

## Genetyczne zagadki specjalizacji u kukułki *Cuculus canorus*

Joanna Sudyka

Kukułka *Cuculus canorus* jest obligatoryjnym pasożytem lęgowym. Nie zakłada własnego gniazda specjalizując się w pasożytowaniu na szeregu gatunków ptaków, głównie wróblowych *Passeriformes*. Dotychczas stwierdzono, że kukułka pasożytuje na ponad 125 gatunkach ptaków (Honza et al. 2001), które budują otwarte gniazda. Kukułka jest ptakiem wędrownym zamieszkującym w sezonie lęgowym teren niemal całej Europy (bez Islandii), Turcję oraz północne wybrzeża Afryki. Jej zasięg poprzez Syberię rozciąga się aż do Japonii, a na południu Azji do Himalajów i Chin. Na tereny lęgowe przylatuje w kwietniu–maju a odlatuje w sierpniu–wrześniu. Zimowiska kukułki znajdują się na południe od Sahary oraz na Półwyspie Indyjskim, w południowo-wschodniej Azji i na Filipinach (Davies 2000). Samiec posiada terytorium o powierzchni 30–40 ha, często nakładające się zasięgiem z terytoriami innych samców. Rewiry rozrodcze samic, o średniej wielkości 64 ha, również mogą zachodzić na siebie, w szczególności, gdy obfitują w dostępne gniazda, ale dominująca samica składa zawsze najwięcej jaj. Popołudniu samica wyszukuje odpowiadające jej gniazdo gospodarza. Złożenie jaja na ogół zajmuje jej mniej niż 10 sekund. W ten sposób zmniejsza prawdopodobieństwo przyłapania i ataku ze strony swojej ofiary. Ponadto, aby jej obecność pozostała niezauważona, samica usuwa jedno jajo gospodarza. Prawdopodobnie kolejnym przystosowaniem do pasożytnictwa lęgowego jest upierzenie kukułki, które przypomina nieco upierzenie jastrzębiowatych z rodzaju *Accipiter*. Możliwe, że takie naśladownictwo ma na celu ochronę przed drapieżnikami, bądź skuteczniejsze zastraszenie gospodarzy. Obecnie nie ma jednak wystarczających dowodów na poparcie tych hipotez. Upierzenie o właściwościach kamuflujących (jednolicie szary grzbiet i prążkowana pierś) mogło powstać na zasadzie konwergencji (czyli ewolucji zbieżnej). Dymorfizm płciowy u kukułki jest niewyraźny u odmiany szarej, samice wyróżnia jedynie lekko rdzawe zabarwienie w górnej części piersi, aczkolwiek część samic występuje w odmianie rdzawej o jasnорudej barwie wierzchu ciała (Davies 2000).

Adaptacje kukułki do pasożytwania na lęgach innych ptaków widoczne są także w cyklu rozwojowym. Dzięki wewnętrznej inkubacji w jajowodzie, która trwa około doby, młoda kukułka wykluwa się wcześniej niż pisklęta gospodarzy. Dzięki temu zyskuje nad nimi przewagę i wyrzuca je z gniazda zanim się wyklują lub krótko po tym. Zdobywa w ten sposób monopol na karmienie przez przybranych rodziców. Pomimo wyglądu uderzająco innego niż własny, gospodarze akceptują pisklę kukułki, ponieważ nauka wybiórczości względem wyglądu piskląt jest bardzo kosztowna. Istnieje niebezpieczeństwo, że gospodarz, z kukułką podrzuconą w pierwszej próbie lęgowej w życiu, nieprawidłowo nauczyłby się wyglądu własnego młodego i odrzucałby je w następnych lęgach (Lotem 1993, Lotem et al. 1995, Kilner 2010). Młoda kukułka bardzo szybko przybiera na wadze, gdyż dzięki intensywnemu żebraniu sama pobiera tyle pokarmu, co cały lęg gospodarza (Davies et al. 1998). Niekiedy karmienie wspomagane jest przez inne ptaki z sąsiedztwa, które na przykład stra-

ciły swoje lęgi. W gnieździe przebywa około trzech tygodni, natomiast samodzielność uzyskuje po sześciu (Davies 2000).

Samice kukułek składają różne typy jaj imitujące kolor tła oraz układ plamek jaj gospodarza i na tej podstawie dzieli się je na rasy bądź szczepy (w języku angielskim stosuje się pochodzącą z łaciny nazwę *gens* lub *gentes* w liczbie mnogiej (Davies 2000)). Taka mimikra (naśladownictwo) ułatwia zadanie kukulce, bowiem gospodarz chętniej akceptuje jajo, które niewiele różni się od jego własnych. Dotychczas udało się wyróżnić 17 typów (ang. *morph*) jaj (Fossøy et al. 2011). Najbardziej rozpowszechniony jest typ *Sylvia* (ciemne, dość duże plamki na jasnym tle), który podkładany jest do gniazd aż 20 gatunków gospodarzy, między innymi trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus* oraz gajówki *Sylvia borin*. Innym szeroko spotykanym typem jest typ *Anthus* charakteryzujący się na ogół jasnym tłem oraz brązowymi lub rdzawymi plamkami o niewielkich rozmiarach. Jaja tego typu podrzucane są rudzikowi *Erithacus rubecula*, świstunce leśnej *Phylloscopus sibilatrix* oraz świergotkowi drzewnemu *Anthus trivialis*. Jednolite, niebieskie jaja kukułki można znaleźć w gniazdach pleszki *Phoenicurus phoenicurus* (Honza et al. 2001).

Mimo doskonałego w wielu przypadkach dopasowania, niektórzy gospodarze potrafią bardzo dobrze wytypować i pozbyć się podrzuconego jaja. Uważa się, że takie zdolności zależą od stopnia kontradaptacji gospodarza do eksploatacji przez pasożyta lęgowego. Pokrzywnica *Prunella modularis* potrafi odrzucić jedynie 1,6% kukulczych jaj, natomiast gąsiorek *Lanius collurio* aż 100% (Avilés & Garamszegi 2007).

W ewolucyjnym wyścigu zbrojeń w układzie pasożyt lęgowy – gospodarz, presja selekcyjna jest nierówna i to właśnie kukulka ma „więcej do stracenia”. W związku z tym musi być zawsze o krok przed gospodarzem, żeby móc go skutecznie oszukiwać (Dawkins & Krebs 1979). Zadanie to jest ułatwione dzięki istnieniu wyspecjalizowanych szczepów. Mechanizm powstawania, obecność i utrzymywanie się szczepów u kukułki są jednym z ważniejszych zagadnień w badaniach nad tym gatunkiem. Niniejszy artykuł jest przeglądem aktualnie rozważanych modeli dziedziczenia przynależności do szczepu i dziedziczenia koloru jaja u kukułki.

## Rola płci w utrzymywaniu się szczepów kukułki

Obecność ras kukułki odkryto dzięki różnorodności jaj składanych przez samice. W związku z tym należało sprawdzić czy istnienie szczepów kukułki warunkowane jest przez geny. Przypuszczano, że dziedziczenie szczepu następuje w linii matczynej i nie dotyczy płci męskiej (Punnett 1933). U ptaków to samice są płcią heterogametyczną o chromosomach płciowych ZW (u samców jest to ZZ). Istnieje ewentualność, że geny odpowiedzialne za specjalizację w kierunku konkretnego gospodarza mogą znajdować się na chromosomie W. W takim wypadku tylko samice wykazywałyby preferencję wobec określonego gospodarza, natomiast samce krzyżowałyby się z losowo wybranymi samicami bez względu na reprezentowany przez nią szczep.

W latach 90. XX wieku, dzięki zastosowaniu technik opartych na badaniu polimorfizmu loci mikrosatelitarnych (ang. *short tandem repeats*, STR), czyli krótkich odcinków DNA, bardzo zmiennych w obrębie gatunku, możliwe stało się oznaczanie ojcostwa piskląt kukułki. W warunkach naturalnych ustalenie ojca jest kłopotliwe, ponieważ zarówno samice, jak i samce, mogą kopolować i mieć potomstwo z wieloma partnerami (Marchetti et al. 1998, Davies 2000). Ze względu na fakt, że samica stara się złożyć jajo szybko i niepostrzeżenie, ustalenie matki piskląt kukułki także nie jest zadaniem prostym. Jest to jednak możliwe dzięki badaniom wykorzystującym markery molekularne, czyli dziedziczone fragmenty DNA wykazujące pewną zmienność. Markery mogą znajdować się w DNA jądrowym, na chro-

mosomach. Jeśli zlokalizowane są na autosomach, to dziedziczone są po obu rodzicach, natomiast gdy znajdują się na chromosomach płciowych (W u ptaków) – dziedziczone są tylko po jednym z nich. Markery DNA obecne w organellach komórkowych (mitochondriach) u większości gatunków dziedziczone są wyłącznie po matce. Spośród wielu rodzajów markerów DNA jądrowego, do badań populacyjnych bardzo użyteczne są mikrosatelity – niekodujące, wielokrotne powtórzenia dwóch do pięciu nukleotydów, prawdopodobnie losowo rozmieszczone w genomie. Ich zaletą jest wysoka zmienność (polimorfizm) oraz tempo mutacji, co ułatwia wychwycenie różnic pomiędzy osobnikami. Ponadto mikrosatelity są kodominujące (czyli obydwa allele mają taki sam wpływ na fenotyp, żaden z nich nie przeważa) i dzięki temu można określić pełny zestaw alleli badanych markerów osobnika, przykładowo odróżnić homozygotę od heterozygoty (Freeland 2008). Takie właściwości mikrosatelit sprawiają, że znakomicie nadają się one do badania wewnątrzgatunkowego zróżnicowania u kukułki.

Użycie narzędzi genetycznych pozwoliło na precyzyjniejsze zdefiniowanie możliwych mechanizmów przekazywania przynależności do szczepów. Jeśli rasa dziedziczona jest po obu rodzicach, zmienność pomiędzy poszczególnymi szczepami zauważalna byłaby w całym genomie, zarówno jądrowym, jak i mitochondrialnym DNA (mtDNA). Gdyby natomiast za przekazywanie cech charakterystycznych dla szczepu odpowiedzialna była tylko matka różnice dałoby się zauważyć jedynie w mtDNA (Davies 2000). W pionierskich badaniach opierających się na metodach molekularnych nie znaleziono różnic pomiędzy pisklętami wychowywanymi przez różnych gospodarzy (trzcinniczka *A. scirpaceus*, świergotka łąkowego *A. pratensis* i pokrzywnicy) ani w DNA dziedziczonym po matce (mtDNA), ani w DNA jądrowym (Gibbs et al. 1996). Marchetti et al. (1998) analizując osiem markerów mikrosatelitarnych u piskląt kukułki wychowywanych w gniazdach sroki błękitnej *Cyanopica cyanus*, trzcinia i dzierzby wschodniej *L. bucephalus* wykazali, że samice częściej składały jaja u jednego gatunku gospodarza, natomiast samce posiadały potomstwo w gniazdach większej liczby gospodarzy (8% samic i 37% samców miało jaja w gniazdach więcej niż jednego gatunku). Oznaczałoby to, że jedynie specjalizacja samic doprowadziła do ewolucji różnych typów jaj i szczepów, a przepływ genów, za który odpowiedzialne są niewybiórcze samce powstrzymywał specjację. Zaproponowane wyjaśnienie takiego kierunku ewolucji sugeruje, że dla samca zapładnianie samic z innych szczepów może być korzystne, gdyż mniej inwestuje on w reprodukcję i zwiększa w ten sposób swój indywidualny sukces reprodukcyjny. W takiej sytuacji potomstwo samicy może tracić zdolność do wytwarzania jak najbardziej mimetycznych jaj przez domieszkę genów innej rasy. Zwrócono uwagę na możliwy konflikt płci: samiec dąży do maksymalizacji swojego dostosowania poprzez zwiększanie liczby potomstwa, samica z kolei jest zmuszona przez presję selekcyjną do produkcji najbardziej mimetycznych jaj (Morell 1998). Zatem samice, których koszty związane z rozrodem są wysokie powinny być wybiórcze względem partnera do rozrodu (Trivers 1972), aby nie utracić korzyści ze skutecznej mimikry. Zasugerowano, że rozwiązaniem tego konfliktu może być dziedziczenie koloru skorupy jaja tylko w linii żeńskiej (Marchetti et al. 1998). Wciąż jednak brak było bezpośredniego, genetycznego dowodu na potwierdzenie postawionej powyżej tezy. Nie udało się stwierdzić, że taka wybiórczość jest dziedziczona czy wyuczona

<sup>1</sup> Należy zaznaczyć, że pasożytnictwo na dodatkowym gospodarzu dla piskląt samic i samców sroki błękitnej było zjawiskiem nowym, trwało zaledwie od 20–30 lat. Być może sroki nie wykształciły jeszcze adekwatnej obrony przeciw pasożytnictwu lęgowemu, co mogło sprawić, że przy silnej konkurencji o gniazda dwóch pozostałych gospodarzy, była ona najłatwiejszym celem. Wydaje się zatem, że aby wnioskować o wybiórczości samic i samców kukułki badania powinny być wykonywane na ustalonych układach gospodarz–paszyt, z kilkoma dobrze zdefiniowanymi szczepami.

(Brooke & Davies 1991). W prostym eksperymencie, przeprowadzonym w niewoli, testowano reakcję na gospodarza u kukulek wychowywanych przez rudziki i trzcinniczki. Jako dorosłe osobniki nie przejawiały one żadnej preferencji do gospodarza, który je wykarmił.

Na korzyść hipotezy mówiącej o dziedziczeniu koloru skorupy jaja tylko w linii żeńskiej (Marchetti et al. 1998) przemawiają wyniki badań populacji pochodzących z Wielkiej Brytanii i Japonii (Gibbs et al. 2000). Wykazano, że różnice manifestują się na poziomie mtDNA, dziedziczonego wyłącznie po matce, natomiast brak jest różnic w DNA jądrowym. W populacji brytyjskiej poszczególne haplotypy (czyli segmenty DNA) regionu kontrolnego mtDNA były obecne (z pojedynczym wyjątkiem) u jednego gatunku gospodarza. Samice specjalizowały się w podrzucaniu jaj do jednego, konkretnego gatunku gospodarza, natomiast pisklęta samców znajdowano u różnych gatunków. Odmienne rezultaty uzyskano dla populacji japońskiej. U sroki błękitnej, która została gospodarzem stosunkowo niedawno, i u trzcinia-ka, pisklęta kukulki miały ten sam haplotyp, co oznacza brak specjalizacji haplotypu do konkretnego gospodarza. Dla populacji z Japonii nie uzyskano zatem całkowitego genetycznego potwierdzenia zanotowanych wcześniej (Marchetti et al. 1998) behawioralnych różnic w preferencji konkretnego gospodarza u samic i samców. Mimo to stwierdzono, że przynależność do szczepu dziedziczona jest po linii matczynej, a brak wybiórczości u samców przyczynia się do zachowania genetycznej jednolitości gatunku. Pomimo, że wciąż nie udało się wyjaśnić mechanizmu dziedziczenia koloru jaja zasugerowano, że powyższe rezultaty są zgodne z hipotezą zakładającą obecność genów kontrolujących ekspresję koloru na chromosomie W (Gibbs et al. 2000).

Interpretacja wyników badań kukulek pasożytujących na sympatrycznie występujących gatunkach z rodzaju *Acrocephalus* potwierdza mniejszą wybiórczość co do gospodarza u samców (Skjelseth et al. 2004). W pracy tej przy pomocy sześciu markerów mikrosatelitarnych wykazano, że wszystkie trzy samice posiadały potomstwo tylko u jednego gatunku gospodarza. Z kolei dwa spośród czterech samców było ojcami piskląt wychowywanych przez dwa różne gatunki. Mała liczebność próby nie uprawnia jednak do wyciągania daleko idących wniosków. Problemem tego rodzaju badań jest fakt, że większości genotypowanych piskląt zazwyczaj nie udaje się przyporządkować rodziców. Pod uwagę bierze się tylko te samce kukulki, którym przypisano więcej niż jedno pisklę, co dodatkowo ogranicza liczebność prób.

Wydawałoby się zatem, że nagromadzenie rezultatów wskazujących na dziedziczenie kukulczej rasy po linii matczynej zbliża do rozstrzygnięcia problemu. Tymczasem ostatnie badania przeprowadzone na znacznie większej próbie pokazały, że pisklęta kukulek znajdujące w gniazdach różnych gospodarzy różniły się nie tylko na poziomie DNA mitochondrialnego, ale również na poziomie DNA jądrowego (Fossøy et al. 2011). Może to sugerować, że geny warunkujące ewolucję i przynależność do konkretnego szczepu znajdują się na autosomach, a nie na chromosomie płciowym W. W pracy tej badano pasożytnictwo kukulki na łożówce *A. palustris*, trzcinia-ku oraz potrzyszczu *Emberiza calandra*. Potwierdzono, że samce częściej niż samice miały pisklęta u dwóch różnych gospodarzy (odpowiednio 43% i 7%). Jednak różnica w samej liczbie potomstwa wychowanego przez inny niż właściwy dla danego szczepu gatunek pomiędzy samicami i samcami nie była istotna (odpowiednio 9% i 2%). Większość potomków każdego samca znajdowana była u jednego gatunku, a tylko pojedyncze pisklęta trafiały do gniazd innego gospodarza. Przedstawione rezultaty świadczą o tym, że u kukulek prawdopodobnie zachodzi selektywne kojarzenie i w związku z tym samce odgrywają znaczącą rolę w ewolucji i utrzymywaniu kukulczych ras (Fossøy et al. 2011). Należy tu dodać, że poszczególne szczepy w tych badaniach wstępowały na tym samym terenie, stąd losowe kojarzenia były możliwe.

Gdyby obie płci wykazywały preferencje w odniesieniu do rasy partnera rozrodczego należałoby zadać pytanie o mechanizm rozpoznawania przez samca potencjalnej partnerki z właściwego sobie szczepu? Możliwe, że identyfikacja taka odbywa się dzięki subtelnym różnicom w upierzeniu bądź głosie albo na zasadzie wdrukowania (*imprintingu*) gospodarza i/lub środowiska (samiec oczekiwałby odpowiedniej samicy w określonym typie roślinności). Za drugą możliwością przemawia fakt, że zauważono lepszą mimikrę jaj w jednolitych płatach środowiska, natomiast tam gdzie istniały małe pofragmentowane siedliska, samce częściej spotykały samice z różnych szczepów i naśladownictwo było zaburzone (Davies 2000). Wykazano, że tempo wzrostu, jak i masa podlotów kukułki jest różna u różnych gospodarzy (Kleven et al. 1999). Być może różnice znajdują odzwierciedlenie w wielkości ciała ptaków dorosłych i odgrywają rolę w wyborze partnera do rozrodu. Ponadto samce kukułki z odległych od siebie populacji, bytujące w zbliżonym typie roślinności, wydają dźwięki bardziej podobne niż te, które występują w sąsiedztwie, lecz w odmiennych płatach roślinności. Sugeruje to, że komunikacja dźwiękowa może odgrywać rolę w rozpoznawaniu osobników występujących w danym typie środowiska (Fuisz & de Kort 2007).

Powstaje pytanie czy taka wybiórczość u obu płci może być krokiem do specjacji sympatrycznej? Wydaje się, że izolacja genetyczna mogłaby doprowadzić do wymarcia rasy, której gospodarz lepiej poradził sobie w ewolucyjnym wyścigu zbrojeń w układzie pasożyt – gospodarz. Samice z poszczególnych szczepów wykazują jedynie preferencję względem konkretnego gniazda, co nie oznacza, że nie zdarza im się podrzucić jaja do innego niż „najwłaściwszy” gatunku. Wydaje się zatem, że bezwzględny rozdział na rasy byłby niezwykle trudny. Samica nie zawsze ma czas i możliwości (np. w wyniku obrony gniazda przez gospodarza lub konkurencji z innymi samicami o gniazdo), aby umieścić jajo tam, gdzie najbardziej jej to odpowiada (Davies 2000). Aby zbadać jak wybór gniazda przez samicę wpływa na utrzymywanie się odrębnych szczepów zaproponowano szereg wyjaśnień. Niewykluczone, że kukułka podejmuje szereg hierarchicznych decyzji umożliwiających stopniowe zawężenie możliwości i zwiększenie prawdopodobieństwa znalezienia gniazda najbardziej odpowiedniego gospodarza, przy czym wdrukowanie środowiska (*habitat imprinting*) ma tu szczególne znaczenie (Teuschl et al. 1998, Vogl et al. 2002). Samice kukułki mogą składać jaja u różnych gatunków gospodarzy w obrębie preferowanego środowiska w zależności od dostępności gniazd. W związku z tym należałoby sprawdzić, czy istnieją różnice między dystrybucją potomstwa samców i samic w różnych środowiskach. Częste umieszczenie jaja u innego niż najczęściej wybierany gospodarz może wynikać jedynie z braku dostępności gniazd preferowanego gatunku(-ów).

## Podsumowanie

Dzięki rozwojowi metod molekularnych udało się przybliżyć genetykę szczepów kukułki. Jednak wciąż za mało jest badań na tym polu, zwłaszcza tych wyjaśniających różnice na poziomie genetycznym, a nie tylko fenotypowym. Nie wiadomo czy rasy obecne są tylko w linii żeńskiej, czy może geny samca również przyczyniają się do utrzymania obserwowanej zmienności w obrębie gatunku. Nadal brak odpowiedzi na pytanie czy fakt, że więcej samców ma potomstwo u różnych gospodarzy wynika z silnej konkurencji o samice i tym samym akceptowania potencjalnych partnerek należących do różnych szczepów. Jeśli natomiast zarówno samce, jak i samice wykazują preferencję co do rasy partnera, wciąż mogą występować błędy przy rozpoznawaniu przynależności do szczepu. Fakt, że nie wszystkie pisklęta danego osobnika wychowują się u jednego gatunku gospodarza może wynikać z różnorodnych ograniczeń i braku całkowitej precyzji mechanizmów prowadzących do wyboru odpowiedniego gniazda, działających na każdym z etapów rozrodu. Dotychczas-

sowe wyniki badań wskazują na potrzebę wyjaśnienia zależności między preferencjami wobec środowiska z preferencjami wobec gatunku gospodarza. Nasuwa się pytanie czy potomek kukułki, która składa jajo u innego gospodarza uczy się odmiennego, niż właściwy genetycznemu szczerpowi, gatunku i w przyszłości sam może wykazywać inne preferencje niezależnie od swojej płci? Na powyższe pytania nie udzielono jeszcze odpowiedzi. Brak jest również badań porównawczych nad podobieństwem jaj matek i córek, które pozwoliłyby rozwiązać wiele wątpliwości związanych z mechanizmem dziedziczenia koloru jaj. Nie rozstrzygnięto, czy geny odpowiedzialne za ten kolor znajdują się na chromosomach płciowych czy na autosomach. Możliwa jest również specyficzna dla płci ekspresja genów autosomalnych, jednak do tej pory brak jest metod adekwatnych dla wyjaśnienia tej kwestii.

Może się też okazać, że w niektórych populacjach (i układach gospodarz–pasożyt) działają nieco inne mechanizmy dziedziczenia niż w pozostałych, w zależności co jest w takim układzie korzystne, i czy występują czynniki zaburzające istniejący stan rzeczy. Do czynników zaburzających układ gospodarz–pasożyt może należeć pojawianie się w populacji kukulek osobników z innych populacji, o innym genotypie, np. z powodu niezbyt precyzyjnej filopatrii lub dyspersji na nowe tereny lęgowe oraz pojawienie się nowego gospodarza. Dynamika zmian w systemach pasożyt lęgowy–gospodarz, a także niska rekrutacja zaobrączkowanych ptaków (Davies 2000, Vogl et al. 2002) sprawiają, że wiele aspektów fascynującej biologii kukułki pozostaje niewyjaśnionych.

Składam serdeczne podziękowania prof. dr hab. Mariuszowi Cichoniowi i mgr Anecie Arct za cenne uwagi i pomoc podczas powstawania tekstu.

**Summary: Genetic riddles of specialization in the Common Cuckoo *Cuculus canorus*.** Reproduction of Common Cuckoo *Cuculus canorus* involves parasitizing broods of other species. Previous studies allowed to identify host-specific genotypes (races). Each of them aims in imitating background colour and spot pattern of host eggs. Molecular studies had shown that races appear to be limited to female lineage with cross mating males keeping the cuckoos as one genetic species. The differences are reflected in variation on the level of mtDNA, suggesting that only females are host-specific and genes responsible for this situation may be located on chromosome W. Other work reveals nuclear microsatellite differentiation indicating the possibility that mate choice is not random, but biased towards specific host preference for both males and females. Still, there is not enough evidence to establish solution to the problem. Article gives up to date summary of what is known in the topic.

## Literatura

- Aviles J., Garamszegi L. 2007. Egg Rejection and Brain Size among Potential Hosts of the Common Cuckoo. *Ethology* 113: 562–572.
- Brooke M. de L., Davies N.B. 1991. A Failure to Demonstrate Host Imprinting in the Cuckoo (*Cuculus canorus*) and Alternative Hypotheses for the Maintenance of Egg Mimicry. *Ethology* 89: 154–166.
- Davies N.B. 2000. Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats. T&AD Poyser, London.
- Davies N.B., Kilner R.M., Noble D.G. 1998. Nestling cuckoos, *Cuculus canorus*, exploit hosts with begging calls that mimic a brood. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 673–678.
- Dawkins R., Krebs J.R. 1979. Arms Races between and within Species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205: 489–511.
- Fossøy F., Antonov A., Moksnes A., Røskaft E., Vikan J.R., Møller A.P., Shykoff J.A., Stokke B.G. 2011. Genetic differentiation among sympatric cuckoo host races: males matter. *Proc. R. Soc. B* 278: 1639–1645.
- Freeland J.R. 2008. *Ekologia molekularna*. PWN, Warszawa.
- Fuisz T.I., de Kort S.R. 2007. Habitat-dependent call divergence in the common cuckoo: is it a potential signal for assortative mating? *Proc. R. Soc. B* 274: 2093–2097.

- Gibbs H.L., Brooke M. de L., Davies N.B. 1996. Analysis of genetic differentiation of host races of the common cuckoo *Cuculus canorus* using mitochondrial and microsatellite DNA variation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 89–96.
- Gibbs H.L., Sorenson M., Marchetti K., Brooke M., Davies N.B., Nakamura H. 2000. Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo. *Nature* 407: 183–186.
- Honza M., Moksnes A., Røskaft E., Stokke B. 2001. How are different common cuckoo *Cuculus canorus* egg morphs maintained? An evaluation of different hypotheses. *Ardea* 89: 341–352.
- Kilner R. 2010. Learn to beat an identity cheat. *Nature* 463: 165–167.
- Kleven O., Moksnes A., Røskaft E., Honza M. 1999. Host species affects the growth rate of cuckoo (*Cuculus canorus*) chicks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 41–46.
- Lotem A. 1993. Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature* 362: 743–745.
- Lotem A., Nakamura H., Zahavi A. 1995. Constraints on egg discrimination and cuckoo–host co-evolution. *Anim. Behav.* 49: 1185–1209.
- Marchetti K., Nakamura H., Gibbs, H.L. 1998. Host race formation in the Common Cuckoo. *Science* 282: 471–472.
- Morell V. 1998. Male Mating Blocks New Cuckoo Species. *Science* 282: 393.
- Punnett R.C. 1933. Inheritance of egg-colour in the parasitic cuckoos. *Nature* 132: 892.
- Skjelseth S., Moksnes A., Røskaft E., Gibbs H.L., Taborsky M., Taborsky B., Honza M., Kleven O. 2004. Parentage and host preference in the common cuckoo *Cuculus canorus*. *J. Avian Biol.* 35: 21–24.
- Teuschl Y., Taborsky B., Taborsky M. 1998. How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting. *Anim. Behav.* 56: 1425–1433.
- Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell B. (ed.). *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*, pp. 136–179. Aldine, Chicago.
- Vogl W., Taborsky M., Taborsky B., Teuschl Y., Honza M. 2002. Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests. *Anim. Behav.* 64: 843–850.

**Joanna Sudyka**

Institut Nauk o Środowisku UJ  
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków  
joanna.sudyka@uj.edu.pl