P. (1989): Intraspecific nest parasitism in the swallow *Hirundo rustica*: the importance of neighbors. *Behavioral ecology and sociobiology* 25, 33–38.
- Møller, A. P. (1991): Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. *Evolution* 45, 1823–1836.
- Møller, A. P. (1994): Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behavioral ecology and sociobiology* 35, 115–122.
- Møller, A. P., Brohede, J., Cuervo, J. J., de Lope, F., Primmer, C. (2003): Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. *Behavioral Ecology* 14, 707–712.
- Mooring, M. S., Hart, B. L. (1992): Animal grouping for protection from parasites: Selfish herd and Encounter-dilution effects. *Behaviour* 123, 173–193.
- Morton, E. S., Farabaugh, S. M. (1979): In fancicide and other adaptations of the nestling striped cuckoo *Tapera naevia*. *Ibis* 121, 212–213.
- Moskat, C., Honza, M. (2000). Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography* 23, 335–341.
- Musil, P., Musilová, Z., Poláková, K. (2017): Facultative heterospecific brood parasitism among the clutches and broods of duck species breeding in South Bohemia, Czech Republic. *Wildfowl* 67, 113–122.
- Niemczynwicz, A., Swietochowski, P., Zalewski, A., Chetnicki, W. (2015): Facultative interspecific brood parasitism in colonial breeding waterbirds in Biebrza National Park, Poland. *Waterbirds* 38, 282–289.
- Nice, M. M. (1962): Development of behavior in precocial birds. *Transactions of the Linnaean Society of New York* 13, 1–211.
- Nol, E., Smith, J. N. M. (1987): Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *Journal of Animal Ecology* 56, 301–313.
- Oppenheim, R. W. (1972): Prehatching and hatching behavior in birds – comparative study of altricial and precocial species. *Animal Behaviour* 20, 644–655.

- Parker, G. A., Courtney, S. P. (1983): Seasonal incidence: adaptive variation in the timing of life history stages. *Journal of Theoretical Biology* 105, 147–155.
- Payne, R. B. (1977): The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 1–28.
- Payne, R. B. (2005): *The cuckoos*. Oxford: Oxford University Press.
- Peck, A. L. (1970): *Aristotle: historia animalium*, vol. II, London: Heinemann.
- Perrins, C. M., Moss, D. (1974): Survival of young great tits in relation to age of female parent. *Ibis* 116, 220–224.
- Petrie, M., Møller, A. P. (1991): Laying eggs in others' nests: Intraspecific brood parasitism in birds. *Trends in Ecology and 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 (1), 103–108.
- Petrželková, A., Michálková, R., Albrechtová, J., Cepák, J., Honza, M., Kreisinger, J., Minclinger, P., Soudková, M., Tomášek, O., Albrecht, T. (2015): Brood parasitism and quasi-parasitism in the European barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral ecology and sociobiology* 69, 1405–1414.
- Petrželková, A. (2017): Conspecific brood parasitism: a case study on the common pochard and the barn swallow. *Disertační práce, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, katedra ekologie*. Dostupné z: <https://is.cuni.cz/webapps/zzp/detail/114930>.
- Pyle, P., Spear, L. B., Sydeman, W. J., Ainley, D. G. (1991): The effects of experience and age on breeding performance of western gulls. *The Auk* 108, 25–33.
- Redondo, T. (1993): Exploitation of host mechanisms for parental care by avian brood parasites. *Etologia* 3, 235–297.
- Reid, J. M., Bignal, E. M., McCracken, D. I., Monaghan, P. (2003): Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of animal ecology* 72, 765–776.
- Robertson, R. J., Rendell, W. B. (2001): A long-term study of reproductive performance in tree swallows: the influence of age and senescence on output. *Journal of animal ecology* 70, 1014–1031.
- Roche, J. P., Glanz, W. E. (1998): Nestling aggression and the evolution of brood parasitism in altricial birds. *Ethology ecology a evolution* 10, 287–292.
- Rothstein, S. I. (1990). A model system for coevolution: Avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 21, 481–508.

- Rouan, L., Gaillard, J. M., Guédon, Y., Pradel, R. (2009): Estimation of lifetime reproductive success when reproductive status cannot always be assessed. *Modeling demographic processes in marked populations*. Springer, 867–879.
- Ruxton, G. D., Broom, M. (2002): Intraspecific brood parasitism can increase the number of eggs that an individual lays in its own nest, *Proceedings of the royal society b—biological science* 269, 1989–1992.
- Saino, N., Canova, L., Costanzo, A., Ruboliny, D., Roulin, A., Møller, A. P. (2013): Immune and stress responses covary with melanin-based Coloration in the Barn Swallow. *Evolutionary Biology* 40, 521–531.
- Saino, N., Primmer, C., R., Ellendren, H. (1997): An experimental study of paternity and tail ornamentation in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution* 51, 562–570.
- Saino, N., Ambrosini, R., Martinelli, R. (2002): Mate fidelity, senescence in breeding performance and reproductive trade-offs in the barn swallow. *Journal of animal ecology* 71, 309–319.
- Sato, T. (1986): A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Nature* 323, 58–59.
- Sayler R. D. (1992): *Ecology and management of breeding waterfowl*. ecology and management of breedin waterfowl, University of Minnesota Press, Minneapolis, 290–322.
- Scordato, E. S. C., Safran, R. J. (2014): Geographic variation in sexual selection and implications for speciation in the Barn Swallow. *Avian research* 5, 1–13.
- Semel, B., Sherman, R. W. (1992): Use of clutch size to infer brood parasitism in wood duck. *Journal of Wildlife Management* 56, 495–499.
- Semel, B., Sherman, P. W. (2001): Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks. *Animal behaviour* 61, 787–803.
- Singer, D. (2017): Ptáci, všechny druhy střední Evropy, Ševčík, 40–41.
- Smith, H. G. (1993): Parental age and reproduction in the marsh tit *Parus palustris*. *Ibis* 135, 196–201.
- Smyth, A. P., Orr, B. K., Fleischer, R. C. (1993): Electrophoretic variants of egg white transferrin indicate a low rate of intraspecific brood parasitism in colonial cliff swallows in the Sierra Nevada. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32, 79–84.
- Snow, D. W., Perrins, C. M. (1998): *The birds of Western Palearctic: Concise Edition 2, Passeriformes*. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Soler, M., Martinez, J. G., Soler, J. J., Møller, A. P. (1995): Preferential allocation of food by

- magpies *Pica pica* to great spotted cuckoo *Clamator glandarius* chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 7–13.
- Sorenson, M. D. (1991): The functional significance of parasitic egg laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual behaviour. *Animal behaviour* 42, 771–796.
- Sorenson, M. D., Payne, R. B. (2002): Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism. *Integrative and Comparative Biology* 42, 388–400.
- Sorenson, M. D., Payne, R. B. (2005): A molecular genetic analysis of cuckoo phylogeny. Oxford University Press, UK, 68–94.
- Starck, J. M., Ricklefs, R. E. (1998) *Avian Growth and Development. Evolution within the altricial–precocial spektrum.* Oxford University Press, New York, 3–30.
- Sturkie, P. D. (1965): *Avian physiology.* Cornell University Press, Ithaca, N. Y.
- Suhonen, J., Ilvonen, J. J., Nyman, T., Sorvari, J. (2019): Brood parasitism in eusocial insects (*Hymenoptera*): role of host geographical range size and phylogeny. *Philosophical transactions of the royal society B– biological science* 374, 1–12.
- Summers, K., Amos, W. (1997): Behavioral, ecological, and molecular genetic analyses of reproductive strategies in the Amazonian dart–poison frog, *Dendrobates ventrimaculatus*. *Behavioral Ecology* 8, 260–267.
- Svensson, L. (2018): Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého Východu, Ševčík, 260.
- Takahashi, T., Koblmüller, S. (2020): Brood parasitism of an open-water spawning cichlid by the cuckoo catfish. *Journal of fish biology* 96, 1538–1542.
- Tautz, D., Renz, M. (1984): Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nucleic Acids Research* 12(10), 4127–38.
- Thorogood, R., Spottiswoode, C. N., Portugal, S. J., Glog, R. (2019): The coevolutionary biology of brood parasitism: a call for integration. *Philosophical transactions of the royal society B– biological science* 374, 1–7.
- Tiedemann, R., Paulus, K. B., Havenstein, K., Thorstensen, S., Petersen, A., Lyngs, P., Milinkovitch, M., C. (2011): Alien eggs in duck nests: brood parasitism or a help from Grandma? *Molecular Ecology* 20, 3237–3250.
- Turner, A. (2006): *The barn swallow.* London: T & AD Poyser.
- Václav, R., Hoi, H., Blomqvist, D. (2003): Food supplementation affects extrapair paternity in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* 14, 730–735.
- Wagner, G. F., Aidala, Z., Croston, R., Hauber, M. E. (2013): Repeated brood parasitism by

- Brown-Headed Cowbirds (*Molothrus ater*) at nesting sites of Eastern phoebes (*Sayornis phoebe*) across non-consecutive years. *Wilson journal of ornithology* 125, 389–394.
- Webster, M. S, Pruett-Jones, S., Westneat, D. F., Arnold, S. J. (1995) Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection. *Evolution* 49, 1147–1157.
- Welbergen, J. A., Davies, N. B. (2009): Strategic variation in mobbing as a front line of defence against brood parasitism. *Current Biology* 19, 235–240.
- Weller, M. (1959): 9. Parasitic egg laying in the redhead (*Aythya americana*) and other North American Anatida. *Ecological Monographs* 29, 333–365.
- Wernham, C. V., Toms, M. P., Marchant, J. H., Clark, J. A., Siriwardena, G. M., Baillie, S. R. (eds) (2002): *The Migration Atlas: Movements of the Birds of Britain and Ireland*. T and AD Poyser, London.
- Williams, G. C. (1966): Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100, 687–690.
- Winkler, R., Jenni, L. (2009): Určování stáří a pohlaví evropských pěvců, Společnost spolupracovníků Kroužkovací stanice Národního muzea, 32–33.
- Wnuková, L. (2018): Exprese ornamentů a celoživotní reprodukční úspěch samců vlaštovky obecné. Diplomová práce, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta. Dostupné z: <https://is.cuni.cz/webapps/zzp/detail/159305/?lang=en>.
- Yamauchi, A. (1995): Theory of evolution of nest parasitism in birds. *The American Naturalist* 145, 434–456.
- Yang, C., Si, X., Liang, W., Møller, A. P. (2020): Spatial variation in egg polymorphism among cuckoo hosts across 4 continents. *Current Zoology* 66, 477–483.
- Yom-Tov, Y. (1980): Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55: 93–108.
- Yom-Tov, Y. (1980): Intraspecific nest parasitism in the Dead Sea Sparrow, *Passer moabiticus*. *Ibis* 122, 234–237.
- Yom-Tov, Y. (2001): An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143, 133–143.
- Yom-Tov, Y., Geffen, E. (2006): On the origin of brood parasitism in altricial birds. *Behavioral ecology* 17, 196–205.