

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jan Studecký

Načasování snášení vajec u hnízdních parazitů

Timing of egg laying in obligate brood parasites

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Michal Šulc, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat především svému školiteli Michalu Šulcovi za doporučení vhodných literárních zdrojů, vždy pohotové konzultace postupu v této práci a v neposlední řadě za umožnění podílet se na sběru dat pro budoucí diplomovou práci jako člen výzkumného týmu v prostředí rybníčních soustav na Hodonínsku. Dále děkuji zahraničním kolegům Stephanie McClelland a Lukovi McClean, kteří byli ochotni poskytnout nepublikované informace do této rešerše. Richardu Schnürmacherovi děkuji za další poznámky k textu a citacím a Ondřejovi Sedláčkovi za pomoc s administrativními záležitostmi.

Prohlášení

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

V Praze, 12. srpna 2021

Podpis

Abstrakt

Obligátní hnízdni parazitismus se vyvinul u 109 druhů ptáků, tedy přibližně u 1 % všech v současné době uznávaných žijících druhů. Aby tato životní strategie mohla vzniknout a udržet se, vyvinula se u hnízdnicích parazitů celá řada adaptací. Důležitými adaptacemi je načasování snášení vajec, ať už v rámci sezóny, denní doby anebo hnízdniho pokusu hostitele, a neméně důležitou adaptací je i rychlost, jakou je parazitické vejce sneseno. Protože se hnízdni parazitismus objevuje na různých kontinentech napříč několika fylogeneticky nepříbuznými skupinami ptáků, které navíc využívají odlišné druhy hostitelů, je strategie načasování snášení vajec mezi jednotlivými druhy parazitů poměrně variabilní. Cílem práce je vytvořit přehled dostupných poznatků o načasování snášení vajec u všech parazitujících skupin a s těmito poznatky dále pracovat. Zaměřil jsem se především na rozdíly mezi vysoce specializovanými parazity a generalisty, mezi příbuznými parazitickými druhy s odlišnými hostiteli nebo mezi tažnými a stálými druhy. Hlavní pozornost je věnována otázce koevoluce s hostitelem ve vztahu k jednotlivým strategiím načasování a snaže o vysvětlení rozdílů v těchto strategiích.

Klíčová slova: ptáci, koevoluce, adaptace, hnízdni parazitismus, snášení vajec, načasování

Abstract

Obligate brood parasitism has evolved in 109 bird species around the world, which is approximately 1 % of all bird species. This alternative reproductive strategy is associated with complex evolution of the relationships between parasite and host(s) which is responsible for many adaptations on both sides. One of the important adaptations is the timing of egg laying either within a season, time of a day, or nesting stage of an individual host pair. The speed of laying itself is also no less important adaptation. Because brood parasitism is present worldwide in many different bird orders and parasites use variable species as their hosts, this adaptation is expected to be variable as well. My thesis will review information about timing of egg laying in all main taxonomical groups of brood parasites and will compare this adaptation between specialists and generalists, between closely related parasites with different hosts or between sedentary and migratory parasitic species. The main focus is on the question of coevolution with the host in relation to different timing strategies and an attempt to explain the differences in these strategies.

Keywords: birds, coevolution, brood parasitism, egg laying, timing

Obsah

1	Úvod	1
1.1	Cíle práce	2
2	Obligátní hnízdní parazité – systém, rozšíření a obecné informace	2
2.1	Řád vrubozobí (Anseriformes), rod <i>Heteronetta</i>	3
2.2	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Neomorphinae	4
2.3	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini.....	4
2.4	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini.....	5
2.5	Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae).....	7
2.6	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)	7
2.7	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae).....	7
3	Adaptace.....	8
4	Načasování v rámci hnízdní sezóny	11
4.1	Řád vrubozobí (Anseriformes), rod <i>Heteronetta</i>	11
4.2	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Neomorphinae	11
4.3	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini.....	12
4.4	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini.....	12
4.5	Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae).....	15
4.6	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)	15
4.7	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae).....	15
4.8	Načasování v rámci hnízdní sezóny – shrnutí.....	16
5	Načasování v rámci hnízdního cyklu hostitele.....	17
5.1	Řád vrubozobí (Anseriformes), rod <i>Heteronetta</i>	17
5.2	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Neomorphinae	17
5.3	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini.....	18
5.4	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini.....	18
5.5	Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae).....	19
5.6	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)	19
5.7	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae).....	20
5.8	Načasování v rámci hnízdního cyklu hostitele – shrnutí	21
6	Načasování v rámci dne.....	21
6.1	Řád vrubozobí (Anseriformes), rod <i>Heteronetta</i>	22
6.2	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Neomorphinae	22
6.3	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini.....	22
6.4	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini.....	23

6.5	Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae).....	24
6.6	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)	24
6.7	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae).....	24
6.8	Načasování v rámci dne – shrnutí	25
7	Rychlost kladení.....	26
7.1	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini.....	26
7.2	Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini.....	27
7.3	Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae).....	27
7.4	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)	27
7.5	Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae).....	27
7.6	Rychlost kladení – shrnutí	28
8	Závěr	28
8.1	Návaznost na diplomovou práci	30
9	Seznam použité literatury	31

1 Úvod

Hnízdní parazitismus ptáků je alternativní reprodukční strategie, kdy samice kladou svá vejce do jiných hnízd než svých vlastních. Díky tomu za ně přebírají starost o potomstvo jiné hnízdící páry, tzv. hostitelé (Davies 2000). Ve třídě ptáků (Aves) jsou z nejobecnějšího hlediska dvě základní skupiny hnízdních parazitů: fakultativní (příležitostní) a obligátní (výluční). Fakultativní hnízdní parazité si staví svá vlastní hnízda, respektive pečují o svá mláďata, ale také se u nich objevuje parazitické chování, kdy hostiteli jsou většinou jedinci patřící ke stejnému druhu (Yom-Tov & Geffen 2017). Proto někdy o fakultativním hnízdním parazitismu mluvíme jako o intraspecifickém (vnitrodruhovém). Fakultativní hnízdní parazitismus byl dosud odhalen u 256 ptačích druhů (Yom-Tov & Geffen 2017), a to na základě pozorování a často také pomocí genetických metod ověřujících pravé rodiče mláďat (Lyon & Eadie 2017). Obligátní parazité naopak o schopnost pečovat o své vlastní potomstvo v evoluci zcela přišli a kladou svá vejce výlučně do hnízd hostitelů jiného druhu, proto často mluvíme také o interspecifickém (mezidruhovém) hnízdním parazitismu (Davies 2000). Ten byl dosud prokázán u 109 ptačích druhů patřících do 4 řádů (Davies 2000, Mann 2017).

Co se týká vzniku a evoluce obligátního hnízdního parazitismu, nejprve se myslelo, že vnitrodruhový fakultativní hnízdní parazitismus může být jakýmsi předstupněm (tzv. „stepping stone“) obligátního parazitismu (Hamilton & Orrians 1965). Až moderní analýzy fylogeneze skupin s výskytem obligátního parazitismu ukázaly, že se ve skutečnosti vyvinul přímo z neparazitických druhů (Yom-Tov & Geffen 2006). Samotný vznik mohl být způsoben několika důvody. Například kompeticí o hnízdiště, která následně přešla až do snášení vajec k jinému druhu (Davies 2000). Jiné hypotézy vznik mezidruhového parazitismu přisuzují také možnému převážení z nejdříve náhodného kladení do hnízd jiného druhu, původně třeba z důvodu ztráty snůšky, nevhodné kondice samice nebo i snahy navýšit si reprodukční úspěšnost současně s hnízděním (Sorenson et al. 2004), jako je tomu často i u fakultativních parazitů (Krüger & Pauli 2017). Zajímavá je také možnost původu ve smíšených snůškách příbuzných společně hnízdících druhů (Payne & Sorenson 2005). K celkovému pochopení evoluce obligátního hnízdního parazitismu je pak také třeba si uvědomit, že vznikl hned několikrát a jeho původ se může mezi jednotlivými liniemi značně lišit (Krüger & Pauli 2017, Mann 2017).

1.1 Cíle práce

Cílem této rešeršní práce je shrnout načasování snášení vajec v různých časových aspektech u všech skupin obligátních hnízdních parazitů. Zatím neexistuje žádná publikace, která by tuto problematiku shrnovala v takovém rozsahu, jaký si v této práci kladu za cíl, byť stručněji tomuto tématu už pozornost věnována byla (např. Reborada et al. 2017). Tato práce by tedy měla podrobně shrnout dosavadní poznatky o této zásadní adaptaci hnízdních parazitů a zároveň bude důležitým základem pro můj budoucí diplomový projekt.

Následující kapitola 2 poskytuje systematický přehled a obecné informace o všech skupinách obligátních hnízdních parazitů. Aby mohla tato strategie hnízdního parazitismu vzniknout a dlouhodobě se udržet, vyvinula se u parazitů (ale i u hostitelů) řada pozoruhodných přizpůsobení (adaptací), o čemž pojednává kapitola 3. Tato kapitola nebyla zahrnuta pouze jako zajímavý přehled nejrůznějších adaptací hnízdních parazitů, ale také proto, že tyto adaptace často blízce souvisí s hlavním tématem mé bakalářské práce – načasováním snášení parazitických vajec. Načasování snášení, které je jednou ze zásadních adaptací hnízdních parazitů, se podrobně věnuji v kapitolách 4–7. Závěrečná kapitola 8 zhodnocuje, do jaké míry jsou hnízdní parazité z hlediska tohoto tématu prozkoumání a dává zjištěné informace do celkového evolučního kontextu. Také je zde nastíněno téma mé budoucí diplomové práce. Druhová i rodová jména ptáků nejsou napříč zejména staršími publikacemi konzistentní, proto v textu používám platná synonyma podle aktuální taxonomie IOC (Gill et al. 2021).

2 Obligátní hnízdní parazité – systém, rozšíření a obecné informace

Obligátní hnízdní parazitismus nalezneme v sedmi různých větvích napříč fylogenetickým stromem ptáků (Davies 2000, Sorenson & Payne 2005, Mann 2017), z čehož lze usoudit, že se v průběhu evoluce vyvinul nezávisle minimálně sedmkrát. Jediný obligátně parazitický druh je znám z řádu vrubozobých (Anseriformes), konkrétně v čeledi kachnovití (Anatidae) a monotypickém rodu *Heteronetta* (Weller 1968), česky pojmenovaném kachnice. Hned tři různé parazitické větve bychom našli v řádu kukačky (Cuculiformes). Dle nejnovějších taxonomických poznatků jde o dvě skupiny v podčeledi Cuculinae, a to tribus Cuculini, který reprezentuje 57 druhů, a tribus Phaenicophaeini s rodem *Clamator*, obsahujícím pouze čtyři parazitické druhy. Třetí skupinou je dvojice rodů *Tapera* a *Dromococcyx* z podčeledi Neomorphinae, kam patří tři parazitické druhy (Mann 2017). Třetím řádem, ve kterém nalezneme čistě parazitickou linii, jsou šplhavci (Piciformes). Konkrétně čeleď

medozvěstkovití (Indicatoridae), kde je v rodech *Indicator* a *Prodotiscus* parazitických všech 8 druhů, jejichž ekologie byla doposud studována, a u zbylých 10 druhů je obligátní hnízdní parazitismus předpokládán, ačkoliv doposud nebyl prokázán žádný hostitelský druh (Mann 2017). Čtvrtý a poslední řád se dvěma nezávislými parazitickými liniemi jsou pěvci (Passeriformes). Jedná se o čeledi vlvhvcovití (Icteridae) s jediným parazitickým rodem vlvhvec (*Molothrus*) o šesti druzích a vdovkovití (Viduidae) s 18 potvrzenými parazitickými druhy rodu *Vidua* a jedním druhem rodu *Anomalospiza* (Mann 2017).

Nezávislému vývoji těchto parazitických skupin také většinou odpovídá rozšíření (Mann 2017). V řádu vrubozobých se hnízdní parazitismus vyvinul u druhu obývajícího jihoamerický kontinent (Weller 1968). Kukačky z rodu *Clamator* a celé podčeledi Cuculinae se vyskytují po celém území Starého světa a v poměrně velké diverzitě také v Austrálii, zatímco rody *Tapera* a *Dromococcyx* zastupují parazitické kukačky na území Nového světa (Mann 2017). Jádro výskytu parazitických šplhavců z čeledi Indicatoridae se nachází v subsaharské Africe, ale dva druhy žijí také v Asii (Mann 2017). Vlvhovci (*Molothrus* spp.) se vyskytují v Americe, zatímco druhou obligátně parazitickou skupinu z řádu pěvců, čel' vdovkovití (Viduidae), najdeme v Africe (Mann 2017).

Z celkového počtu 109 druhů obligátních hnízdních parazitů se pouze několik druhů vyskytuje v oblastech, kde jsou lépe dostupné vědcům, a díky tomu se o nich dá zjistit dostatek informací. U řady ostatních o poznání méně dostupných druhů nám tak chybí i takové poznatky, které bychom považovali v našich podmínkách za naprosto samozřejmé, jako je například i byt' jediný známý druh hostitele (Mann 2017). Všech sedm parazitických větví i poznatky, které o nich už máme, rozvedu v dalších podkapitolách.

2.1 Řád vrubozobí (Anseriformes), rod *Heteronetta*

Kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*), nazývaná také příhodně kachnice kukaččí, není jen jediným obligátně parazitickým druhem v řádu vrubozobých, ale je také jediným obligátním parazitem s prekociálními mláďaty (Krüger & Pauli 2017). Je to zajímavá výjimka, protože pro kachny a obecně ptáky s prekociálními mláďaty je typický spíše fakultativní, intraspecifický parazitismus (Lyon & Eadie 1991). Kachnice v Jižní Americe parazituje mnoho hostitelů, a to včetně mnoha dalších vrubozobých (Anseriformes), chřástalovitých (Rallidae) nebo také racků (Laridae) (Weller 1968), ale dokonce i volavek (Ardeidae) nebo dravců (Accipitriformes) hnízdicích na zemi (Cabrera et al. 2017). Novější studie ukazuje, že proti dřívějším skromným poznatkům tato kachna mnohem více závisí na třech hlavních hostitelích: lysce žlutočelé

(*Fulica armillata*), lysce červenočelé (*Fulica rufifrons*) a racku patagonském (*Chroicocephalus maculipennis*) (Lyon & Eadie 2013). Mládě je po vylíhnutí již plně samostatné a nevyžaduje další péči svých hostitelů, díky čemuž se jedná o parazita s nejméně negativním vlivem na reprodukční úspěch hostitele (Weller 1968). Mortalita mláďat kachnice a vůbec jejich způsob života po opuštění hnízda zatím nejsou téměř vůbec známe, předpokládá se u nich i možná převažující noční aktivita, která by vysvětlovala nepřilíš četná pozorování po opuštění hnízda (Lyon & Eadie 2013).

2.2 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Neomorphae

V rodech *Tapera* a *Dromococcyx* jsou známy tři parazitické druhy, které jsou jedinými druhy obligátně parazitických kukaček, žijícími na území Ameriky (Mann 2017). Všechny tři druhy se vyskytují v neotropické oblasti a spousta informací o jejich hnízdní biologii chybí (Reboreda et al. 2019). Kukačka žíhaná (*Tapera naevia*) parazituje větší počet (uvádí se nejméně 28) menších hmyzožravých druhů ptáků, zatímco u kukačky klínoocasé (*Dromococcyx phasianellus*) a kukačky paví (*Dromococcyx pavoninus*) je známo jen pět, respektive čtyři hostitelé (Mann 2017).

2.3 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini

Rod *Clamator* obsahuje celkem čtyři druhy a všechny jsou obligátními parazity (Mann 2017). Jde o druhy, které často obývají poměrně velký areál, kde parazitují různé druhy hostitelů (Liversidge 1969, Clancey 1973). Pro obyvatele Evropy je nejznámějším druhem tohoto rodu kukačka chocholatá (*Clamator glandarius*). Ta se vyskytuje od oblasti Středomoří až po jižní Afriku (Clancey 1973) a parazituje nejméně 25 druhů hostitelů zejména z čeledi krkavcovitých (Corvidae) (Mann 2017). V Evropě je dominantním hostitelem straka obecná (*Pica pica*), na které byla tato kukačka i podrobně studována (Soler 2014), zatímco jižně od Sahary převažuje vrána černobílá (*Corvus albus*) (Mundy & Cook 1977). V jižní Africe kukačka chocholatá naopak často parazituje druhy z čeledi špačkovití (Sturnidae), hnízdící v dutinách (Clancey 1973). Další poměrně dobře prozkoumaný druh je kukačka černobílá (*Clamator jacobinus*), která hnízdí na většině území Afriky (mimo Sahary a severních částí) a také v jižní Asii. Napříč jejím rozsáhlým hnízdním areálem se preferované hostitelské druhy značně liší a celkem jich bylo napočítáno minimálně 60 (Mann 2017). V Indii převažují timálievití ptáci (Timaliidae), zatímco v jižní Africe jde například o některé bulbuly (*Pycnonotus* spp.) (Mann 2017).

Do této skupiny patří také rod *Coccyzus*, ve kterém najdeme dva jediné fakultativně parazitické druhy kukaček (Mann 2017). Ty se vyskytují na rozdíl od rodu *Clamator* v Severní

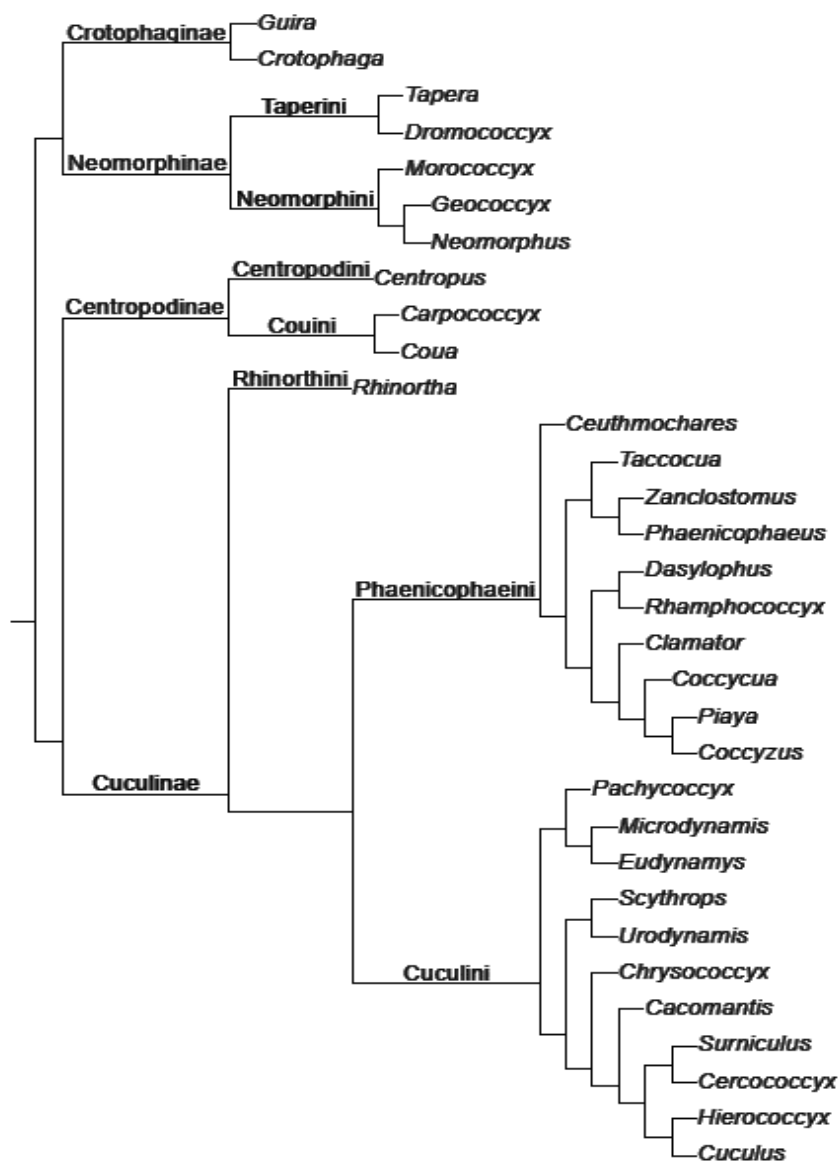
America. Kukačka dešťová (*Coccyzus americanus*) a kukačka černožobá (*Coccyzus erythrophthalmus*) jsou známé svým snášením do hnízd 10, respektive 11 jiných druhů ptáků (Hughes 1997).

2.4 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini

Třetí skupina kukaček s vyvinutým obligátním hnízdním parasitismem už čítá 58 druhů, které jsou všechny bez výjimky parazitické a jde o široce rozšířenou skupinu, obývající celou Evropu, Asii, Afriku, Austrálii i Oceánii (Cramp & Simmons 1985, Mann 2017). Patří sem kukačky těch nejmenších rozměrů, jako třeba asijské kukačky Horsfieldovy (*Cuculus optatus*), parazitující malé druhy budníčků (Phylloscopidae) (Bachurin & Kapitonova 2014) nebo australské kukačky trpasličí (*Chrysococcyx minutillus*), parazitující malé druhy z čeledi střízlíkovcovití (Acanthizidae) (Noske 2001). Také sem patří ale naopak vůbec největší kukačka obrovská (*Scythrops novaehollandiae*), která parazituje velké druhy, jako je například v jihovýchodní Austrálii krkavec australský (*Corvus coronoides*) nebo flétnák stračí (*Strepera graculina*), který je zde nejčastějším hostitelem (Wood 2004).

Několik zástupců této skupiny je známých jen velmi málo, hned 11 z 58 druhů nemá stále potvrzené žádné hostitelské druhy (Mann 2017) a pozornost bude věnována 13 lépe prostudovaným druhům ze šesti rodů. Kukačky rodu *Eudynamis* hnízdí v jižní Asii (Ali et al. 2007) a Austrálii (Crouther 1985) a parazitují spíše menší počet hostitelů (Mann 2017). Stejně tak novozélandská kukačka dlouhoocasá (*Urodynamis taitensis*), která je známá svými dlouhými přelety Tichého oceánu při cestě na zimoviště (Gill & Hauber 2012) parazituje menší počet hostitelů (Gill et al. 2018). Dále jsou dostupné i informace k alespoň některým druhům kukaček ze dvou početnějších rodů *Chrysococcyx* a *Cacomantis* a rodu *Hierococcyx* s obecně dost malým počtem známých hostitelů (Mann 2017). Největší důraz bude samozřejmě kladen zejména na rod *Cuculus*, jehož zástupci hnízdí nejen v Evropě (Moskát 2005) a Asii (Lindholm & Linden 2007), ale i v subsaharské Africe (Milon 1959, Honza et al. 2005). Afrotropické kukačky rodu *Cuculus* se pohybují jen v rámci jižní poloviny afrického kontinentu (Milon 1959, Honza et al. 2005), kde parazitují místní druhy pěvců. Zjištěný počet hostitelů je pak mezidruhově variabilní, částečně také kvůli rozdílům v rozsahu výzkumu na jednotlivých druzích (Mann 2017). Z těchto druhů je vědě poměrně známá kukačka červenoprsá (*Cuculus solitarius*) se 45 zaznamenanými hostiteli a částečně také kukačka madagaskarská (*Cuculus rochii*) s pouze pěti dosud známými hostiteli (Mann 2017). Proti tomu zástupci rodu na severní polokouli jsou často dálkoví migranti, mezi které patří vedle několika asijských druhů také

jediný evropský zástupce, kukačka obecná (*Cuculus canorus*) (Davies 2000, Mann 2017). Ta je jedním z nejlépe prozkoumaných hnízdních parazitů, díky čemuž známe celkem 276 hostitelů, ze kterých jen u 25 % kukačka parazituje prokazatelně úspěšně (Mann 2017). Hlavními hostiteli jsou například linduška luční (*Anthus pratensis*) (Chance 1940, Wyllie 1981) nebo rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) (Davies & Brooke 1988, Moksnes et al. 2000). I v tomto rodu ale řada dat chybí. Například indonéska kukačka celebeská (*Cuculus crassirostris*) je jako jediný druh z rodu *Cuculus* tak málo známá, že není prozatím potvrzen ani žádný její hostitel (Payne & Sorenson 2005, cit. dle Mann 2017).



Obr. 1: Fylogeneze čeledi kukačkovití (Cuculidae) s obligátními hnízdními parazity v tribu Taperini, rodu *Clamator* a tribu Cuculini. Převzato podle Sorenson & Payne 2005.

Na rozdíl od ostatních skupin obligátních hnízdních parazitů byly kukačky skupinou s dlouhou dobu neujasněnou fylogenezí, což se odráží na interpretaci v některých starších publikacích (Hughes 1996, Mann 2017). V současné době uznávaná fylogeneze kukaček je vyobrazena na obr. 1.

2.5 Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae)

V řádu šplhavců se nachází tato jediná výlučně parazitická čeleď. Ta čítá pouze 17 druhů, které jsou všechny považovány za obligátní hnízdní parazity v naprosté většině dutinových ptáků, ačkoliv hostitelé některých z nich nebyli dosud přesvědčivě prokázáni (Mann 2017). Podčeleď Indicatorinae zahrnuje celkem 14 obligátně parazitických taxonů, z nichž však pouze u pěti je znám alespoň jeden nebo více hostitelů (Mann 2017). Zbylé druhy tedy nebudou v mé práci vůbec zmíněny. Zbývající tři druhy medozvěstek z podčeledi Prodotiscinae jsou také méně známé a řada informací o jejich hnízdní biologii chybí (Spottiswoode & Koorevaar 2012).

2.6 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)

Do rodu *Vidua* patří malí zrnožraví parazitičtí pěvci, kteří jsou vysoce specializovaní na jednotlivé hostitele, a ti jsou pak většinou pro daný parazitický druh typičtí (Sorenson et al. 2003). Naprostá většina pro každý druh specifických hostitelů patří do čeledi astrildovitých (Estrildidae), kteří jsou vdovkám blíže příbuzní. Existují ovšem výjimky, a tak například u vdovky černobílé bylo prozatím zaznamenáno 15 hostitelů včetně ptáků z čeledi cistovníkovitých (Cisticolidae) (Mann 2017). Kromě rodu *Vidua* do této skupiny patří ještě monotypický rod *Anomalospiza* a jeho zástupce přádelník kukaččí (*Anomalospiza imberbis*), který naopak parazituje převážně cistovníkovité ptáky (Mann 2017). Čeleď vdovkovití obývá pouze tropickou Afriku (Friedmann 1960, Mann 2017) a výhodou pro jejich výzkum je, že je lze narozdíl od jiných hnízdních parazitů poměrně snadno chovat ve voliérách (Morel 1959).

2.7 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae)

Vlhovci jsou severoamerickým rodem obligátně parazitických pěvců o šesti v současné době uznávaných druzích (Mann 2017). Dva druhy severoamerických vlhovců, vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*) a vlhovec bronzový (*Molothrus aeneus*), parazitují mnoho hostitelských druhů (v. hnědohlavý dokonce podle Lowthera 2018 minimálně 249) a v oblastech překryvu jejich výskytu se dá říct, že se v. bronzový specializuje na větší hostitele než v. hnědohlavý (Ellison et al. 2006). Spolu s jihoamerickým vlhovcem modrolesklým (*Molothrus bonariensis*) tvoří trojici poměrně dobře prozkoumaných amerických parazitů – generalistů (Lowther 2018). Dva

specializované druhy jihoamerických vlhoveců, vlhovec velký (*Molothrus oryzivorus*) a vlhovec pastvinný (*Molothrus rufoaxillaris*), naopak parazitují jen několik málo druhů hostitelů (Chapman 1928, De Mársico & Reboresda 2008). V případě vlhovce pastvinného jde například téměř výhradně o vlhovce šedohnědého (*Agelaioides badius*) (De Mársico & Reboresda 2008). Šestým druhem, který nebude zvažován, je vlhovec *Molothrus armenti*, který byl nedávno oddělen od vlhovce bronzového jako samostatný druh a který v současné době nemá známé žádné specifické hostitele (Mann 2017).

3 Adaptace

Obligátní hnízdní parazité ke svému přežití nutně potřebují možnost úspěšně parazitovat jiné druhy ptáků, protože o svou vlastní schopnost vychovat potomstvo v evoluci zcela přišli (Davies 2000). Liší se v první řadě strategií, kolik hostitelských druhů parazitují. Tedy jestli a do jaké míry jde o generalisty nebo specialisty. Samice vlhoveců modrolesklých, bronzových a hnědohlavých snášejí vejce obvykle do hnízd různých druhů (Sealy 2015), takže se jedná o příklad generalistů. Bylo ale zjištěno, že v populacích vlhoveců hnědohlavých nalezneme i specializované samice, které využívají stále stejný druh hostitele (Alderson et al. 1999). Srovnat si čísla v publikaci o známých hostitelských druzích hnízdních parazitů tedy nestačí a je třeba se zaměřit na úroveň jednotlivých populací. Tak například kukačka obecná i přes to, že jako druh parazituje mnoho druhů hostitelů (Mann 2017), vytváří tzv. rasy (nebo také genty), kdy celé generace kukaček využívají stále jeden druh hostitele (Marchetti 1998, Møller 2011). Jde tedy o příklad parazita specialisty. Ti největší specialisté se pak mohou zaměřit dokonce jen na jediný druh hostitele v rámci celého parazitického druhu, jako je typické pro velkou část vysoce specializovaných vdovek (Friedmann 1960, Payne 1977, Payne et al. 2002), kde i samci jednotlivých druhů dokonce napodobují zpěv svého hostitele (Payne et al. 2002).

Protože parazitismus většinou významně negativně ovlivňuje reprodukční schopnost hostitelů, ani oni nemohou zůstat bez odezvy. Tak vzniká nekonečný řetězec koevolučních adaptací na obou stranách, tedy jak v evoluci parazita, tak hostitele (Rothstein 1990). Vynecháme-li prozatím načasování přiletu na lokalitu jako důležitou adaptaci (více v kapitole 4), vše začíná momentem, kdy hnízdní parazit přiletí na lokalitu s dostatečnou příležitostí parazitovat své hostitele. U kukaček obecných je obvyklé, že pozorně sledují aktivitu hostitele na hnízdišti již v okamžiku, kdy staví hnízdo (Chance 1940, Honza et al. 2002). Tak bylo zjištěno, že čím dále od vhodného pozorovacího místa a skrytěji v porostu si hostitel hnízdo postaví, tím větší má šanci uniknout parazitaci (Moskát & Honza 2000, Jelínek et al. 2014).

V době, kdy je hnízdo dostaveno, nastává pro kukačku ideální chvíle na provedení parazitace (více v kapitole 5). Tu musí kukačka provést rychle (více v kapitole 7) a nejlépe nepozorovaně, protože přistižení hostitelem na hnízdě může vést jednak k opuštění snůšky hostitelem, vyhození parazitického vejce (Davies & Brooke 1988), nebo vzácněji k zastavení vejce hnízdním materiálem do kotlinky (Sealy 1995a). Navíc také dochází k tzv. mobbingu, což je agresivní reakce hostitele na parazita nebo predátora (Altmann 1956, Jelínek et al. 2021), která může v extrémních případech skončit i zabitím parazita (Šulc et al. 2020).

Další zajímavou adaptací je pevnější skořápka vajec hnízdních parazitů (Picman & Honza 2020). Ta může být přizpůsobením na rychlé, a tedy možná méně opatrné snášení, protože existují pozorování, kdy vejce parazita padá do hnízda z výšky několika centimetrů (Chance 1940). Extrémním případem je pak parazitace dutin rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) kukačkou obecnou, která vejce střílí do kotlinky až od otvoru hnízdní dutiny (Rutila et al. 2002). Dále může tvrdší skořápka vést k vyšší šanci přijetí parazitického vejce hostitelem, protože ten ho nedokáže snadno proklovnout a vyhodit z hnízda (Moksnes et al. 1991). Neschopnost rozbít parazitické vejce byla například pozorována u hostitelů vlhovců (Rohwer & Spaw 1988). Neméně důležitou adaptací je i velikost vejce, kdy například poměrně velká kukačka obecná snáší malá vejce, která se svou velikostí podobají svým hostitelům, kteří dosahují často zlomkových velikostí (Lack 1968). Další adaptací je mimetické zbarvení vajec, což znamená, že vejce parazitů zbarvením něco napodobují. Tato adaptace vznikla v průběhu evoluce především jako reakce na vyhazování parazitických vajec, protože bylo prokázáno, že hostitelé mají větší tendenci vyhodit vejce odlišné od svých vlastních (Davies & Brooke 1988, Moksnes et al. 1991). Týká se především těch druhů, které mají výše zmíněné rasy specializovaných samic, jako je například kukačka obecná (Davies & Brooke 1988). Také ale může být mimetické vejce adaptací proti vyhození jiným parazitem, což bylo zjištěno například u kryptických vajec kukačky trpasličí (Gloag et al. 2014). Mimikry parazitických vajec bylo podrobně studováno opět především u kukačky obecné (ale i u dalších druhů parazitů), která dokáže pigmentací svých vajec napodobit širokou škálu hostitelů (Moksnes & Røskaft 1995) od modře zbarvených vajec rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) (např. Rutila et al. 2002) přes světlá, hustě tmavě kropenatá vejce rákosníků (Honza et al. 2014) po ještě tmavší vejce lindušek (Davies & Brooke 1988). Již zmíněná kryptická vejce jsou pak alternativním způsobem, kdy má parazitické vejce účel svým zbarvením lépe splynout v dutině nebo velmi zastíněném hnízdě (Langmore et al. 2009).

Tyto strategie některé druhy doplňují také odlákáváním hostitelů při parazitaci, jako například kukačka chocholátá, u které kooperuje samec s parazitující samicí právě tím, že odláká straky od hnízda (Soler et al. 2014). A existují i zajímavé typy chování, jako je tzv. „farming“, kdy vlhovci nebo také medozvěstka menší (*Indicator minor*) (Short & Horne 1985) ničí pokročilá stádia neparazitovaných snůšek, aby měli k dispozici více nově založených hnízd (Swan et al. 2015). Podobně tzv. „mafíánská hypotéza“ vysvětluje ničení snůšek hostitelů kukačkou chocholátou jako mstění se za vyhození parazitických vajec. V evoluci pak může následkem toho dojít ke snížení míry odmítání parazitických vajec a zvýšení hnízdní úspěšnosti ve prospěch kukačky (Soler et al. 1995, Abou Chakra et al. 2014).

Některé kukačky z hnízda současně s kladením odebírají jedno hostitelské vejce (např. Jensen & Jensen 1969, Šulc et al. 2016). Vlhovci také snižují počet hostitelových vajec, ovšem nikoli odebíráním vajec při parazitaci, ale dělají od vlastního kladení separované návštěvy v jiné denní době (Sealy 1992). Medozvěstky pro změnu proklouvají všechna hostitelská vejce, jako bylo prokázáno například u medozvěstky křiklavé (*Indicator indicator*) (Spottiswoode & Koorevar 2011). Některé druhy mláďata hostitele nevyhazují ani nezabíjejí, což je běžné např. u vdovek (Payne 1977), a u ostatních druhů se vyvinula adaptace k odstranění snůšky až u čerstvě vylíhlého ptáčete. Kukačka obecná vytlačuje mláďata z hnízda již krátce po vylíhnutí pomocí speciální techniky vynesení vejce nebo mláďete na zádech ven z hnízda (Davies & Brooke 1988), zatímco medozvěstky se vyznačují unikátními ostrými výrůstky na špičkách obou čelistí, které bezprostředně po vylíhnutí využijí k zabití ostatních mláďat v hnízdě hostitele (Spottiswoode & Koorevar 2011). K těmto adaptacím je také potřeba, aby se mláďata parazita vylíhla včas, nejlépe dříve než vejce hostitele. Proto se u nich jako další adaptace vyvinula zrychlená doba inkubace. Ta je například u zmíněných medozvěstek jen 15–17 dní, zatímco u hostitele 18–20 dní (Spottiswoode & Koorevaar 2012). Další adaptace hnízdních parazitů se také vyvinuly ve stádiu mláďat. Kukačky potřebují dostat od svých malých hostitelů mnohem více potravy než jediné mládě hostitele, a proto se u nich vyvinula schopnost velice hlasitého žadonění, které dokonce může imitovat žadonící hlas více mláďat v hnízdě (Tanaka & Ueda 2005). U vdovek nebo také kukaček z rodu *Chrysococcyx* se navíc vyvinulo zbarvení mláďat tak, aby se co nejvíce podobala svému hostiteli již krátce po vylíhnutí (Jamie et al. 2020, Langmore et al. 2011). Vdovky mají dokonce i barvu zobáku odpovídající tomu konkrétnímu hostitelskému druhu, na který se specializují (Payne et al. 2002).

Úspěch parazita ovlivní velmi významně i to, jak se mu podaří synchronizovat svůj přilet a hnízdní aktivitu s obdobím hnízdění hostitele, dobu své parazitace s fází hnízdění

hostitelského páru, kterou si vybere denní dobu ke snesení do hostitelova hnízda a na konec i jak rychle samotné vejce snese (Reboreda et al. 2017). To jsou také jedny z nejdůležitějších adaptací v životě hnízdních parazitů, a právě jim budou věnovány následující kapitoly.

4 Načasování v rámci hnízdní sezóny

Protože se hnízdní parazité vyskytují po celém světě a na obou stranách rovníku (Mann 2017), budou i načasování jejich hnízdních sezón velice různorodá. Do jaké míry je ale jejich rozpětí hnízdní aktivity shodné s jejich hostitelem? Využívají co nejvíce času, který jim hostitel dá, nebo se zaměřují jen na určitou část hnízdní sezóny hostitele? Jinými slovy, liší se jejich parazitická aktivita v čase i v případě možnosti dlouhé synchronizace hnízdění s hostitelem? A existují i jiné faktory než hnízdění hostitele, kterým se parazité podřídí s větší prioritou? Ze všech čtyř podkapitol je zde získání dat nejsnadnější. Nevyžaduje pozorování hnízda ani kontroly snůšky, naopak často postačí jen časové ohraničení hlasové aktivity samců parazitického druhu nebo jiné ukazatele jejich přítomnosti a hnízdění.

4.1 Řád vrubozobí (Anseriformes), rod *Heteronetta*

Rozložení kladení kachnice černohlavé v průběhu roku je variabilní v různých částech areálu. Předpokládá se, že severní Argentině začíná kladení vajec koncem září a končí na přelomu listopadu a prosince. Většina samic klade v říjnu, kdy je hnízdní aktivita hostitelů nejvyšší (Weller 1968). V Argentině bylo také zjištěno, že kachnice parazitují na začátku hnízdní sezóny převážně soliterně hnízdící druhy a až později se přesouvají mezi koloniálně hnízdící ptactvo (Cabrera et al. 2017). V severnějších oblastech hnízdění, tedy blíže k rovníkové Jižní Americe, kachnice hnízdí opačně, tedy v období jižního podzimu, aby své hnízdní období přizpůsobila hnízdní sezóně většiny ostatních místních ptáků. Ta je zde z velké části ovlivněna sezónními záplavami, které nabízí vhodné hnízdní možnosti pro celou řadu mokřadních ptáků (Weller 1968). V případě dominantních hostitelů, již zmíněných dvou druhů lysek (Lyon & Eadie 2013), je hnízdní sezóna dobře synchronizovaná s těmito druhy (Weller 1968).

4.2 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď *Neomorphinae*

Ve Střední Americe (Nikaragua a Panama) kukačky žíhané parazitují v letních měsících po celou dobu, kdy zde byly zkoumány hnízdící hostitelské druhy (např. střízlík rezavobílý *Thryophilus rufalbus* nebo střízlík z dnešního komplexu *Cantorchilus cf. modestus*). Konkrétně šlo o červen a červenec (Morton & Farabaugh 2008, Mark 2013). Na lokalitách v Peru byly

zaznamenány jedny z mála prozatím zjištěných parazitací vzácné a málo prozkoumané kukačky paví od srpna do prosince (Sánchez-Martínez et al. 2017).

4.3 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeled' Cuculinae, tribus Phaenicophaeini

Kukačky černobílé přilétají na své hnízdiště u Nového Dillí v Indii na začátku června a odlétají na konci září, přičemž žádná parazitace nebyla pozorována po 14. září (Gaston 1976). V srpnu parazitují výrazně méně než v červenci a září, což odpovídá dvěma sezónním vrcholům hnízdění jejich hostitelů, timáliím z rodu *Turdoides* (Gaston 1976). Oproti tomu v úplně jiné části širokého hnízdního areálu, u Port Elizabeth v Jihoafrické republice, jsou uváděna pozorování pravidelně do listopadu (Liversidge 1969). Později, jak postupně hnízdní sezóna končí, jejich pozorování ztrácí na četnosti. Jejich hnízdní perioda je tam krátká a trvá asi 6 týdnů od posledního týdne v říjnu do prvního týdne v prosinci a je zde evidentní souvislost s hnízdní sezónou jednoho z hostitelů, bulbula kapského (*Pycnonotus capensis*) (Liversidge 1969). Zajímavá je také kukačka chocholatá, která tvoří již zmíněné tři různé populace. Dobře studovaná evropská populace hnízdí od března do srpna. Další oddělená populace, která se vyskytuje ve značné části Sahelu od Sierry Leone na západě po Somálsko na východě, parazituje také v podobném rozpětí měsíců, a to od dubna do srpna. Třetí populace, vyskytující se na území Afriky od rovníku až úplně na jih, parazituje naopak od října do března, bohužel bez informací o synchronizaci hnízdní doby s hostitelem (Clancey 1973).

4.4 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeled' Cuculinae, tribus Cuculini

Na území Queenslandu v Austrálii přilétaly kukačky *Eudynamys orientalis*, ve starší publikaci ještě uváděné jako kukačka koel (*Eudynamys scolopaceus*), od 9. září do 1. října (Crouther 1985). Také na hnízdiště na území Nového Jižního Walesu v Austrálii přilétají tyto kukačky v polovině září a odlétají na konci března nebo začátku dubna (Gosper 1997). Parazitace u popeláčka drozdího (*Grallina cyanoleuca*) byly potom zaznamenány od října do února. U tohoto hostitele je uváděno, že v dané části Austrálie hnízdí již od srpna do února, kukačky však na hnízdiště přilétají až v půlce září (Gosper 1997). V Pákistánu, tedy na druhé straně areálu tohoto komplexu druhů, blízkce příbuzná kukačka koel parazituje nejčastěji dva druhy vran. U jedné z nich, vrány domácí (*Corvus splendens*), se doba parazitací odvíjí od hnízdní sezóny tohoto druhu, která sahá od konce května do začátku září (Ali et al. 2007). Kukačka dlouhoocasá přilétá na Nový Zéland ze vzdálených zimovišť v Oceánii a parazituje hnízda tří druhů z rodu pištéc (*Mohoua*) hlavně v listopadu a prosinci, vzácněji v říjnu a lednu. Hnízdiště pak dospělí jedinci opouštějí od února do března (Gill & Hauber 2012, Gill et al. 2018).

Načasování jejich migrace na zimoviště i hnízdiště je dáváno do souvislosti s využíváním převládajícího směru větru nad oceánem (Gill & Hauber 2012).

U hlavního hostitele kukačky nádherné (*Chrysococcyx lucidus*), střízlíkovce žlutoocasého (*Acanthiza chrysorrhoa*) (Brooker et al. 1988, Medina & Langmore 2016), byl zjištěn mnohem časnější začátek hnízdní sezóny proti příbuzným, výrazně méně parazitovaným druhům. V jižní Austrálii tento druh střízlíkovce snáší svá vejce již v červenci, zatímco všechny ostatní druhy parazitovaných hmyzožravých pěvců začínají hnízdit nejdříve v srpnu a září, kdy už jsou teploty o něco vyšší a kdy také začíná parazitovat tato kukačka (Medina & Langmore 2016). Vysvětlením pro tuto odchylku je posunutí hnízdní doby dopředu, aby se vyhnul vysoké míře parazitace kukačkou. Může se tedy jednat o jednu z dalších koevolučních odpovědí hostitele na parazita (Medina & Langmore 2016). V případě kukačky trpasličí (*Chrysococcyx minutillus*) byla zjištěna hnízdní sezóna se dvěma vrcholy, a to v březnu a říjnu, přičemž tyto dva vrcholy zcela odpovídají vrcholům hnízdění dvou hlavních hostitelů, a to střízlíkovci mangrovovému (*Gerygone levigaster*) a střízlíkovci hnědavému (*Gerygone magnirostris*) (Noske 2001). U kukačky východoaustralské (*Cacomantis flabelliformis*) je uváděn hlavní nástup hnízdní aktivity u čtyř hostitelů v Austrálii po konci září (Guppy et al. 2017).

Kukačka pestrá (*Hierococcyx varius*) u Kóžikkótu v jižní Indii parazituje timálii pralesní (*Turdoides striata*) od března do září (Gaston & Zacharias 2000). U Nového Dillí na severu země však tato kukačka parazituje stejný druh hostitele pouze na jaře, a to přesto, že většina druhů timálií v oblasti hnízdí od června do září, kdy probíhá období dešťů (Gaston & Zacharias 2000). Možným vysvětlením může být, že během období dešťů jsou timálie značně parazitovány kukačkou černobílou (Gaston 1976). Je to tedy možný důkaz kompetice o hostitele mezi oběma parazity, což nakonec vede k rozdílnému načasování parazitací u těchto dvou druhů kukaček. A jelikož je kukačka černobílá větší, může v této kompetici vítězit a parazitovat v příhodnější dobu (Gaston & Zacharias 2000).

V rodu *Cuculus* začíná afrotropická kukačka červenoprsá obhajovat teritorium už v říjnu a listopadu, ale dokáže přizpůsobit snášení, aby se trefila do vrcholu hnízdní sezóny jednoho z hostitelských druhů, iranie bělohřdlé (*Irania gutturalis*), která vrcholí v lednu (Harrison et al. 1997). Také je možné, že načasování kladení ovlivňuje deštivé počasí, kdy může nastat nedostatek potravy (Honza et al. 2005). U méně známé kukačky madagaskarské (*Cuculus rochii*), je hnízdní sezóna podobná. Na Madagaskaru přílet a odlet koreluje s obdobím dešťů. Přilétá v průběhu října, vzácněji na konci září, a odlétá během března a začátku dubna (Milon 1959). Rasamison & Woog (2012) popisuje pozorování čerstvě létajícího mláděte 7. prosince,

krmeného hostitelem strdmilem madagaskarským (*Cinnyris sovimanga*), takže kladení v tomto případě připadlo zhruba na polovinu listopadu.

Zajímavým objektem pro srovnání jsou asijské druhy rodu *Cuculus*, blízké příbuzné kukačce obecné. Kukačka krátkokřídlá (*Cuculus micropterus*) přilétá do Ruska později než kukačka obecná, konkrétně 20. – 31. května (Балацкий & Николаев 1973). Stejně tak je tomu u kukačky Horsfieldovy (*Cuculus optatus*), která se specializuje na přísně tažné druhy s poměrně krátkým pobytem na hnízdišti. Čím delší je pak hnízdní sezóna u daného druhu hostitele, tím úspěšnější je parazitující kukačka (Bachurin & Kapitonova 2014). Časových údajů o kladení není mnoho, ale dochází k němu typicky až od června, s popisovaným příkladem nálezů vejce nejdříve 9. června (Mori et al. 2012). Hnízdní sezóna nejčastěji parazitovaného druhu, budníčka zlatohlavého (*Phylloscopus proregulus*), byla ve studijní oblasti od prvních 10 dní v červnu do konce července, zatímco u méně často parazitovaných hostitelů, budníčka temného (*Phylloscopus fuscatus*) a budníčka tlustozobého (*Phylloscopus schwarzi*) byla od půlky června do půlky července (Bachurin & Kapitonova 2014).

Kukačky obecné přilétají na studijní lokalitu na jižní Moravě již začátkem dubna o něco dříve než hlavní hostitelé, rákosníci obecní (*Acrocephalus scirpaceus*) a rákosníci velcí (*Acrocephalus arundinaceus*). Největší míra parazitace je potom právě na začátku hnízdní sezóny těchto hostitelů (Jelínek et al. 2014). S postupným nárůstem počtu hostitelských hnízd pak míra parazitace klesá. Kukačky totiž pravděpodobně nestíhají parazitovat všechna hnízda a/nebo řadu z nich prostě nedokážou najít (Jelínek et al. 2014). Menší nárůst míry parazitace nastává pak až na konci sezóny, kdy už většina rákosníků vyhníždila nebo krmí mláďata a pouze menší část zakládá náhradní snůšky (Jelínek et al. 2014). V průběhu hnízdní sezóny, a především k jejímu konci, také narůstá počet nesprávně synchronizovaných případů kladení. To je způsobeno nedostatkem vhodných hnízd ke kladení v době, kdy už většina rákosníků krmí nebo vyvádí mláďata (Honza et al. 2020). Specializace samic na určitý druh hostitele s sebou nese rozdíly v načasování přiletu napříč areálem a oblastmi s různými dominantními hostitelskými druhy (Møller et al. 2011) a tato závislost může mít u dálkového migranta a zároveň specializovaného parazita negativní dopad na hnízdní úspěšnost v případě změny přiletu hostitele v důsledku globální změny klimatu (Saino et al. 2009). U hostitele rehka zahradního na nejsevernějších hnízdištích ve finském Laponsku, kde kukačky parazitují až od začátku června v přesné korelaci se začátkem kladení rehka, pak přilétají zhruba ve stejnou dobu jako o stovky kilometrů jižněji. To ukazuje na synchronizaci s dobou hnízdění i jednoho a toho samého hostitele bez ohledu na zeměpisnou šířku (Jaryinen 1984).

4.5 Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae)

Hnízdní sezóna medozvěstky Wahlbergovy (*Prodotiscus regulus*) probíhá od října do března v oblasti jižní Afriky, zatímco na severu okolo rovníku může parazitovat zřejmě v průběhu celého roku a parazitující medozvěstky nejmenší (*Prodotiscus insignis*) byly také zaznamenány v průběhu celého roku (Short & Horne 1985). U řady druhů je uvedena synchronizace parazitací s hnízdní dobou hostitele (Short & Horne 1985).

4.6 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)

U rodu vdovka trvá hnízdní sezóna v Jihoafrické republice, tedy poměrně daleko od rovníku, zhruba tři měsíce: u tří druhů, a to atláska malého (*Vidua chalybeata*), atláska tmavého (*Vidua purpurascens*) a atláska proměnlivého (*Vidua funerea*), začínají parazitace v půlce ledna (Payne 1977). U atláska malého a atláska tmavého je pak uvedeno trvání hnízdní sezóny do konce března (Payne 1977). Trochu jiná situace je na hnízdištích blíže k rovníku, kde by hnízdní sezóna měla být často delší a variabilní v různých oblastech (Payne 1977). U přádelníka kukaččího (*Anomalospiza imberbis*) na území Zimbabwe bylo zjištěno hnízdění od prosince do března, tedy v době, která zde odpovídá hnízdní době jeho hostitelů, kterými jsou rody *Cisticola* a *Prinia* (Vernon 1964).

4.7 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae)

Vlhovec hnědohlavý parazituje v době hnízdění většiny druhů ptáků severního mírného pásu, tedy na jaře zhruba od poloviny května do července (Hann 1937, Sealy et al. 1995b). Tento druh vlhovce parazituje v Texasu intenzivně (72 %) zelenáčka černohlavého (*Vireo atricapilla*) nejvíce uprostřed hnízdní sezóny a o něco méně na jejím začátku a na konci. Procento parazitací u dříve hnízdících hostitelů na lokalitě je pak velmi malé: kardinál červený (*Cardinalis cardinalis*) 6 % a zelenáček bělooký (*Vireo griseus*) 30 % (Peer & Sealy 1999). Výrazně více hnízd lesnáčka oranžovotemenného (*Seiurus aurocapilla*) bylo parazitováno naopak na začátku hnízdní sezóny. To autoři vysvětlují tím, že později v sezóně již bylo přítomno více hnízd ostatních druhů, které mohl vlhovec parazitovat (Hann 1937). Hlavní vlna parazitací u l. oranžovotemenného byla zaznamenána od 20. května do prvních červnových dní. Dále už šlo do začátku července jen o jednotlivé a nahodilé parazitace (Hann 1937). U vlhovce modrolesklého je hnízdní doba variabilní podle různých oblastí jeho výskytu. Uvádí se souvislost s různými dominantními druhy hostitele napříč areálem (Downs & Hart 2020). V Argentině, tedy v těch nejjižnějších oblastech výskytu vlhovce modrolesklého, byly

zaznamenány parazitace tamního dominantního hostitele, drozdce běločelého (*Mimus saturninus*), během jeho hnízdní sezóny od října do ledna (Gloag et al. 2013). Vlhovec pastvinný klade v argentinské provincii Buenos Aires do hnízd hlavního hostitele vlhovce šedohnědého (*Agelaioides badius*) od začátku prosince do konce ledna (De Mársico & Reboreda 2008). Na jiné lokalitě v severní Argentině hnízdní sezóna tohoto hostitele sahá od začátku listopadu až do konce března, ale 61 % hnízdění připadá na listopad a prosinec (Di Giacomo & Reboreda 2015). V oblasti ale není vlhovec šedohnědý zcela dominantní hostitel a částečně ho zastupuje vlhovec chopi (*Gnorimopsar chopi*), který zde hnízdí od poloviny října do začátku ledna a většina hnízdění připadá na dobu od začátku listopadu do poloviny prosince. Vlhovci pastvinní parazitují vlhovce chopi po celou hnízdní dobu s vrcholem v listopadu (Di Giacomo & Reboreda 2015).

4.8 Načasování v rámci hnízdní sezóny – shrnutí

Tato kapitola ukazuje, že převážná většina hnízdních parazitů synchronizuje své hnízdní období s hnízdním obdobím hostitele nebo hostitelů. Na to však může hostitel reagovat posunem hnízdního období, kterým se parazitacím snaží vyhnout (Medina & Langmore 2016). Nejen specialisté, ale i generalisté jsou schopni se zaměřit na hnízdění jednoho preferovaného hostitele, jak bylo zjištěno například u generalistických vlhovců modrolesklých (Downs & Hart 2020). Další značný generalista z jiné strany fylogenetického stromu, kachnice černohlavá, zase v určitých částech areálu své kladení přizpůsobuje sezónním záplavám a s nimi spojenému hnízdnímu vrcholu mokřadních druhů ptáků, zatímco na opačné straně areálu parazituje ve zcela jinou roční dobu, protože tam hostitelé hnízdí standardně v období jižního jara (Weller 1968). Specialisté, jako je třeba kukačka obecná, se výběrem hnízdního období také mohou lišit. To je zřejmé například ze srovnání populací kukaček obecných, parazitujících různé druhy hostitelů v Evropě (Møller et al. 2011) nebo i stejný druh hostitele na větším území (Jaryinen 1984). U vlhovce hnědohlavého a kukačky obecné bylo také shodně zjištěno, že u dominantních hostitelů je míra parazitací mnohem vyšší na začátku hnízdní sezóny než později. Uvedená vysvětlení se od sebe liší zřejmě i díky tomu, že jde o generalistický a specializovaný druh parazita. Generalističtí vlhovci snižují míru parazitace dominantního hostitele v průběhu sezóny z důvodu většího počtu dostupných hnízd jiných hostitelských druhů (Hann 1937), zatímco kukačka parazituje menší procento hnízd stejného hostitele ve vrcholu hnízdní sezóny díky snížené vyhledávací schopnosti hnízd při jejich vyšší denzitě (Jelínek et al. 2014).

Okrajově se dají objevit i druhy parazitů, jejichž období kladení není ovlivněno pouze synchronizací s kladením nejvhodnějšího hostitele. Kukačka dlouhoocasá přilétá na hnízdiště podle toho, kdy nastane vhodné proudění vzduchu nad Tichým oceánem (Gill & Hauber 2012). Zcela jinou situací je pak parazitace kukačky pestré, která v části svého areálu neparazituje svého hlavního hostitele v ideálním období jeho hnízdění, protože je pravděpodobně vytlačena kompetičně silnější kukačkou černobílou (Gaston 1976, Gaston & Zacharias 2000).

5 Načasování v rámci hnízdního cyklu hostitele

Stejně jako vybrat nejvhodnější roční období k parazitaci, neméně důležitou podmínkou úspěšného rozmnožení parazita může být také zvolení podstatně konkrétnějšího časového úseku – ideální fáze hnízdění, ve které se nachází hostitelský pár. Jelikož parazitická vejce potřebují optimální dobu inkubace, aby se mohla vylíhnout, mohlo by se zdát, že čím dříve v rámci hnízdního pokusu je hnízdo parazitováno, tím větší je šance úspěšné reprodukce hnízdního parazita. Nicméně to samotné ještě nemusí být rovnítkem pro selekci kladení výlučně na začátku hnízdního pokusu. Zajímavou skupinou z tohoto hlediska mohou být zejména někteří generalisté. Dokáží se dobře synchronizovat s dobou kladení hostitelů při tak vysokém počtu parazitovaných druhů? Druhou hypotetickou výjimkou může být parazitický druh, jehož vejce vyžadují kratší dobu inkubace než vejce hostitele. V takovém případě by mohlo úspěšně docházet k parazitacím i v době po úplném dokončení kladení hostitelské snůšky nebo již během její inkubace. Pro získání těchto dat není potřeba permanentní dohled nad hnízdy hostitele, a proto jsou k dispozici u poměrně velkého počtu druhů parazitů.

5.1 Řád vrubozobí (Anseriformes), rod *Heteronetta*

Snášení je spíše náhodné a úspěch závisí na tom, do jaké míry se kachnici černoohlavé podaří synchronizovat své kladení s tím hostitelovým. Pak může naklásť i více vajec (až sedm) do jednoho hnízda (Weller 1968). Byly zaznamenány případy zastavení vejce kachnice do výstelky hnízda a následná inkubace pouze hostitelovy snůšky, zřejmě v důsledku příliš časně parazitace (Weller 1968).

5.2 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď *Neomorphinae*

Kukačka žíhaná parazituje během periody kladení hostitele, přímo je zmíněn i jeden jediný záznam parazitovaného hnízda mezi prvním a druhým nakladeným hostitelským vejcem (Morton & Farabaugh 2008). U kukačky paví byla na lokalitách v Peru také potvrzena

synchronizace s periodou kladení hostitele, kdy parazitace proběhly během hostitelova kladení a nebyl zaznamenán žádný případ předčasné parazitace (Sánchez-Martínez et al. 2017).

5.3 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini

Podle pozorování v Indii parazitovaly kukačky černobílé timálie pralesní (*Turdoides striata*) často (ale ne zpravidla) ve fázi kladení hostitele. Celkem 20 zjištěných parazitací proběhlo mezi prvním a čtvrtým dnem hostitelova kladení, deset mezi pátým a osmým dnem od nakladení prvního vejce a zbylých osm již poměrně pozdě v době inkubace (Gaston 1976). To je poměrně značný rozptyl, ale většina vajec stále připadá na tu nejvhodnější dobu v úplném začátku snášení. V Jihoafrické republice k parazitaci bulbula kapského nedošlo dříve než den před nakladením prvního hostitelského vejce. Ale během tohoto dne bylo zaznamenáno hned 11 z 50 celkově zjištěných parazitací, takže tento počet vajec byl snesen do prázdného hnízda hostitele. Kukačka chocholatá byla studována při parazitacích hnízd straky obecné během doby hostitelova snášení, ale přesto došlo poměrně často (71 %) k vyrušení sedící nebo dokonce inkubující straky na hnízdě (Soler et al. 2014). Na této studijní ploše v jižním Španělsku byla zjištěna synchronizace s periodou kladení hostitele během dvou let v 65,6 % a 67,2 % případů. Nesynchronizované události byly buď parazitace v době pozdější inkubace, nebo kladení do prázdného hnízda. V roce s vyšší mírou parazitace pak byl počet vajec nakladených do prázdného hnízda o něco častější než předchozí rok (Soler et al. 2015).

5.4 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini

Kukačka koel parazitovala v Bangladéši hnízda vrány domácí (*Corvus splendens*), ťuhýka královského (*Lanius schach*) a majny obecné (*Acridotheres tristis*) v průběhu kladení, konkrétně když bylo nakladeno v průměru třetí vejce u majny ($n = 40$), ve druhý den kladení u ťuhýka ($n = 14$) a čtvrtý den kladení u vrány ($n = 7$) (Begum et al. 2011). To potvrzuje i studie na vráně domácí v Pákistánu (Ali et al. 2007).

Zdá se, že kukačky z rodu *Chrysococcyx* kladou svá vejce v perfektní synchronizaci s hostitelem. To bylo potvrzeno u kukačky bronzové (Langmore et al. 2008), kukačky nádherné (Brooker et al. 1988) a kukačky lesklé (*Chrysococcyx caprius*) (Lawes & Kirkman 1996). Stejně tak se i u kukačky východoaustralské (*Cacomantis flabelliformis*) předpokládá, že parazituje zejména během periody kladení (Guppy et al. 2017).

V rodu *Cuculus* se u kukačky Horsfieldovy rovněž jen předpokládá, že klade na začátku fáze snášení hostitelů (Mori et al. 2012). Také jsou ale uváděny dva případy, kdy bylo podle

vývoje embrya a líhnutí mláďat parazitováno evidentně až po dokončení snůšky (Bachurin & Kapitonova 2014). Do hnízd rákosníka obecného na jižní Moravě snášela kukačka obecná ve všech případech v období kladení, polovina zaznamenaných parazitací připadla na den kladení druhého hostitelského vejce a žádná parazitace nebyla zaznamenána mimo první až čtvrtý den kladení (Moksnes et al. 2000). Vysoká míra synchronizace kukaček obecných je známa i u rákosníka velkého, a kromě dostatku času na vylíhnutí mláděte kukačky je vysvětlována také snahou zabránit vícenásobným parazitacím jednoho hnízda, protože na lokalitách s velmi vysokou mírou parazitace jsou kukačky synchronizované více (Moskát et al. 2006). Případy kladení do prázdného hnízda či kladení do opuštěných hnízd jsou také známé a byly zaznamenány i případy kladení do hnízd inkubovaných (Moskát & Honza 2002) nebo dokonce i do hnízda, ve kterém již byla krmena mláďata (Honza et al. 2020). Stále se však jedná o vzácný jev: na jižní Moravě bylo zjištěno snášení v nesprávnou dobu, tedy kdykoliv jindy než mezi kladením prvního vejce hostitele a třetím dnem inkubace, pouze ve 4,9 % případů z celé sady zjištěných parazitací (Honza et al. 2020).

5.5 Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae)

U čeledi Indicatoridae se mláďata hostitele zpravidla líhnou až po vylíhnutí mláděte medozvěstky. To je dáno především tím, že inkubace vajec medozvěstky trvá až o pět dní méně než vajec hostitele (Spottiswoode & Koorevaar 2012). Medozvěstka křiklavá parazituje hostitelská hnízda kdykoliv od začátku kladení hostitele až do období začátku inkubace (Spottiswoode & Koorevaar 2012). Ukázalo se také, že čím později v rámci snůšky medozvěstka parazituje, tím více hostitelských vajec rozbíjí naklováním. Může to být způsobeno tím, že v případě poškození hostitelských vajec v pozdější fázi hnízdění už tolik nehrozí opuštění snůšky (Spottiswoode & Colebrook-Robjent 2007). To by znamenalo, že pozdní parazitace může být u tohoto druhu hnízdního parazita v konečném důsledku i výhodnější než dřívější.

5.6 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)

V Senegalu samice atláska malého pozoruje amaranta malého (*Lagonosticta senegala*) již v době stavby hnízda, často ho i navštěvuje a všímá si pokroků ve stavbě (Morel 1959). Ačkoli není třeba, aby se mláďata parazita vylíhla jako první (protože se parazitické mládě nepotřebuje zbavovat mláďat hostitele), je synchronizace s hostitelem stále žádoucí, aby nebylo parazitické mládě příliš malé a v hnízdě mohlo dostatečně soupeřit o získání potravy od pěstounů s nevlastními sourozenci (Friedmann 1960).

5.7 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlhovcovití (Icteridae)

Stejně jako kukačka obecná, tak i vlhovci hnědohlaví sledují hostitele již při stavbě hnízda (Hann 1937). V oblasti Delta Marsh v Kanadě u lesňáčka žlutého (*Dendroica petechia*) bylo hned 126 z celkových 255 vajec (49 %) tohoto druhu vlhovce nakladeno ještě před prvním hostitelským vejcem (Sealy 1995a). U tohoto druhu hostitele byla prokázána o něco vyšší četnost vyhazování vlhovčích vajec v případě nakladení do prázdného hnízda (59 %) a naopak nižší v případech parazitace během fáze snášení hostitele (43,4 %). Celkem pak u zhruba 25 % sledovaných hnízd lesňácci zastavěli příliš brzy snesené parazitické vejce do kotlinky ještě před založením snůšky (Sealy 1995a). I u lesňáčka oranžovotemenného bylo v krajním případě vejce vlhovce nakladeno již tři dny před prvním vejcem hostitele nebo v opačném extrému tři dny po zahájení inkubace. K tomu byly zaznamenány ale i případy postupného nakladení dvou vajec vlhovce do prázdného hnízda během dvou dní, kdy lesňáček následně hnízdo neopustil a pokračoval v kladení a inkubaci (Hann 1937). Na lokalitě, kde se vlhovec hnědohlavý výskytem překrývá s rovněž generalistickým vlhovcem bronzovým, byla zjištěna synchronizace kladení s hostitelem 79 % u vlhovce hnědohlavého a 89 % u vlhovce bronzového. Synchronizací je u tohoto druhu míněna parazitace nejdříve první den kladení hostitele a nejpozději třetí den od začátku inkubace (Ellison et al. 2006). Třetí generalista vlhovec modrolesklý také parazituje zejména během periody kladení hostitele s malým množstvím chybně nakladených vajec (Mermoz & Reboreda 1994, Astié & Reboreda 2009). U hostitele vlhovce žlutohnědého (*Pseudoleistes virescens*) u Buenos Aires v Argentině šlo o správně načasovaných 21 z 28 případů kladení (Mermoz & Reboreda 1994), v oblasti Monte Desert v Argentině pak bylo u dominantního hostitele drozda žlutobřichého (*Turdus amaurochalinus*) nakladeno během prvních dvou dnů hostitelova kladení 84 z celkových 106 vajec, tedy 79,2 %. Nejvyšší počet 45 vajec byl nakladen druhý den hostitelova kladení (Astié & Reboreda 2009).

Odlišná situace je pak ale u specialisty vlhovce pastvinného, jehož parazitace je s kladením hostitele velice špatně synchronizovaná. Ve studii z Argentiny, kde byl dominantním hostitelem vlhovec šedohnědý, proběhlo 31 % parazitací před kladením hostitele, jen 50 % během kladení a 19 % během inkubace (De Mársico & Reboreda 2008). Doba před kladením se pohybovala od jednoho až po 17 dní. Také bylo zjištěno, že výrazně častěji dochází k parazitacím před začátkem kladení právě u nejčastějšího hostitele vlhovce šedohnědého, konkrétně ve 48 % případů, zatímco u jiných hostitelů šlo jen o 1–8 % zaznamenaných případů (De Mársico & Reboreda 2008). Prodloužení doby od dostavění hnízda po začátek snášení je

nejpravděpodobnějším vysvětlením, proč jsou v. pastvinní u tohoto hostitele tak málo úspěšní. Toto chování se tedy mohlo v průběhu evoluce hostitele vyvinout právě jako reakce na vysokou míru parazitace (De Mársico & Reboreda 2008).

5.8 Načasování v rámci hnízdniho cyklu hostitele – shrnutí

Podle očekávání se prakticky všechny druhy obligátních ptačích parazitů snaží synchronizovat své snášení se svými hostiteli. Některým druhům se to daří velice dobře, např. kukačkám obecným (Moskát et al. 2006, Honza et al. 2020), a jiným druhům o něco hůře, např. kukačkám chocholatým (Soler et al. 2015) nebo vlhovci pastvinnému (De Mársico & Reboreda 2008). Některé druhy by však mohly být úspěšnější i v případě o něco pozdější parazitace. Například medozvěstka křiklavá, která při tom využívá příležitosti zničit hostitelská vejce (Spottiswoode & Colebrook-Robjent 2007). Medozvěstky mají navíc výrazně kratší inkubační dobu než jejich hostitelé, a proto pozdější parazitace neohroží včasné vylíhnutí mláďete (Spottiswoode & Koorevaar 2012). Dobře dokáží synchronizovat své snášení i někteří generalističtí hnízdni parazité, jako je kachnice černohlavá (Weller 1968) nebo vlhovec modrolesklý (De Mársico & Reboreda 2008). Naopak špatná synchronizace byla pozorována u specializovaného vlhovce pastvinného. Ten, na rozdíl od ostatních příbuzných druhů, naklade až 50 % vajec do hnízda vlhovce šedohnědého v nevhodnou dobu, zejména před nakladením prvního vejce, což často způsobí, že hostitel hnízdo opustí ještě před snášením (De Mársico & Reboreda 2008). Jedna z možných hypotéz zní, že velice specializovaný parazit nemá dobrou synchronizaci kladení s hostitelem, protože parazitické samice mají menší výběr vhodných hnízd, se kterými se mohou synchronizovat. Proto pak často dochází i k parazitacím hnízd, která nemají vhodné načasování. Rovněž horší schopnost synchronizace snášení s tímto hostitelem u generalisty vlhovce modrolesklého (i když ne tak špatná jako u vlhovce pastvinného) může ukazovat na následek velké variability v délce periody od dostavení hnízda po nakladení prvního vejce u hostitele. To může být dokonce adaptací hostitele na hnízdni parazitismus (De Mársico & Reboreda 2008).

6 Načasování v rámci dne

Obecně platí, že většina ptačích druhů klade brzy ráno (Skutch 1952, McMaster et al. 2004). To, v jakou denní dobu bude klást svá vejce parazit, může být ovlivněno několika faktory. Možná je například adaptace na co nejméně nápadné provedení parazitace. Bylo totiž experimentálně zjištěno, že pokud hostitel spatřil vycpaného parazita v době vložení umělého

mimetického vejce, toto vejce bylo častěji hostitelem odmítnuto než vejce vložená bez prezentace vycpané atrapy parazita (Bártol et al. 2002). Je ovšem také možné, že denní doba kladení je jen pozůstatek po neparazitujícím předkovi nebo celé větvi předků. Tato hypotéza by se možná dala otestovat, pokud bychom porovnali denní dobu kladení s nejbližšími příbuznými druhy parazita.

Proti načasování v rámci sezóny je velkou nevýhodou pro práci s tímto typem dat jeho velmi obtížná zjistitelnost. Pro alespoň přibližný časový údaj je potřeba získat údaje minimálně častějšími kontrolami hnízda hostitele v rámci jednoho dne, kde je třeba počítat vždy s určitou mírou nepřesnosti. Ideální způsob získání dat je v tomto případě přímé pozorování parazitace nebo sledování pomocí záznamových technologií (videokamery, fotopasti). To jsou bohužel poměrně náročné terénní metody, což se také odráží na tom, že informace o denní době snášení vajec chybí u většiny hnízdních parazitů.

6.1 Řád vrubozobí (Anseriformes), rod *Heteronetta*

Jen velmi málo informací existuje o samotném kladení kachnice černohlavé. Na základě chování párů kachnic během pozdního rána a odpoledne se předpokládá, že kladou brzy ráno, stejně jako ostatní vrubozobí (Weller 1968). Přímé pozorování parazitace není, jen na několika mokřadech v Argentině se podařilo pozorovat, jak samice kachnice černohlavé v doprovodu samce zcela evidentně prochází porosty vodních rostlin a pátrá po hnízdech hostitelů. Bylo to během dne, ale konkrétní čas není uveden (Lyon & Eadie 2013). I takováto informace ovšem může vyvrátit původní hypotézu, že kachnice parazituje hnízda v noci (Weller 1968).

6.2 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď *Neomorphinae*

U kukačky žíhané je uváděna parazitace hnízd střízlíka rezavobílého (*Thryophilus rufalbus*) během prvních pěti hodin od východu slunce (Mark 2013). Ekologie zbylých dvou druhů z rodu *Dromococcyx* je velmi málo prostudovaná a údaje o denní době snášení chybí. Tyto kukačky jsou považovány za jedny z nejméně prozkoumaných hnízdních parazitů vůbec (Reboreda et al. 2019).

6.3 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď *Cuculinae*, tribus *Phaenicophaeini*

Parazitace kukačky chocholaté v jihoevropských hnízdech straky obecné byly zaznamenány od 7:20 až do 16:00 s viditelně větší četností parazitací v ranních, dopoledních hodinách a okolo poledne (Soler et al. 2014). U kukačky černobílé je uváděno přímé pozorování parazitace tímálie pralesní na lokalitě u Nového Dillí v 7:30 ráno (Gaston 1976). V Jihoafrické republice

tyto kukačky navštěvovaly hnízda bulbula kapského obvykle v odpoledních hodinách, kdy byl hostitel pryč, ovšem hnízda neparazitovaly. Většina vajec pak byla snesena mezi sedmou a devátou hodinou ráno, i když několik dalších vajec bylo nakladeno i v pozdějších hodinách a má se za to, že tyto události nastaly až po neúspěšných pokusech o parazitaci během rána (Liversidge 1969).

6.4 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeled' Cuculinae, tribus Cuculini

U kukačky *Eudynamys orientalis* je uváděno jen přímé pozorování fatálního mobbingu v blízkosti hnízda zoborožika malého (*Philemon citreogularis*) v 8:20 ráno. Pitva kadaveru kukačky ovšem ukázala, že v tomto případě šlo pouze o návštěvu hnízda bez úmyslu hnízdo parazitovat (Jackson & Kye 2010). Podobně byly také pozorovány kukačky dlouhoocasé, predující hnízda novozélandského pokřovníka zeleného (*Acanthisitta chloris*), a to především okolo poledne, ale jednou i v 16:40 odpoledne (Moran et al. 2019). U kukaček z rodu *Chrysococcyx* je popisováno ranní kladení. Konkrétně v případě kukačky bronzové a kukačky nádherné mezi 7:55 a 9:00 u první z nich ($n = 4$) a v 6:50 u druhé (Brooker et al. 1988). Kukačka trpasličí parazituje spíše v pozdějších ranních hodinách a dopoledne (Gloag et al. 2014).

U kukačky červenoprské jsou jako u jediné afrotropické kukačky tohoto rodu dostupné informace o denní době snášení. Vejce klade ráno (Symons 1978, cit. dle Honzy et al. 2005, Kuiper & Cherry 2002). O kukačce obecné je naopak již od první poloviny 20. století známo, že klade svá vejce především v odpoledních až večerních hodinách (Chance 1940). Čas snášení kukačky obecné je v publikacích obvykle charakterizován jako „pozdně odpolední“ (Payne 1982). Do hnízd rákosníků obecných na jižní Moravě kukačka kladla v časovém rozmezí 14:39 až 20:00 s mediánem v 18:09 ($n = 14$) a návštěvy hnízd bez parazitace (včetně predace vajec) proběhly mezi 11:37 a 19:12 s mediánem v 16:02 (Moksnes et al. 2000).

Vysvětlením odpoledního snášení vajec může být, že jde o adaptaci vedoucí k významnému snížení četnosti načapání kukačky hostitelem na hnízdě. To totiž může vést k rizikům, která jsem již zmínil v kapitole 3, tedy k odmítnutí parazitického vejce, opuštění snůšky nebo útokům ze strany hostitelů. Tato hypotéza byla také podpořena výsledky studie, při které bylo zjištěno častější vyhozování vajec v případě parazitace v ranních hodinách a minimální (nezjištěné) vyhazování po parazitaci v hodinách večerních (Davies & Brooke 1988). Tato studie ovšem testovala jen poměrně malý vzorek hnízd. Na jižní Moravě se pak ukázalo, že hnízda jsou během doby snášení v odpoledních hodinách (od 14:00) méně navštěvována hostitelským párem než do 14:00 (Moksnes et al. 2000), a kukačka by tak mohla

využívat této doby proto, že jsou hostitelé dále od hnízda. I zde však byl vzorek poměrně dost malý a bylo by třeba další detailnější studie pro označení tohoto zjištění za důkaz večerního kladení u kukačky.

Alternativní vysvětlení ještě může být, že pozdní kladení kukačky obecné vůbec nesouvisí s parazitismem, protože toto načasování sdílí s příbuznými druhy, které nepatří mezi hnízdní parazity. Kladení neparazitických kukaček z rodu *Crotophaga* opravdu působí na první pohled nadějně. Americká kukačka rýhozobá (*Crotophaga sulcirostris*) klade vejce každý druhý den, stejně jako kukačka obecná, a nejčastěji okolo poledne (Vehrencamp 1978). Kladení příbuzného, rovněž amerického druhu kukačky ani (*Crotophaga ani*) je udáváno také okolo poledne (Skutch 1966). Jediným a velmi podstatným protiargumentem je ovšem to, že se oba rody nachází na úplně opačných stranách taxonomického stromu a rod *Crotophaga* náleží do evolučně separované skupiny Crotophaginae (Sorenson & Payne 2005) s nejbližšími příbuznými parazity z rodů *Tapera* a *Dromococcyx* (znázorněno na obr. 1), kde minimálně kukačka žíhaná klade ráno nebo nanejvýš dopoledne (Mark 2013). I mnohem blíže příbuzné kukačky z rodu *Chrysococcyx* (Sorenson & Payne 2005) kladou ráno (Brooker et al.), a vlastně i ještě více příbuzná africká kukačka ze stejného rodu, kukačka červenoprsá, snáší vejce brzy ráno (Symons 1978, cit. dle Honzy et al. 2005, Kuiper & Cherry 2002).

6.5 Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae)

Údaje o denní době snášení v této skupině bohužel nebyly nalezeny v žádné z publikací, ačkoliv u medozvěstky křiklavé přímá pozorování parazitace existují (Parker 2019). Tři nepublikovaná pozorování naznačují dobu parazitace okolo poledne a v brzkém odpoledni: u medozvěstky křiklavé někdy mezi 11:00 – 12:00 a u medozvěstky menší ve 13:40 a v 15:16 (Luke McClean, pers. comm.).

6.6 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)

Atlásek malý navštěvoval hnízda amaranta malého v Senegalů za největšího horka po poledni, mezi 12:00 – 15:00, a vejce kladl v jednom zjištěném případě zhruba ve 14:00 (Morel 1959). Přádělník kukaččí pak klade vejce podle získaných nepublikovaných pozorování parazitací zpravidla okolo osmé hodiny ranní (Stephanie McClelland, pers. comm.).

6.7 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlohovcovití (Icteridae)

Vlhovec hnědohlavý klade ve velmi omezeném časovém úseku brzy ráno před východem slunce (Hann 1937, Hann 1941, Chance & Hann 1942, Neudorf & Sealy 1994, Tewksbury et al.

2002, Ellison & Sealy 2007). Konkrétní časové údaje v oblastech Spojených států jsou 17–27 minut před východem slunce (Chance & Hann 1942) a parazitace v době 25–44 minut před východem slunce byly zjištěny u Delta Marsh v Kanadě v hnízdech deseti nejčastějších hostitelů (Neudorf & Sealy 1994). V jižním Texasu, kde se jeho areál překrývá s vlhovcem bronzovým, parazitoval vlhovec hnědohlavý také v průměru 17,6 minuty před východem slunce, zatímco vlhovec bronzový kladl jen 13,3 minuty před východem slunce (Ellison & Sealy 2007). Tyto průměrné hodnoty byly vypočítány z celkem 21 zaznamenaných parazitací vlhovce hnědohlavého a 41 parazitací vlhovce bronzového. Na jiné lokalitě v jižním Texasu se podařilo pozorovat parazitace vlhovce bronzového u kardinála červeného v průměru 18.2 minut před východem (Peer & Sealy 1999). U vlhovce modrolesklého se ve starší publikaci uvádí, že klade vejce od rána až do poledne (Hoy & Ottow 1964), nicméně velmi reprezentativní vzorek celkem 257 pozorovaných parazitací hnízd drozdce běločelého ukázal, že naprostá většina z nich (92 %) proběhla před východem slunce (v průměru 14 minut před východem slunce) (Gloag et al. 2013).

Předpokládá se, že takto úzce ohraničená denní doba snášení je adaptací k úspěšné parazitaci ještě před tím, než ráno zasedne na hnízdo a začne snášet samotný hostitel (Neudorf & Sealy 1994) a není bez zajímavosti, že někteří hostitelé si proti tomuto snadno predikovatelnému způsobu parazitace vyvinuli protiadaptaci. Uvádí se například, že až 90 % drozdů stěhovavých (*Turdus migratorius*) nocuje na hnízdě, zřejmě v souvislosti s obranou proti parazitaci (Neudorf & Sealy 1994). Alternativně by se dalo opět uvažovat o souvislosti s příbuznými neparazitami ze stejné čeledi. Ti ale kladou vejce v naprosté většině až po východu slunce a u žádného není popisována převažující doba kladení před jeho východem (Scott 1991).

Odlišná situace je u více specialistických druhů vlhovců, jako je vlhovec velký, u kterého je uváděno, že neklade dříve než chvíli po východu slunce (Scott 1991). Nejčasnější pozorování parazitace je z Panamy z hnízda vlhovce kaštanovohlavého (*Psarocolius wagleri*) v 7:40 ráno. Navíc většina pozorovaných návštěv hnízd tímto druhem vlhovce proběhla okolo poledne navzdory tomu, že hnízda pozorovatelé sledovali především ráno (Chapman 1928). Také u druhého specializovaného druhu, vlhovce pastvinného, je uvedena doba parazitace v ranních a dopoledních hodinách, zhruba do poledne (Hoy & Ottow 1964).

6.8 Načasování v rámci dne – shrnutí

Ze 13 druhů, u kterých se podařilo zjistit reprezentativní soubor dat o denní době kladení, jich 12 parazituje převážně v ranních a dopoledních hodinách. Proti tomu jednoznačně převažující

doba kladení po poledni byla zjištěna pouze v jednom případě. Šlo o kukačku obecnou, která má jako vůbec jediný známý parazit převažující dobu kladení v pozdně odpoledních až večerních hodinách (Davies 2000, pers. obs.). Jako nejpravděpodobnější vysvětlení se mi jeví adaptace proti vyhazování parazitických vajec hostiteli (Moksnes et al. 2000). Nejdále pak zašel pokus s několika experimentálními vejci, který ukázal, že je hostitelé často vyhazují v případě, když kukačka parazitovala v ranních hodinách, zatímco při odpolední parazitaci žádné nevyhodili (Davies & Brooke 1988). Druhou skupinou parazitů se speciálně vyvinutým načasováním kladení jsou někteří parazitičtí vlhovci, a to konkrétně všechny tři generalistické druhy (Hann 1937, Ellison & Sealy 2007, Gloag et al. 2013, Lowther 2018). Ti parazitují v drtivé většině případů několik minut před východem slunce a předpokládá se, že jde o adaptaci k vyhnutí se prozrazení a úspěšné parazitaci ještě před tím, než ráno zasedne na hnízdo a začne snášet samotný hostitel (Neudorf & Sealy 1994).

7 Rychlost kladení

Neparazitickým druhům ptáků trvá kladení řádově minuty až desítky minut (Skutch 1952, Sealy et al. 1995). Parazitě si oproti nim takto dlouhou přítomnost na hnízdě nemohou dovolit, protože jednak riskují své prozrazení a tím významně zvyšují riziko odmítnutí svého vejce hostitelem (Bártol et al. 2002), a navíc riskují svůj vlastní život kvůli agresivním útokům hostitele (Šulc et al. 2020). Proto se u nich očekává schopnost klást vejce velmi rychle. Jaká je ale variabilita rychlosti kladení mezi jednotlivými parazitickými druhy a skupinami? Lze takové rozdíly přisuzovat rozdílnému evolučnímu tlaku hostitele na parazita? Liší se například rychlost parazitace podle agresivity hostitele? Ze všech čtyř kategorií načasování jde o nejobtížněji zjištělný údaj, k němuž je již bezpodmínečně nutný kamerový záznam z hnízda nebo přímé pozorování. Proto zde již údaje u velké části parazitů chybí.

7.1 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Phaenicophaeini

U kukačky chocholaté je doba kladení velmi variabilní, konkrétně byla v hnízdech straky obecné zaznamenána délka v rozmezí 1–41,5 vteřin, ovšem přesně ve dvou třetinách případů ($n = 14$) strávila na hnízdě méně než čtyři vteřiny (Soler et al. 2014). Dále bylo také zjištěno, že délka doby kladení nezávisí na přítomnosti a míře útoků hostitelů u hnízda (Soler et al. 2014). Kukačka černobílá byla pozorována v jednom případě asi 15 cm nad hnízdem hostitele timálie pralesní, kde strávila méně než pět vteřin. Poté bylo nalezeno v hnízdě její vejce a jedno vejce hostitele bylo čerstvě prasklé od dopadu kukaččího vejce (Gaston 1976).

7.2 Řád kukačky (Cuculiformes), podčeleď Cuculinae, tribus Cuculini

U kukaček z rodu *Chrysococcyx* bylo pozorováno kladení v několika případech a velmi rychlé bylo zejména u kukačky bronzové, kde čtyři pozorované události trvaly méně než šest vteřin (Brooker et al. 1988). Kukačka nádherná byla pozorována jen jednou při parazitaci trvající 18 vteřin (Brooker et al. 1988) a kukačka trpasličí kladla v průměru 13 vteřin, kdy celkové rozmezí natočených kladení bylo mezi 10–15 vteřinami (Gloag et al. 2014).

U kukačky obecné je zajímavé srovnání zjištěné rychlosti kladení u dvou různých a velikostně odlišných hostitelů na jižní Moravě. U většího rákosníka velkého kladla v průměru 15,8 vteřiny ($n = 59$), když na hnízdě nebyla atakována hostiteli, a pouze 7,7 vteřiny ($n = 91$), když docházelo k aktivnímu mobbingu (Jelínek et al. 2021). V případě rákosníka obecného byla celková doba kladení v průměru 41,2 vteřin. Když byl na videokameře zaznamenán útok hostitele ($n = 10$), kukačce trvalo kladení v průměru 36,9 vteřiny. Když na hnízdo přilétla kukačka nepozorována ($n = 4$), kladla v průměru 52 vteřin (Moksnes et al. 2000). To je poměrně zajímavý rozdíl u dvou různých hostitelů ve stejném regionu, který pravděpodobně souvisí s rozdílnou mírou jejich agresivity.

7.3 Řád šplhavci (Piciformes), čeleď medozvěstkovití (Indicatoridae)

V Zimbabwe byla u vousáka obojkového (*Lybius torquatus*) zaznamenaná jedna parazitace medozvěstkou šupinkatou (*Indicator variegatus*), která trvala méně než tři vteřiny (Newby-Varty 1946).

7.4 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vdovkovití (Viduidae)

U pozorované parazitace na hnízdě amaranta malého v Senegalu strávil atlásek malý parazitací na hnízdě tři minuty, přičemž tento časový údaj odpovídá celkové době strávené v dutině hostitelského druhu a samotné kladení vejce není rozlišeno (Morel 1959). Pokud se opravdu jedná o obvyklou dobu kladení, mohl by to být následek méně agresivního chování hostitelských druhů (Friedmann 1960), díky kterému si tyto druhy parazitů v evoluci zachovaly původní délku kladení (shodnou s jejich hostiteli).

7.5 Řád pěvci (Passeriformes), čeleď vlohovcovití (Icteridae)

Vlhovec hnědohlavý kladl své vejce do hnízda hostitele lesňáčka oranžovotemenného 30–40 vteřin a během této doby byl hostitelem atakován. Přibližně minutu mu trvala parazitace v dalším případě, kdy parazitoval hnízdo stejného hostitele bez vyrušení (Hann 1937).

Sumarizovaná rychlost kladení tohoto druhu na více lokalitách a u více hostitelů byla v průměru 41 vteřin a konkrétní rozmezí 3,5–119 vteřin (Scott 1991, Sealy et al. 1995b). Vlhovec bronzový pak na dřívě zmiňovaném hnízdě kardinála červeného v Texasu strávil pouze 5–10 vteřin (Peer & Sealy 1999). Vlhovec modrolesklý klade vejce také velmi rychle. V Argentině parazitoval vlhovce běločelého dokonce v průměru jen za 6,3 vteřiny (2,1–16,2 vteřiny) a navíc se také uvádí, že v případě útoků hostitele je kladení rychlejší (Gloag et al. 2013).

7.6 Rychlost kladení – shrnutí

Údaje o rychlosti kladení jsou podle očekávání chudší oproti zbylým třem aspektům načasování snášení vajec. V případě řádu vrubozobých s kachnicí černohlavou a kukaček z podčeledi Neomorphinae se bohužel nepodařilo získat žádné publikované údaje, a tak tyto skupiny v seznamu chybí. Práce na kukačce chocholaté ukazují, že délka snášení nemusí vždy souviset s agresivním chováním hostitele, protože se nijak neliší v souvislosti s přítomností hostitele u parazitace (Soler et al. 2014). Naopak při srovnání dvou podobných druhů vlhovců, vlhovce hnědohlavého a modrolesklého, je zřejmý značný rozdíl v rychlosti, kdy tropický vlhovec modrolesklý klade vejce mnohem rychleji než jeho severoamerický příbuzný (Scott 1991, Sealy et al. 1995b, Gloag et al. 2013). To se dá vysvětlit nejlépe tím, že vlhovec hnědohlavý parazituje menší a méně agresivní hostitele (Lowther 2018). Stejně tak u kukačky obecné lze uvažovat o rychlejším kladení v případě většího hostitele, což podporuje srovnání výsledků výzkumů na dvou druzích rákosníků ve stejné oblasti Česka (Moksnes et al. 2000, Jelínek et al. 2021). Zároveň jak u vlhovce, tak u kukačky je kladení prokazatelně rychlejší pod tlakem útoků hostitele (Gloag et al. 2013, Jelínek et al. 2021).

8 Závěr

Načasování snášení vajec, příletu na hnízdiště a rychlost naklazení vejce jistě patří mezi zásadní adaptace hnízdních parazitů a představují jeden z hlavních klíčů k úspěšnosti obligátního hnízdního parazitismu jako životní strategie. Srovnáním celkem 30 lépe známých hnízdních parazitů ze všech sedmi skupin a z různých koutů světa se podařilo získat řadu zajímavých informací a vyvodit z nich zajímavé (ko)evoluční souvislosti. Například hnízdní parazit, jako je kukačka nádherná, se může snažit synchronizovat svůj pobyt na hnízdišti se svým hlavním hostitelem, který ale na takový tlak odpovídá neustálým posouváním svého hnízdního období dopředu, až nakonec hnízdí na konci období jižní zimy za nepříznivých teplot (Medina & Langmore 2016). Dva druhy kukaček mohou o svého hostitele dokonce bojovat

v mezidruhové kompetici, která končí změnou období hnízdění toho slabšího druhu (Gaston & Zacharias 2000). Specialista vlhovec pastvinný nedokáže ve velké části případů správně synchronizovat své kladení s jediným hostitelem, kterého na velké části svého areálu parazituje, zatímco jemu blízce příbuzný druh generalista to zvládá bez větších obtíží, zřejmě protože má na výběr i z celé řady alternativních hostitelů (De Mársico & Reboresda 2008). Kukačka obecná se perfektně synchronizuje s kladením hostitele na lokalitách s vysokou mírou parazitací, aby se mimo jiné co nejlépe vyvarovala rizika vícenásobné parazitace (Moskát et al. 2006). Některé druhy kladou vejce v různou dobu během téměř celého dne, jako například kukačka chocholátá (Soler et al. 2014). Vlhovci se naopak zaměřili na krátkou chvíli za ranního šera, než se jejich hostitel vydá na hnízdo snášet, a jsou úspěšní tam, kde se hostitelé zatím stále nerozhodli nocovat na hnízdě až do rána (Neudorf & Sealy 1994). Na protější straně severní polokoule zase kukačka obecná začala snášet vejce naopak k večeru a nikdo prozatím jednoznačně neprokázal, jaký má k tomu důvod (Davies & Brooke 1988). Velikost a agresivita hostitele mohou být zásadním faktorem ovlivňujícím rychlosti snášení vajec u hnízdních parazitů (Moksnes et al. 2000, Lowther 2018, Jelínek et al. 2021) a i jeho samotná přítomnost v blízkosti parazita dokáže proces kladení znatelně urychlit (Moksnes et al. 2000, Jelínek et al. 2021).

Druh	Synchronizace hnízdni sezony	Synchronizace kladení	Denní doba kladení	Rychlost kladení
kukačka chocholátá (<i>Clamator glandarius</i>)	ano	málo	dopoledne	ø 4,6 s
kukačka černobílá (<i>Clamator jacobinus</i>)	ano	středně	ráno	<5 s
kukačka koel (<i>Eudynamys scolopaceus</i>)	ano	–	–	–
kukačka bronzová (<i>Chrysococcyx basalis</i>)	–	–	ráno	<6 s
kukačka nádherná (<i>Chrysococcyx lucidus</i>)	ne	–	ráno	18 s
kukačka trpasličí (<i>Chrysococcyx minutillus</i>)	ano	–	dopoledne	ø 13 s
kukačka červenoprsá (<i>Cuculus solitarius</i>)	ano	–	ráno	–
kukačka obecná (<i>Cuculus canorus</i>)	ano	hodně	odpoledne	ø 7,7 s
vlhovec hnědohlavý (<i>Molothrus ater</i>)	ano	středně	za úsvitu	ø 41 s
vlhovec bronzový (<i>Molothrus aeneus</i>)	–	hodně	za úsvitu	5–10 s
vlhovec modrolesklý (<i>Molothrus bonariensis</i>)	ano	středně	za úsvitu	ø 6,3 s
vlhovec pastviný (<i>Molothrus rufoaxillaris</i>)	ano	málo	dopoledne	–

Tab. 1: Srovnání vybraných, lépe prostudovaných hnízdni parazitů z čeledi kukačkovití a vlhovcovití. Citace k jednotlivým informacím jsou k nalezení v kapitolách 4–7. Pomlčka znamená, že u druhu nebyla data nalezena.

8.1 Návaznost na diplomovou práci

Kukačka obecná je možná jediný hnízdni parazit, který snáší vejce téměř výlučně odpoledne a večer (Chance 1940). V České republice probíhá již řadu let výzkum na soustavě rybníků u Hodonína a Mutěnic, kde jsem dostal příležitost podílet se na sběru dat prostřednictvím kontinuálního kamerového záznamu parazitovaných hnízd rákosníka velkého. Z těchto dat se dá poměrně snadno analyzovat nejen v jakou denní dobu místní kukačky parazitují, ale také veškerá aktivita hostitelů na hníždě. Mým plánem na diplomový projekt je dobírat v terénu potřebná data a podrobně zanalyzovat pořízené videozáznamy. Nakonec bych se chtěl zaměřit na hledání nejrůznějších faktorů (např. již zmíněnou aktivitu hostitelů na hníždě nebo vyhazování parazitických vajec), které mohly v evoluci ovlivnit denní dobu kladení tohoto hnízdniho parazita.

9 Seznam použité literatury

- Abou Chakra, M., Hilbe, C., & Traulsen, A. (2014).** Plastic behaviors in hosts promote the emergence of retaliatory parasites. *Scientific reports*, 4(1), 1–7.
- Aidala, Z., Chong, N., Anderson, M. G., Ortiz-Catedral, L., Jamieson, I. G., Briskie, J. V., Cassey, P., Gill, B. J., & Hauber, M. E. (2013).** Phylogenetic relationships of the genus *Mohoua*, endemic hosts of New Zealand's obligate brood parasitic Long-tailed Cuckoo (*Eudynamys taitensis*). *Journal of Ornithology*, 154(4), 1127–1133.
- Alderson, G. W., Gibbs, H. L., & Sealy, S. G. (1999).** Determining the reproductive behaviour of individual brown-headed cowbirds using microsatellite DNA markers. *Animal Behaviour*, 58(4), 895–905.
- Ali, H., Hasan, S. A., Rana, S. A., Beg, M. A., & Mahmood ul Hassan, M. (2007).** Brood parasitism of asian Koel (*Eudynamys scolopacea*) on the house crow (*Corvus splendens*) in Pothwar region of Pakistan. *Pak. J. Agri. Sci*, 44(4), 627–634.
- Altmann, S. A. (1956).** Avian mobbing behavior and predator recognition. *The Condor*, 58(4), 241–253.
- Astíe, A. A., & Reboreda, J. C. (2009).** Shiny Cowbird parasitism of a low quality host: effect of host traits on a parasite's reproductive success. *Journal of Field Ornithology*, 80(3), 224–233.
- Bachurin, G. N., & Kapitonova, L. V. (2014).** cuckoo *Cuculus (saturatus)* opatus and its host species on Sakhalin Island, Russia/Far East. *J. Orn.* 4: 42–56.
- Bártol, I., Karcza, Z., Moskát, C., Røskaft, E., & Kisbenedek, T. (2002).** Responses of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to experimental brood parasitism: the effects of a cuckoo *Cuculus canorus* dummy and egg mimicry. *Journal of Avian Biology*, 33(4), 420–425.
- Begum, S., Moksnes, A., Røskaft, E., & Stokke, B. G. (2011).** Factors influencing host nest use by the brood parasitic Asian Koel (*Eudynamys scolopacea*). *Journal of Ornithology*, 152(3), 793–800.
- Birkhead, T. R., Hemmings, N., Spottiswoode, C. N., Mikulica, O., Moskát, C., Bán, M., & Schulze-Hagen, K. (2011).** Internal incubation and early hatching in brood parasitic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1708), 1019–1024.
- Brooker, M. G., Brooker, L. C., & Rowley, I. (1988).** Egg deposition by the bronze-cuckoos *Chrysococcyx basalis* and *Ch. lucidus*. *Emu-Austral Ornithology*, 88(2), 107–109.
- Cabrera, M. B., Montalti, D., & Segura, L. N. (2017).** Breeding phenology and new host list of the black-headed duck (*Heteronetta atricapilla*) in Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, 129(2), 311–316.
- Clancey, P. A. (1973).** Miscellaneous taxonomic notes on African birds XXXVII. *Durban Museum Novitates*, 10(1), 1–22.
- Cramp, S., & Simmons, K. E. L. (1985).** The Birds of the Western Palearctic. Vol. 4. Terns to Woodpeckers. Oxford Univ. Press: 1–960.
- Crouther, M. M. (1985).** Some breeding records of the common Koel *Eudynamys scolopacea*. *Australian Bird Watcher*, 11(2), 49–56.
- Davies, N. B., & Brooke, M. D. L. (1988).** Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal behaviour*, 36(1), 262–284.
- Davies, N. B. (2000).** Cuckoos, cowbirds and other cheats T & AD Poyser. London, UK.
- De Mársico, M. C., & Reboreda, J. C. (2008).** Egg-laying behavior in screaming cowbirds: why does a specialist brood parasite waste so many eggs. *The Condor*, 110(1), 143–153.

- Di Giacomo, A. G., & Rebores, J. C. (2015).** Reproductive success of the specialist brood parasite Screaming Cowbird in an alternative host, the Chopi Blackbird. *The Auk: Ornithological Advances*, 132(1), 16–24.
- Downs, C. T., & Hart, L. A. (Eds.). (2020).** *Invasive birds: Global trends and impacts*. CABI.
- Ellison, K., Sealy, S. G., & Gibbs, H. L. (2006).** Genetic elucidation of host use by individual sympatric bronzed cowbirds (*Molothrus aeneus*) and brown-headed cowbirds (*M. ater*). *Canadian Journal of Zoology*, 84(9), 1269–1280.
- Ellison, K., & Sealy, S. G. (2007).** Small hosts infrequently disrupt laying by Brown-headed Cowbirds and Bronzed Cowbirds. *Journal of Field Ornithology*, 78(4), 379–389.
- Feeney, W. E. (2017).** Evidence of adaptations and counter-adaptations before the parasite lays its egg: the frontline of the arms race. In *Avian brood parasitism* (pp. 307–324). Springer, Cham.
- Friedmann, H. (1960).** The parasitic weaverbirds. *Bulletin of the United States National Museum*.
- Gaston, A. J. (1976).** Brood parasitism by the pied crested cuckoo *Clamator jacobinus*. *The Journal of Animal Ecology*, 331–348.
- Gaston, A. J., & Zacharias, V. J. (2000).** Hosts of the common Hawk cuckoo *Hierococcyx varius* in India. *Forktail*, 182–182.
- Gill, B. J., & Hauber, M. E. (2012).** Piecing together the epic transoceanic migration of the Long-tailed Cuckoo (*Eudynamys taitensis*): An analysis of museum and sighting records. *Emu-Austral Ornithology*, 112(4), 326–332.
- Gill, B. J., Zhu, A., & Patel, S. (2018).** Post-mortem examinations of New Zealand birds. 2. Long-tailed cuckoos (*Eudynamys taitensis*, Aves: Cuculinae). *New Zealand Journal of Zoology*, 45(4), 371–386.
- Gill F., Donsker D., & Rasmussen P. (Eds.). (2021).** IOC World Bird List (v11.2).
- Gloag, R., Fiorini, V. D., Rebores, J. C., & Kacelnik, A. (2013).** The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. *Animal Behaviour*, 86(5), 1023–1029.
- Gloag, R., Keller, L. A., & Langmore, N. E. (2014).** Cryptic cuckoo eggs hide from competing cuckoos. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141014.
- Gosper, D. G. (1997).** Aspects of breeding of the common Koel *Eudynamys scolopacea* and one of its biological hosts, the magpie-lark *Grallina cyanoleuca*. *Australian Bird Watcher*, 17(1), 11–19.
- Guppy, M., Guppy, S., & Fullagar, P. (2017).** Parasitism strategies of the Fan-tailed Cuckoo *Cacomantis flabelliformis*. *Australian Field Ornithology*, 34, 59–66.
- Hamilton, W. J., & Orians, G. H. (1965).** Evolution of brood parasitism in altricial birds. *The Condor*, 67(5), 361–382.
- Hann, H. W. (1937).** Life history of the Oven-bird in southern Michigan. *The Wilson Bulletin*, 49(3), 145–237.
- Hann, H. W. (1941).** The cowbird at the nest. *The Wilson Bulletin*, 53(4), 211–221.
- Harrison, J. A., Allan, D. G., Underhill, L. G., Herremans, M., Tree, A. J., Parker, V., & Brown, C. (1997).** *The atlas of Southern African Birds* Birdlife South Africa.
- Honza, M., Picman, J., Grim, T., Novák, V., Čapek, Jr, M., & Mrlík, V. (2001).** How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the common cuckoo. *Journal of Avian Biology*, 32(3), 249–255.
- Honza, M., Taborsky, B., Taborsky, M., Teuschl, Y., Vogl, W., Moksnes, A., & Røskaft, E. (2002).** Behaviour of female common cuckoos, *Cuculus canorus*, in the vicinity of host nests before and during egg laying: a radiotelemetry study. *Animal Behaviour*, 64(6), 861–868.

- Honza, M., Kuiper, S. M., & Cherry, M. I. (2005).** Behaviour of African turdid hosts towards experimental parasitism with artificial red-chested cuckoo *Cuculus solitarius* eggs. *Journal of Avian Biology*, 36(6), 517–522.
- Honza, M., Šulc, M., Jelínek, V., Požgayová, M., & Procházka, P. (2014).** Brood parasites lay eggs matching the appearance of host clutches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1774), 20132665.
- Honza, M., Požgayová, M., Procházka, P., & Koleček, J. (2020).** Errors in egg-laying by female Common Cuckoo *Cuculus canorus* in nests of its common host. *Ibis*, 162(3), 637–644.
- Hoy, G., & Ottow, J. (1964).** Biological and oological studies of the molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *The Auk*, 186–203.
- Hughes, J. M. (1996).** Phylogenetic analysis of the Cuculidae (Aves, Cuculiformes) using behavioral and ecological characters. *The Auk*, 113(1), 10–22.
- Hughes, J. M. (1997).** Taxonomic significance of host-egg mimicry by facultative brood parasites of the avian genus *Coccyzus* (Cuculidae). *Canadian Journal of Zoology*, 75(9), 1380–1386.
- Chance, E. P. (1940).** *The truth about the cuckoo*. Country Life.
- Chance, E. P., & Hann, H. W. (1942).** The European Cuckoo and the cowbird. *Bird-Banding*, 99–103.
- Chapman, F. M. (1928).** The nesting habits of Wagler's oropendola (*Zarhynchus wagleri*) on Barro Colorado Island. Bulletin of the AMNH; v. 58, article 3.
- Jackson, M. V., & Kyne, P. M. (2010).** Potential Host Species Fatally Attack Female Eastern Koel *Eudynamys orientalis*, a Brood-parasite. *Australian Field Ornithology*, 27(3), 133–136.
- Jamie, G. A., Van Belleghem, S. M., Hogan, B. G., Hamama, S., Moya, C., Troscianko, J., Stoddard M. C., Kilner R. M., & Spottiswoode, C. N. (2020).** Multimodal mimicry of hosts in a radiation of parasitic finches. *Evolution*, 74(11), 2526–2538.
- Jarvinen, A. (1984).** Relationship between the Common Cuckoo *Cuculus canorus* and its host, the redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ornis Fennica*, 61(3), 84–88.
- Jelínek, V., Procházka, P., Požgayová, M., & Honza, M. (2014).** Common Cuckoos *Cuculus canorus* change their nest-searching strategy according to the number of available host nests. *Ibis*, 156(1), 189–197.
- Jelínek, V., Šulc, M., Štětková, G., & Honza, M. (2021).** Fast and furious: host aggression modulates behaviour of brood parasites. *Ibis*.
- Jensen, R. A. C., & Jensen, M. K. (1969).** On the breeding biology of southern African cuckoos. *Ostrich*, 40(4), 163–181.
- Krüger, O., & Pauli, M. (2017).** Evolution of avian brood parasitism and phylogenetic history of brood parasites. In *Avian brood parasitism* (pp. 43–59). Springer, Cham.
- Kuiper, S. M., & Cherry, M. I. (2002).** Brood parasitism and egg matching in the Red-chested Cuckoo *Cuculus solitarius* in southern Africa. *Ibis*, 144(4), 632–639.
- Lack, D. L. (1968).** Ecological adaptations for breeding in birds.
- Langmore, N. E., Maurer, G., Adcock, G. J., & Kilner, R. M. (2008).** Socially acquired host-specific mimicry and the evolution of host races in Horsfield's bronze-cuckoo *Chalcites basalis*. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(7), 1689–1699.
- Langmore, N. E., Stevens, M., Maurer, G., & Kilner, R. M. (2009).** Are dark cuckoo eggs cryptic in host nests? *Animal Behaviour*, 78(2), 461–468.
- Langmore, N. E., Stevens, M., Maurer, G., Heinsohn, R., Hall, M. L., Peters, A., & Kilner, R. M. (2011).** Visual mimicry of host nestlings by cuckoos. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1717), 2455–2463.

- Lawes, M. J., & Kirkman, S. (1996).** Egg recognition and interspecific brood parasitism rates in red bishops (Aves: Ploceidae). *Animal Behaviour*, 52(3), 553–563.
- Lindholm, A., & Linden, A. (2007).** Some notes on the distribution and songs of two Oriental Cuckoo taxa, *Cuculus (saturatus) saturatus* and *Cuculus (saturatus) optatus*. *Forktail*, 23, 12.
- Liversidge, R. (1969).** The biology of the Jacobin Cuckoo *Clamator Jacobinus*. *Ostrich*, 40(S1), 117–137.
- Lowther P. E. (2018).** Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Available at: www.fieldmuseum.org/sites/default/files/cowbird-hosts-05sep2018.pdf (accessed 29 July 2021)
- Lyon, B. E., & Eadie, J. M. (1991).** Mode of development and interspecific avian brood parasitism. *Behavioral Ecology*, 2(4), 309–318.
- Lyon, B. E., & Eadie, J. M. (2013).** Patterns of host use by a precocial obligate brood parasite, the Black-headed Duck: ecological and evolutionary considerations. *Chin Birds*, 4, 71–85.
- Lyon, B. E., & Eadie, J. M. (2017).** Why do birds lay eggs in conspecifics' nests? In *Avian brood parasitism* (pp. 105–123). Springer, Cham.
- Mahler, B., Confalonieri, V. A., Lovette, I. J., & Reboreda, J. C. (2007).** Partial host fidelity in nest selection by the shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*), a highly generalist avian brood parasite. *Journal of evolutionary biology*, 20(5), 1918–1923.
- Mann, C. F. (2017).** A Taxonomic Review of Obligate and Facultative Interspecific Avian Brood Parasitism. In *Avian brood parasitism* (pp. 61–92) Springer, Cham.
- Marchetti, K., Nakamura, H., & Gibbs, H. L. (1998).** Host-race formation in the common cuckoo. *Science*, 282(5388), 471–472.
- Mark, M. M. (2013).** Host-specific parasitism in the Central American striped cuckoo, *Tapera naevia*. *Journal of avian biology*, 44(5), 445–450.
- McMaster, D. G., Neudorf, D. L., Sealy, S. G., & Pitcher, T. E. (2004).** A comparative analysis of laying times in passerine birds. *Journal of Field Ornithology*, 75(2), 113–122.
- Medina, I., & Langmore, N. E. (2016).** Batten down the thatches: front-line defences in an apparently defenceless cuckoo host. *Animal Behaviour*, 112, 195–201.
- Mermoz, M. E., & Reboreda, J. C. (1994).** Brood parasitism of the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the Brown-and-yellow Marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *The Condor*, 96(3), 716–721.
- Milon, P. (1959).** Sur la migration et la reproduction à Madagascar du *Cuculus poliocephalus rochii*. *Ostrich*, 30(S1), 242–249.
- Moksnes, A., Røskaft, E., & Braa, A. T. (1991).** Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. *The auk*, 108(2), 348–354.
- Moksnes, A., & Røskaft, E. R. (1995).** Egg-morphs and host preference in the common cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology*, 236(4), 625–648.
- Moksnes, A., Røskaft, E., Hagen, L. G., Honza, M., Mørk, C., & Olsen, P. H. (2000).** Common cuckoo *Cuculus canorus* and host behaviour at reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* nests. *Ibis*, 142(2), 247–258.
- Møller, A. P., Antonov, A., Stokke, B. G., Fosøy, F., Moksnes, A., Røskaft, E., & Takasu, F. (2011).** Isolation by time and habitat and coexistence of distinct host races of the common cuckoo. *Journal of evolutionary biology*, 24(3), 676–684.
- Moran, I. G., LOO, Y., & Cain, K. E. (2019).** Long-tailed cuckoo (*Eudynamis taitensis*) predation on rifleman (*Acanthisitta chloris*) nestlings. *Notornis*, 66, 103–107.

- Morel, G. (1959).** Le parasitisme de *Lagonosticta senegala* (L.) par *Hypochoera chalybeata* (Müller). *Ostrich*, 30(S1), 157–159.
- Mori, S., Kondo, Y., & Higuchi, H. (2012).** An Eastern Crowned Leaf Warbler *Phylloscopus coronatus* nest parasitized by an Oriental Cuckoo *Cuculus saturatus* with a reddish egg in Hokkaido, Japan. *Ornithological Science*, 11(2), 109–112.
- Morton, E. S., & Farabaugh, S. M. (1979).** Infanticide and other adaptations of the nestling Striped Cuckoo *Tapera naevia*. *Ibis*, 121(2), 212–213.
- Moskát, 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(3), 335–341.
- Moskát, C., & Honza, M. (2002).** European cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. *Ibis*, 144(4), 614–622.
- Moskát, C. (2005).** Common Cuckoo parasitism in Europe: behavioural adaptations, arms race and the role of metapopulations. *Ornithological Science*, 4(1), 3–15.
- Moskát, C., Barta, Z., Hauber, M. E., & Honza, M. (2006).** High synchrony of egg laying in common cuckoos (*Cuculus canorus*) and their great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) hosts. *Ethology Ecology & Evolution*, 18(2), 159–167.
- Mundy, P. J., & Cook, A. W. (1977).** Observations on the breeding of the pied crow and great spotted cuckoo in northern Nigeria. *Ostrich*, 48(3-4), 72–84.
- Neudorf, D. L., & Sealy, S. G. (1994).** Sunrise nest attentiveness in cowbird hosts. *The Condor*, 96(1), 162–169.
- Newby-Varty, B. V. (1946).** 13. Further notes on the birds on Umvukwe Ranch, Banket, S. Rhodesia. *Ostrich*, 17(4), 343–347.
- Noske, R. A. (2001).** The breeding biology of the mangrove gerygone, *Gerygone laevigaster*, in the Darwin region, with notes on brood parasitism by the little bronze-cuckoo, *Chrysococcyx minutillus*. *Emu*, 101(2), 129–135.
- Parker, I. (2019).** Common Scimitarbill *Rhinopomastus cyanomelas* parasitized by Greater Honeyguide *Indicator indicator*. *Scopus: Journal of East African Ornithology*, 39(1), 72–72.
- Payne, R. B. (1977).** Clutch size, egg size, and the consequences of single vs. multiple parasitism in parasitic finches. *Ecology*, 58(3), 500–513.
- Payne, R. (1982).** *The Wilson Bulletin*, 94(2), 233–235.
- Payne, R. B., Hustler, K., Stjernstedt, R., Sefc, K. M., & Sorenson, M. D. (2002).** Behavioural and genetic evidence of a recent population switch to a novel host species in brood-parasitic indigobirds *Vidua chalybeata*. *Ibis*, 144(3), 373–383.
- Payne, R. B., & Sorenson, M. D. (2005).** *The cuckoos* (Vol. 15). Oxford University Press.
- Peer, B., & Sealy, S. (1999).** Laying Time of the Bronzed Cowbird. *The Wilson Bulletin*, 111(1), 137–139.
- Picman, J., & Honza, M. (2020).** How strong are eggs of the common cuckoo *Cuculus canorus*? *Journal of Vertebrate Biology*, 70(1), 20109–1.
- Rasamison, A. S., & Woog, F. (2012).** First record of Souimanga Sunbird *Cinnyris souimanga* as a host of Madagascar Lesser Cuckoo *Cuculus rochii*, at Ankamenabe, Madagascar. *Bull Afr Bird Club*, 19, 56–58.
- Reboreda, J. C., Fiorini, V. D., De Mársico, M. C., Gloag, R., & Scardamaglia, R. C. (2017).** Parasitic behaviour of interspecific brood parasitic females. In *Avian brood parasitism* (pp. 325–342). Springer, Cham.

- Reboreda, J. C., Fiorini, V. D., & Tuero, D. T. (Eds.). (2019).** *Behavioral Ecology of Neotropical Birds*. Springer.
- Rohwer, S., & Spaw, C. D. (1988).** Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology*, 2(1), 27–36.
- Rothstein, S. I. (1990).** A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual review of ecology and systematics*, 21(1), 481–508.
- Rutila, J., Latja, R., & Koskela, K. (2002).** The common cuckoo *Cuculus canorus* and its cavity nesting host, the redstart *Phoenicurus phoenicurus*: a peculiar cuckoo-host system? *Journal of Avian Biology*, 33(4), 414–419.
- Saino, N., Rubolini, D., Lehikoinen, E., Sokolov, L. V., Bonisoli-Alquati, A., Ambrosini, R., Boncoraglio, G., & Møller, A. P. (2009).** Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biology Letters*, 5(4), 539–541.
- Sánchez-Martínez, M. A., David, S., Londoño, G. A., & Robinson, S. K. (2017).** Brood parasitism by the enigmatic and rare Pavonine Cuckoo in Amazonian Peru. *The Auk: Ornithological Advances*, 134(2), 330–339.
- Scott, D. M. (1991).** The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines. *Canadian Journal of Zoology*, 69(8), 2093–2099.
- Sealy, S. G. (1992).** Removal of Yellow Warbler eggs in association with cowbird parasitism. *The condor*, 94(1), 40–54.
- Sealy, S. G. (1995a).** Burial of cowbird eggs by parasitized yellow warblers: an empirical and experimental study. *Animal Behaviour*, 49(4), 877–889.
- Sealy, S. G., Neudorf, D. L., & Hill, D. P. (1995b).** Rapid laying by brown-headed cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis*, 137(1), 76–84.
- Sealy, S. G. (2015).** Egg laying in inappropriate nests by the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*): acts of parasitism or emergency egg dumping? *The Canadian Field-Naturalist*, 129(1), 60–69.
- Seel, D. C. (1973).** Egg-laying by the cuckoo. *British birds*, 66, 528–535.
- Short, L. L., & Horne, J. F. (1985).** Behavioral notes on the nest-parasitic Afrotropical honeyguides (Aves, Indicatoridae). *American Museum novitates*; no. 2825.
- Skutch, A. F. (1952).** On the hour of laying and hatching of birds' eggs. *Ibis*, 94(1), 49–61.
- Skutch, A. (1966).** Life History Notes on Three Tropical American Cuckoos. *The Wilson Bulletin*, 78(2), 139–165.
- Slagsvold, T. (1998).** On the origin and rarity of interspecific nest parasitism in birds. *The American Naturalist*, 152(2), 264–272.
- Soler, M., Soler, J. J., Martinez, J. G., & Møller, A. P. (1995).** Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: evidence for an avian mafia? *Evolution*, 49(4), 770–775.
- Soler, M., Pérez-Contreras, T., & De Neve, L. (2014).** Great spotted cuckoos frequently lay their eggs while their magpie host is incubating. *Ethology*, 120(10), 965–972.
- Soler, M., Pérez-Contreras, T., & Soler, J. J. (2015).** Synchronization of laying by great spotted cuckoos and recognition ability of magpies. *Journal of Avian Biology*, 46(6), 608–615.
- Sorenson, M. D., Sefc, K. M., & Payne, R. B. (2003).** Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. *Nature*, 424(6951), 928–931.
- Sorenson, M. D., Balakrishnan, C. N., & Payne, R. B. (2004).** Clade-limited colonization in brood parasitic finches (*Vidua* spp.). *Systematic Biology*, 53(1), 140–153.
- Sorenson, M. D., & Payne, R. B. (2005).** A molecular genetic analysis of cuckoo phylogeny. *The cuckoos*, 68–94.

- Spottiswoode, C. N., & Colebrook-Robjent, J. F. (2007).** Egg puncturing by the brood parasitic greater honeyguide and potential host counteradaptations. *Behavioral Ecology*, 18(4), 792–799.
- Spottiswoode, C. N., & Koorevaar, J. (2012).** A stab in the dark: chick killing by brood parasitic honeyguides. *Biology letters*, 8(2), 241–244.
- Swan, D. C., Zanette, L. Y., & Clinchy, M. (2015).** Brood parasites manipulate their hosts: experimental evidence for the farming hypothesis. *Animal Behaviour*, 105, 29–35.
- Symons, G. (1978).** Red-chested cuckoo and Cape robins. *Natal Bird Club Newsletter*, 203, 2–3.
- Šulc, M., Procházka, P., Čapek, M., & Honza, M. (2016).** Common cuckoo females are not choosy when removing an egg during parasitism. *Behavioral Ecology*, arw085.
- Šulc, M., Štětková, G., Procházka, P., Požgayová, M., Sosnovcová, K., Studecký, J., & Honza, M. (2020).** Caught on camera: circumstantial evidence for fatal mobbing of an avian brood parasite by a host. *Journal of Vertebrate Biology*, 69(1), 1–6.
- Tanaka, K. D., & Ueda, K. (2005).** Horsfield's hawk-cuckoo nestlings simulate multiple gapes for begging. *Science*, 308(5722), 653–653.
- Tewksbury, J. J., Martin, T. E., Hejl, S. J., Kuehn, M. J., & Jenkins, J. W. (2002).** Parental care of a cowbird host: caught between the costs of egg-removal and nest predation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1489), 423–429.
- Vehrencamp, S. L. (1978).** The adaptive significance of communal nesting in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1–33.
- Vernon, C. I. (1964).** The breeding of the Cuckoo-weaver (*Anomalospiza imberbis*) (Cabanis) in Southern Rhodesia. *Ostrich*, 35(4), 260–263.
- Wang, L., He, G., Zhang, Y., Ma, J., & Liang, W. (2021).** Cryptic eggs are rejected less frequently by a cuckoo host. *Animal Cognition*, 1–7.
- Weller, M. W. (1968).** The breeding biology of the parasitic black-headed duck. *Living Bird*, 7(1), 169–207.
- Wood, K. A. (2004).** The channel-billed cuckoo at Wollongong, New South Wales: Notes on migration, abundance and breeding. *Australian Field Ornithology*, 21(3), 89–106.
- Wyllie I. (1981).** The Cuckoo. Batsford, London
- Yom-Tov, Y., & Geffen, E. (2006).** On the origin of brood parasitism in altricial birds. *Behavioral Ecology*, 17(2), 196–205.
- Yom-Tov, Y., & Geffen, E. (2017).** Conspecific brood parasitism among birds: the effects of phylogeny, mode of reproduction and geographic distribution. In *Avian Brood Parasitism* (pp. 95–103). Springer, Cham.
- Балацкий, Н. Н., & Николаев, В. В. (2020).** О гнездовом паразитизме индийской кукушки *Cuculus micropterus* в окрестностях Хабаровска. *Русский орнитологический журнал*, 29(1973).