

Kdo určuje délku hnízdni péče u otevřeně hnízdících pěvců: rodiče nebo potomci?

Who determines length of the nestling period in open-nesting passerines: parents or offspring?

Beata Matysioková & Tomáš Grim

Přírodovědecká fakulta UP, katedra zoologie, tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc;
e-mail: betynec@centrum.cz, grim@prfnw.upol.cz

Matysioková B. & Grim T. 2005: Kdo určuje délku hnízdni péče u otevřeně hnízdících pěvců: rodiče nebo potomci? *Sylvia* 41: 35–49.

Doba hnízdni péče (délka pobytu mláďat na hníždě) je jedním z důležitých parametrů rozmnožování ptáků. Mechanismus ukončení hnízdni péče se snaží vysvětlit několik hypotéz; v podstatě je lze rozdělit na ty, které předpokládají, že o opuštění hnízda rozhodují mláďata, a ty, které predikují rozhodující úlohu rodičů. Dosud se všechny takovéto studie u pěvců zaměřovaly pouze na ukončení hnízdni péče u dutinových hnízdíků. Proto jsme sledovali průběh ukončení hnízdni péče u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*), který si staví otevřená hnízda. Srovnání kontrolních a experimentálních hnízd, kde byla vyměněna starší a mladší mláďata, ukázalo, že rodiče nemanipulují mláďata k opuštění hnízda ani v jedné ze sledovaných skupin. Hnízdo jako první vždy opouštěla morfologicky nejvyspělejší mláďata. Naše výsledky tedy ukazují, že proces opuštění hnízda u otevřeně hnízdících pěvců může být založen na podobném mechanismu jako u pěvců dutinových, kde o ukončení pobytu na hníždě rozhodují mláďata, která opouštějí hnízdo po dosažení určité prahové velikosti.

*The length of the nestling period is one of important life-history traits in birds. Several hypotheses have been proposed to explain the mechanism of fledging. These hypotheses predict that the fledging process is either under the control of nestlings or is manipulated by parents. All studies performed so far on passerines have concentrated on hole-nesters. Therefore we studied the process of fledging in an open-nesting passerine, the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). Comparison of unmanipulated control and experimental broods (where young and old broods were cross-fostered) showed that parents do not force nestlings to fledge in any of the studied brood categories. However, fledging process was started by the most developed chick. Our results indicate that fledging process in open-nesting passerines may be based on mechanisms similar to hole-nesting passerines where the end of nestling period results from nestlings' decision after a certain threshold body size has been achieved.*

Keywords: fledging, nestling period, parental care, parent–offspring conflict

ÚVOD

Rodičovská péče u ptáků a všech dalších živočichů obecně je chápána jako jakékoli chování, kterým rodiče zvyšují prav-

děpodobnost přežití nebo kvalitu mláďat (Clutton-Brock 1991). V užším slova smyslu zahrnuje u ptáků péči o vejce a mláďata (Clutton-Brock 1991). Ptáci vykazují široké spektrum mechanismů

rodičovské péče, od hnízdního parazitismu (Rothstein & Robinson 1998, Davies 2000), v rámci kterého se nevyskytuje žádné rodičovské chování, až po dlouhodobou péči jednoho nebo obou rodičů o vejce a mláďata. Alespoň nějaká forma rodičovské péče se vyskytuje u více než 99 % ptačích druhů (Buntin 1996). Podle teorie životních stylů (*life-history theory*) pro všechny druhy obecně platí, že zvyšující se rodičovská péče zvyšuje naději mláďat na přežití a rozmnožení, avšak snižuje pravděpodobnost přežití a rozmnožení rodičů v dalších rozmnožovacích pokusech (tzv. kompromis mezi současnou a budoucí reprodukcí; Nur 1984, Linden & Møller 1989, Clark & Ydenberg 1990, Roff 1992, Jacobsen et al. 1995).

Optimální délka rodičovské péče je pro rodiče taková, která maximalizuje jejich reprodukční úspěšnost. Optimální délka této periody z hlediska mláďat je však ta, která maximalizuje jejich pravděpodobnost přežití do reprodukčního věku. Zájmy rodičů a potomků mohou tudíž v tomto ohledu vstupovat do konfliktu ohledně intenzity a délky rodičovské péče (Trivers 1974). Tento typ konfliktu je např. u savců znám jako konflikt během odstavení (*weaning conflict*; Mock & Forbes 1992).

U ptáků takovýto konflikt může nastat až po vylíhnutí mláďat, tedy v období, kdy potomci mohou začít ovlivňovat chování rodičů žadoněním o potravu (Wright & Leonard 2002). Doba hnízdní péče (tj. doba od vylíhnutí po vylétnutí mláďat; *nestling period*) pak může být ukončena iniciativou rodičů nebo mláďat samotných. Jelikož pro „vylétnutí“ existuje několik různých významů (např. Burger 1980, Middleton 2001), považujeme v této práci za vylétnutí trvalé opuštění hnízda mláďaty (viz např. Gill 1994, Koford et al. 1994).

Příčiny ukončení rodičovské péče na

hnízdě a vylétnutí mláďat se snaží vysvětlit několik hypotéz (Johnson 2004):

(1) **Hypotéza rodičovské manipulace** (*Parental manipulation hypothesis*) navrhuje, že rodiče stimulují mláďata k vylétávání změnami v chování. Rodiče mohou donutit mláďata opustit hnízdo například snížením intenzity krmení (sýkora horská *Parus gambeli*, Grundel 1987; luňák hnědý *Milvus migrans*, Bustamante & Hiraldo 1990; raček stříbřitý *Larus argentatus*, Graves et al. 1991; alkoun holubí *Cephus columba*, Emms & Verbeek 1993; moták lužní *Circus pygargus*, Arroyo et al. 2002; datel zlatý *Colaptes auratus*, Wiebe & Elchuk 2003), lákáním mláďat z hnízda pomocí potravy či vokalizací (sýkora modřinka *Parus caeruleus*, Arnold & Arnold 1952; sýkora koňadra *Parus major*, Walker 1972; orlovec říční *Pandion haliaetus*, Green 1976; sokol stěhovavý *Falco peregrinus*, Ratcliffe 1980; luňák hnědý, Bustamante & Hiraldo 1990) případně i zvýšenou agresí vůči mláďatům (kolibřík Clémenciin *Lampornis clemenciae*, Ficken 2002).

(2) **Hypotéza prahové velikosti mláďate** (*Threshold size hypothesis*) předpokládá, že mláďata vylétnou po dosažení určitého stupně vývoje, který je kritický pro jejich další přežití mimo hnízdo (buřňák Audubonův *Puffinus lherminieri*, Harris 1969; papuchalk severní *Fratercula arctica*, Harris 1983; sýkora babka *Parus palustris*, Nilsson 1990; Nilsson & Svensson 1993; lejssek černohlavý *Ficedula hypoleuca*, Nilsson & Svensson 1993; rorýs obecný *Apus apus*, Martins 1997; vlašťovka stromová *Tachycineta bicolor*, Michaud & Leonard 2000; papuchalk růžkatý *Cerorhinca monocerata*, Deguchi et al. 2004; střízlík domácí *Troglodytes aedon*, Johnson 2004). Po dosažení této prahové velikosti převýší zisky z opuštění hnízda zisky ze setrvání na hnízdě. Mláďata mohou

mít například užitek z opuštění hnízda, když je riziko predace na hnízdě větší než mimo ně (Schaefer et al. 2004). Opuštění hnízda může mláděti také usnadnit získávání potravy snadnějším kontaktem s rodiči díky zvýšené mobilitě mláděte a přechodem na samostatné krmení.

(3) **Hypotéza kompetice mezi mláďaty** (*Nestling competition hypothesis*) je založena na předpokladu, že vylétávání zahajuje mládě, které není schopno konkurovat svým sourozencům v kompetici o potravu (např. je v nejhorší kondici, nebo je nejmenší). Mimo hnízdo se může pokusit opatřit si potravu samo (rorýs obecný, Martins 1997), nebo získat více potravy od rodičů, kteří upřednostňují krmení již vylétnutých mláďat (sýkora koňadra, Lemel 1989).

(4) **Hypotéza příbuzenské selekce** (*Kin selection hypothesis*) je založena na představě, že v některých situacích může nejstarší a nejlépe vyvinuté mládě zpomalit začátek vylétávání, aby zvýšilo svoji inkluzivní fitness. Toto zpoždění by jeho později vylíhnutým sourozencům poskytlo navíc čas dospět a vyrůst, čímž by vzrostla jejich šance na přežití (střízlík domácí, Freed 1988).

Ve své práci jsme se zaměřili na faktory určující vylétnutí mláďat z hnízda u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*), pěvce, který si staví otevřená hnízda. Tento druh jsme zvolili proto, že všechny práce, které se dosud zabývaly podobným tématem u pěvců, se zaměřily výhradně na hnízdiče dutinové (viz výše). Mezi oběma skupinami jsou však zásadní rozdíly ve způsobu života. Nedutinoví hnízdiči jsou více zatíženi predací než dutinoví, mají nižší hnízdní úspěšnost a kratší dobu hnízdní péče (Martin & Li 1992, Martin 1995).

U rákosníka obecného je možné testovat první tři uvedené hypotézy (viz výše), nikoli však hypotézu příbuzenské

selekce, protože rákosníci obecní se líhnou poměrně synchronně a hierarchie mezi mláďaty bývá většinou příliš malá (vlastní nepublikovaná data), aby se faktor příbuzenské selekce mohl uplatňovat.

Na základě výše uvedených hypotéz jsme tedy testovali následující predikce (číslování odpovídá výše uvedeným hypotézám):

(1) Ukončení hnízdní péče určují rodiče tím, že snižují frekvenci krmení mláďat v hnízdě; to se může projevit snižováním hmotnosti mláďat před vylétnutím.

(2) Ukončení hnízdní péče určují mláďata tím, že sama opustí hnízdo po dosažení určité prahové velikosti. Nejprve tedy opouští hnízdo mládě, které dosáhlo nejdále ve vývoji oproti svým sourozencům co do hmotnosti či kosterního růstu.

(3) Ukončení hnízdní péče zahajuje mládě, které je nejmenší nebo v nejhorší kondici.

METODIKA

Terénní práce probíhaly na rybníční soustavě u obce Lužice (okres Hodonín; 48°51' N 17°04' E) v letech 2002–2004, vždy od začátku června do poloviny července. Celá soustava zahrnuje sedm rybníků (Bojanovický, Komárovský, Nad sádkami, Výtopa, Novodvorský, Dvorský, Písečenský a Lužický), z větší části využívaných ke kapro-kachnímu chovu. Rákosník obecný zde hnízdí převážně v rákosu obecném (*Phragmites australis*), tvořícím největší část litorálního porostu, vzácněji pak i v orobinci úzkolistém (*Typha angustifolia*).

Velikost snůšek a značení mláďat

Do pokusů jsme zahrnuli pouze hnízda, která obsahovala čtyři mláďata, abychom odfiltrovali případný vliv počtu

mláďat na intenzitu rodičovské péče. Pokud to situace umožňovala, upravovali jsme na požadovanou velikost i hnízda s více či méně mláďaty. Tyto úpravy jsme prováděli přemístěním jednoho mláděte do jiného hnízda se stejně starými mláďaty v případě, že hnízdo obsahovalo původně pět mláďat, nebo přidáním mláděte nebo mláďat stejného věku z jiného hnízda, pokud hnízdo obsahovalo méně než čtyři mláďata. Mláďata v každém hnízdě, které bylo dále využíváno k pozorování a pokusům, byla značena ihned po vylíhnutí černým lihovým fixem na prsty nohou tak, aby bylo možno jedince bezpečně individuálně rozeznat. Protože se značení vlivem otěru postupně ztrácelo, bylo nutno ho při každé manipulaci s ptáky obnovovat. V roce 2004 byla navíc mláďata 8. nebo 9. den po vylíhnutí individuálně značena netoxickými barvami na temeno hlavy, aby byla usnadněna identifikace při vylétávání.

Experimentální skupiny

Doba hnízdní péče je u rákosníka obecného nejčastěji 10–11 dní (Hudec 1983, Cramp 1992). Jako den 0 jsme určili den, kdy se vylíhlo poslední (čtvrté) mládě.

Abychom otestovali hypotézu rodičovské manipulace, konfrontovali jsme rodiče s mláďaty o 3–6 dnů staršími respektive mladšími, než tomu bylo za původní přirozené situace. Toho jsme dosáhli vzájemnou výměnou (*cross-fostering*) mladších (1–4 dny) a starších (5–7 dnů) mláďat (naprostá většina výměn byla provedena pro mláďata ve věku 2 respektive 6–7 dnů). Sledovali jsme rozdíly v rodičovské péči a růstových parametrech mezi následujícími skupinami:

Mladší, kde byla původní mláďata vyměněna za mladší. Náhradní rodiče tak byli konfrontováni s mláďaty, která potřebovala k dokončení svého vývoje na

hnízdě o 3–6 dnů více než jejich vlastní mláďata, a byli proto „nuceni“ starat se o ně déle než za přirozených okolností.

Starší, kde byla původní mláďata vyměněna za starší. Náhradní rodiče tak obdrželi mláďata, která potřebovala k dokončení svého vývoje na hnízdě o 3–6 dnů méně než jejich vlastní mláďata, a byla proto schopna vylétnout dříve než za přirozených okolností.

Kontrolní manipulovaná, kde byla původní mláďata ve dni 2 vyměněna za mláďata stejného věku, abychom otestovali případný vliv samotné manipulace s mláďaty na rodičovské chování.

Kontrolní nemanipulovaná, která zůstala bez jakéhokoli experimentálního zásahu, byla měřena a filmována stejně jako ostatní hnízda.

Výměna mláďat byla vždy naplánována tak, aby proběhla co nejrychleji (tj. nejdéle do 30 min). Všechna mláďata z jednoho hnízda byla přenesena do hnízda, které bylo vybráno na základě výše uvedených kritérií. Zde byla vyměněna za původní mláďata a ta byla naopak přesunuta do hnízda prvního. Manipulace neměla žádný zjištěný negativní vliv na přežívání mláďat a žádná z přemístěných mláďat nebyla opuštěna.

Sledování rodičovské péče

Ve dnech 0, 2, 3, 7 a 8 stáří mláďat bylo každé hnízdo každé kategorie po dobu 90 min natáčeno na videokameru (systém Hi8). Na jednotlivých hnízdech bylo natáčení prováděno pokud možno ve stejnou denní dobu, aby se eliminoval možný vliv měnící se intenzity krmení během dne (např. Cox 1960, Knapton 1984). Videozáznam nebyl pořizován za deště, velmi silného větru, u hnízd, jejichž umístění neumožňovalo instalaci kamery (např. hnízda daleko od pevného břehu v hlubší vodě) a u hnízd, kde rodiče odmítali po první instalaci kamery krmit.

Ze záznamů bylo analyzováno prvních 60 min od okamžiku, kdy jeden z rodičů začal krmit mláďata. Zaznamenávali jsme počet příletů rodičů na hnízdo, při nichž byla mláďata krmena (návštěvy bez krmení nebyly počítány).

Hnízda jsme kontrolovali průběžně třikrát denně ode dne 9 až po vylétnutí všech mláďat. Zaznamenávali jsme pořadí, v jakém mláďata všech čtyř pokusných kategorií opouštěla hnízdo. Ne ve všech případech se podařilo pořadí opouštění zaznamenat. Hnízda, kde všechna mláďata vylétla mezi dvěma po sobě jdoucími kontrolami, jsme z analýzy vylétávání vyloučili. Pokud mezi dvěma kontrolami vylétla dvě nebo tři mláďata, byla každému z těchto mláďat přiřazena průměrná hodnota z pořadí vylétávání (např. vylétla-li zároveň mláďata č. 2 a 3, dostala obě pořadí 2,5). Takovýto přístup je konzervativní a snižuje pravděpodobnost chyby prvního druhu.

Sběr biometrických dat

Ve dnech 0, 2, 3, 7 a 8 věku mláďat jsme mláďatům ve všech čtyřech kategoriích hnízd měřili digitálním posuvným měřidlem délku běháku (tarsometatarsus) s přesností na 0,1 mm. Ve stejné dny jsme mláďata také vážili na digitální váze s přesností na 0,01 g. Mláďata jsme měřili a vážili vždy až po ukončení filmování. Sběr biometrických dat byl prováděn standardními metodami (Hromádka 1998).

Kondice byla spočítána podle vzorce (Lemel 1989):

$$\sqrt[3]{m/d}$$

kde m je hmotnost mláďete ve dni 8 a d je délka běháku ve dni 8.

Testování hypotézy 1: rodičovská manipulace

Kdyby rodiče kontrolovali dobu hnízdní péče, mohli by se řídit např. pravidlem:

„Krm po dobu 10 dní a poté sniž nebo přeruš krmení“. Tato hypotéza by byla podpořena, pokud by ve dnech 7 a 8 byla frekvence krmení na hnízdech kategorie „mladší“ významně nižší oproti frekvenci krmení u hnízd „kontrolních“ a „starších“. Pokud ale není doba hnízdní péče pod kontrolou rodičů, měla by být mláďata z hnízd kategorie „mladší“ krmena po celou dobu svého pobytu na hnízdě stejně jako u „kontrolních“ hnízd a vylétnout ve stejném věku jako za přírodních okolností (tj. 10–11 dní). Dále by mláďata v kategorii „starší“ měla vylétnout buď ve stejném nebo vyšším věku, než je pro rákosníka obecného běžné. Mláďata ze snůšek kategorie „kontrolní manipulovaná“ by měla vylétnout ve stejném věku jako mláďata kategorie „kontrolní nemanipulovaná“, pokud manipulace neměla na rodičovské chování žádný vliv. Stejně predikce platí i pro délku běháku, hmotnost a kondici.

Testování hypotézy 2: prahová velikost mláďete

K otestování hypotézy, že mláďata opouštějí hnízdo poté, co dosáhnou určité kritické velikosti, jsme testovali vliv délky běháku a hmotnosti měřené v den 8 na pořadí vylétnutí mláďete z hnízda. Má-li tato hypotéza platnost, pak můžeme očekávat, že velikost minimálně jedné z těchto proměnných bude negativně korelována s pořadím vylétávání.

Testování hypotézy 3: kompetice mezi mláďaty

Podle této hypotézy by hnízdo měla jako první opouštět mláďata, která jsou menší a/nebo v horší kondici než jejich sourozenci. Platí-li tato hypotéza, měli bychom najít pozitivní korelaci mezi pořadím vylétávání z hnízda a hmotností, délkou běháku nebo kondicí mláďete.

Analýza dat

Vzhledem k relativně malým velikostem vzorků jsme statisticky analyzovali jen data naměřená ve dni 8, v grafech jsou však z ilustrativních důvodů zahrnuta data ze všech sledovaných dnů.

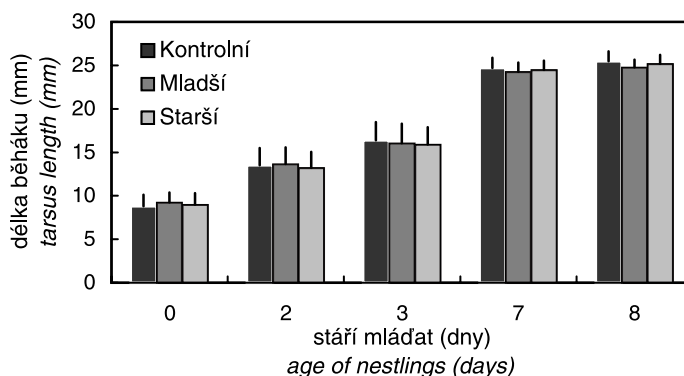
Pro testování vztahu růstových proměnných a pořadí vylétávání z hnízda jsme použili obecné lineární smíšené modely předpokládající normální rozložení chyby a odhadující parametry metodou REML. Jako test významnosti pro fixní efekty byl použit F-test počítající stupně volnosti pro jmenovatele metodou Kenwarda a Rogera. Náhodnými efekty byl rok a identita snůšky (uhnížděná v roce).

Abychom odfiltrovali vliv variability mezi hnízdy, která by mohla smazat celkový efekt sledovaných proměnných na vylétávání, vycentrovali jsme hodnoty nezávislých proměnných proti jejich průměrům v rámci jednotlivých snůšek. V separátních analýzách jsme pak zpracovali centrovaná i ncentrovaná data. Všechny výpočty byly provedeny v programech SAS a JMP. Výsledné hodnoty jsou uvedeny jako průměr \pm SD.

VÝSLEDKY

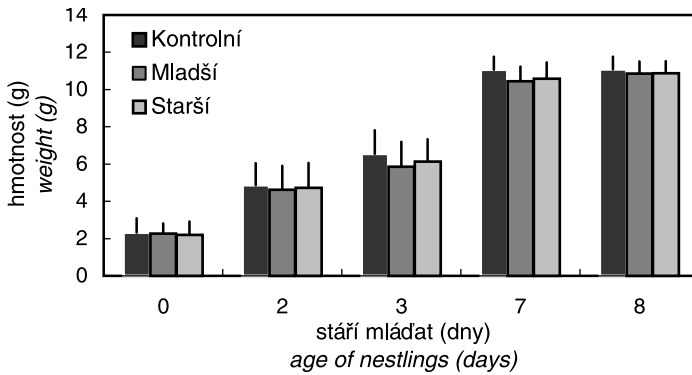
Délka pobytu mláďat v hnízdně se nelišila mezi dvěma kontrolními skupinami „kontrolní nemanipulovaná“ ($10,26 \pm 0,49$ dne) a „kontrolní manipulovaná“ ($10,21 \pm 0,44$ dne) (Mann-Whitney test: $U_{6,4} = 0,00$; $p = 1$). Stejně tak jsme nezjistili žádné rozdíly v délce běháku, hmotnosti, kondici a frekvenci krmení ve věku 8 dní mezi těmito dvěma kontrolami (Mann-Whitney testy, vše n.s.). Proto jsme výsledky z těchto dvou skupin sloučili a dále je použili jako „kontrolní“ pro srovnání s experimentálními hnízdy.

Nezjistili jsme žádný pokles frekvence krmení mláďat rodiči mezi dnem 7 ($24,50 \pm 1,60$) a 8 ($23,65 \pm 1,58$) před vylétnutím po sloučení všech dat (Mann-Whitney test: $U_{22, 23} = 0,13$; $p = 0,90$). Rodiče však mohli – pokud by platila hypotéza rodičovské manipulace – začít snižovat frekvenci krmení později. Tak tomu však nebylo, protože frekvence krmení ve dni 8 se nijak nelišila mezi mladšími, staršími a kontrolními hnízdy, stejně tak jako jsme nenašli žádný rozdíl v délce běháku, hmotnosti a kondici mezi skupinami ve stejném věku



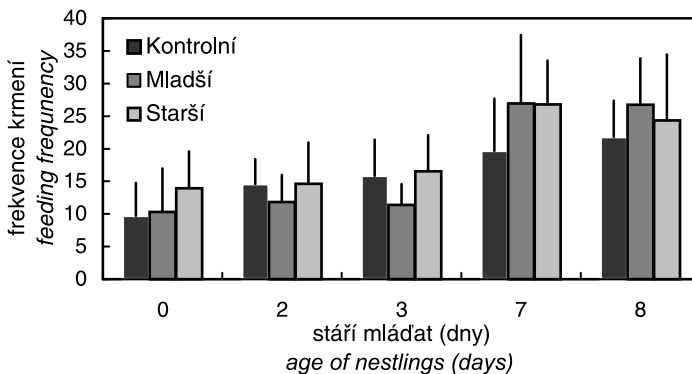
Obr. 1. Srovnání délky běháku (průměry \pm SD) mezi experimentálními kategoriemi v průběhu doby rodičovské péče na hnízďě. Den 0 = den vylíhnutí posledního mláděte.

Fig. 1. Comparison of tarsus length (mean \pm SD) among experimental groups throughout the nestling period. Day 0 = day when the last chick hatched. „Kontrolní“ = Control group, „Mladší“ = Young group, „Starší“ = Old group (for explanations see Summary).



Obr. 2. Srovnání hmotnosti (průměry \pm SD) mezi experimentálními kategoriemi v průběhu doby rodičovské péče na hnízdě. Den 0 = den vylíhnutí posledního mláděte.

Fig. 2. Comparison of nestling weights (mean \pm SD) among experimental groups throughout the nestling period. Day 0 = day when the last chick hatched. „Kontrolní“ = Control group, „Mladší“ = Young group, „Starší“ = Old group (for explanations see Summary).



Obr. 3. Srovnání frekvence krmení (= počet krmení za 1 hodinu; průměry \pm SD) mezi experimentálními kategoriemi v průběhu doby rodičovské péče na hnízdě. Den 0 = den vylíhnutí posledního mláděte.

Fig. 3. Comparison of feeding frequencies (i.e. number of feedings per brood per hour; mean \pm SD) among experimental groups throughout the nestling period. Day 0 = day when the last chick hatched. „Kontrolní“ = Control group, „Mladší“ = Young group, „Starší“ = Old group (for explanations see Summary).

(Kruskal-Wallis ANOVA, vše n.s.; obr. 1, 2, 3). Doba od vylíhnutí po vylétnutí se také nelišila mezi kontrolními ($10,24 \pm 0,44$ dne, $n = 10$), staršími ($10,52 \pm 0,34$ dne, $n = 8$) a mladšími ($10,42 \pm 0,50$ dne, $n = 6$) hnízdy (Kruskal-Wallis ANOVA: $df = 2$, $\chi^2 = 2,17$, $p = 0,34$).

Pořadí vylétnutí mláděte bylo významně negativně ovlivněno délkou běháku ve dni 8, tj. nejdříve opouštěla hnízdo mláďata s nejdelším běhákem ($F_{1,64} = 15,67$; $p = 0,0002$; intercept: $2,50 \pm 0,11$; $t_{64} = 22,75$; $p < 0,0001$; směrnice: $-0,48 \pm 0,12$; $t_{64} = -3,96$; $p = 0,0002$). Kvalitativně

stejný výsledek jsme získali i tehdy, když nebyla data pro délku běháku centrována ($F_{1,64} = 10,28$; $p = 0,0021$). Efekt experimentální skupiny (kontrola, starší, mladší), roku a hnízda nebyl významný.

Vzhledem k hmotnosti ve dni 8 z hnízda jako první odcházela nejtěžší mláďata (centrovaná data; $F_{1,64} = 7,19$; $p = 0,0093$; intercept: $2,50 \pm 0,12$; $t_{64} = 22,67$; $p < 0,0001$; směrnice: $-0,48 \pm 0,18$; $t_{64} = -2,68$; $p = 0,0093$). Ke kvalitativně stejnému výsledku vedla i necentrována data ($F_{1,64} = 4,53$; $p = 0,0372$).

Kondice mláděte v osmém dni naopak korelovala pozitivně s vylétáváním v souboru centrovaných dat ($F_{1,64} = 4,36$; $p = 0,0408$), u necentrováných dat tento efekt nebyl významný ($F_{1,64} = 3,19$; $p = 0,0790$). Naše data tedy naznačují tendenci, že nejprve z hnízda odcházejí mláďata v nejnižší kondici. Tento na první pohled paradoxní výsledek (pořadí vylétávání koreluje negativně s hmotností a délkou běháku mláděte, ale pozitivně s jeho kondicí, která je přímo úměrná velikosti mláděte) lze vysvětlit tím, že hmotnost mláděte klesá s pořadím vylétnutí pomaleji (směrnice: $-0,4744$) než délka běháku (směrnice: $-0,4812$) a tím pádem kondice mláděte se zvětšující se délkou běháku klesá (centrovaná data: $F_{1,64} = 112,58$; $p < 0,0001$; směrnice: $-0,0023 + 0,0002$; $t_{64} = -10,61$; $p < 0,0001$). Tento výsledek lze interpretovat tak, že větší mláďata nestačí hmotností kompenzovat kosterní růst tak, aby si udržela takovou kondici jako menší mláďata. Na druhé straně může být tento výsledek vedlejším produktem toho, že snižováním hmotnosti se starší mláďata mohou připravovat na brzký výlet z hnízda (Remeš & Martin 2002). Testovali jsme růstové charakteristiky mláďat ze dne 8, což je stále asi 2,5 dne před výletem z hnízda, takže zatímco větší mláďata už se mohla připravovat na opuštění hnízda snižováním

hmotnosti, menší mláďata s touto růstovou změnou mohla začít až v den 9 nebo 10, což už jsme nemohli zaznamenat (starší mláďata jsme se nesnažili měřit, abychom nezpůsobili předčasně vylétnutí mláďat z hnízda).

Pořadí vylétnutí také pozitivně souviselo s celkovou dobou pobytu mláděte v hnízdě – mláďata, která vylétla jako první, opustila hnízdo průměrně v nižším věku než jejich mladší sourozenci, kteří vylétli ve vyšším věku ($F_{1,55} = 4,94$; $p = 0,0304$). Pořadí vylétnutí také velice významně pozitivně korelovalo s pořadím vylíhnutí konkrétních mláďat ($F_{1,65} = 45,09$; $p < 0,0001$).

DISKUSE

Sledování rodičovské péče rákosníka obecného na experimentálních a kontrolních hnízdech ukázalo, že nejdříve hnízdo opouštějí mláďata, která jsou morfologicky nejvyvinutější (největší délka běháku a hmotnost), strávila v hnízdě relativně méně času než jejich sourozenci a jsou zároveň v relativně horší kondici než ostatní mláďata v hnízdě. Velmi významným faktorem ovlivňujícím pořadí vylétávání bylo pořadí vylíhnutí, což naznačuje, že dříve vylíhlá mláďata opouštějí hnízdo dříve oproti mláďatům vylíhnutým později, což by mohlo být výhodné vzhledem k nižší predaci na mláďatech mimo hnízdo (Roff et al. 2005; viz níže). Srovnání frekvence krmení na experimentálních a kontrolních hnízdech neukázalo žádné rozdíly v péči o mláďata. Rodiče se tedy o mláďata starali podle jejich potřeb a ne podle dosavadní délky rodičovské péče (tedy předešlých investic).

Rodičovská manipulace (predikce 1)

V naší populaci rákosníků obecných jsme nezjistili žádnou manipulaci doby

hnízdní péče ze strany rodičů. Frekvence krmení ve věku mláďat 7 a 8 dnů zůstala stejná u všech pokusných kategorií (obr. 3). Odrazem toho je i fakt, že růst mláďat a jejich kondice se mezi skupinami nelišil (obr. 1 a 2).

Snížení frekvence krmení vedoucí k ukončení pobytu mláďat na hnízdě se zdá být běžné u dravců (Green 1976, Arroyo et al. 2002). U některých dravců bylo navíc pozorováno nošení kořisti na dohled mláďatům, což bylo interpretováno jako snaha rodičů urychlit vylétávání, aby redukovali riziko predace mláďat na hnízdě (Ratcliffe 1980, Bustamante & Hiraldo 1990). Klesající frekvence krmení s věkem mláďat byla zaznamenána také u šplhaviců (Wiebe & Elchuk 2003) a dlouhokřídlých (Graves et al. 1991).

Snížování frekvence krmení s věkem mláďat se vyskytuje také u andulek vlnkovaných (*Melopsittacus undulatus*) (Stamps et al. 1985), kde však tuto strategii užívá pouze samice, která rozděljuje potravu mláďatům ve vysoce asynchronní snůšce nepřímou úměrně podle jejich velikosti. Čím jsou mláďata větší, tím méně potravy od samice získávají (Stamps et al. 1985).

U pěvců byla rodičovská manipulace pozorována jen výjimečně. U dvou druhů sýkor byla zaznamenána snaha rodičů vylákat mláďata z hnízda pomocí potravy. U sýkory koňadry (Walker 1972) se samec takto pokoušel z hnízdní dutiny vylákat mládě, které bylo mnohem menší než jeho sourozenci, kteří už vylétli. U sýkory modřinky (Arnold & Arnold 1952) to byl opět samec, kdo tímto způsobem ukončoval pobyt mláďat na hnízdě. V tomto případě byl také samec jediným, kdo se o hnízdo staral, protože samice během hnízdní periody zřejmě zahynula. Ani jedna z těchto situací však není typická. Uvedené mládě sýkory koňadry bylo výrazně menší než

jeho sourozenci a o hnízdo u sýkor modřinek se staral pouze jeden z rodičů. Není tedy jisté, jak by u těchto druhů probíhalo ukončování hnízdní péče za normálních okolností.

U špačků obecných (Litovich & Power 1992) docházelo ke snižování rodičovských investic pouze tehdy, když bylo mladým špačkům experimentálně zamezeno vylétnutí z hnízdní dutiny, čímž došlo k umělému prodloužení přetrvávání mláďat na hnízdě. Proto se zdá, že ani u špačků obecných není za přirozených okolností vylétávání zapříčiněno rodičovskou manipulací. Snižování frekvence krmení před vylétnutím mláďat z hnízda bylo pozorováno za přirozených podmínek pouze u sýkory horské (Grundel 1987) a salašníka modrého (*Sialia sialis*) (Pinkowski 1978).

Zvláštním případem rodičovského chování spojeného s ukončením hnízdní péče je agrese vůči potomkům, která byla pozorována u kolibříka Clémentiina (Ficken 2002). U jiných druhů nebyla rodičovská agrese uplatňující se v takové situaci zaznamenána, ale někdy se objevuje při ukončování pohnízdní péče (*postfledging period*), jako například u orla iberského (*Aquila adalberti*) (Alonso et al. 1987).

Jak bylo zmíněno výše, u rákosníků obecných se frekvence krmení s věkem mláďat na hnízdě nesnižuje, a to dokonce ani u snůšek, které museli rodiče vychovávat déle, než je pro tento druh obvyklé (skupina „mladší“). Protože mláďata z hnízd kategorie „mladší“ vylétala ve stejném věku jako z hnízd skupiny „kontrolní“, lze předpokládat, že se rodiče nepokoušejí mláďata donutit opustit hnízdo ani lákáním na potravu, ani agresí. Tuto hypotézu podporuje i fakt, že člověkem odchovaná mláďata rákosníků obecných, která byla krmena v pravidelných intervalech, opustila hnízdo ve stejnou dobu, jako mláďata

stejného druhu v přirozených podmínkách (Davies & Green 1976). Rodiče rákosníků obecných pravděpodobně nemají pro krmení mláďat pevný limit a krmí nejspíše podle pravidla „Krm mláďata na hnízdě, dokud sama nevylétnou“, a proto jsou ochotni pečovat o mláďata déle.

Podobně by se dal vysvětlit i kuriózní případ prodloužené rodičovské péče, jež byl zaznamenán u vrabců domácích (*Passer domesticus*) (Summers-Smith 1963), kde rodiče krmili mládě zamotané v hnízdě do motouzů po celý podzim a zimu. Tato péče byla přerušena až po zásahu pozorovatele, který mládě osvobodil.

Prahová velikost mláďete (predikce 2)

Naše výsledky naznačují, že mláďata rákosníků obecných vylétnou, jakmile dosáhnou délky běháku (resp. hmotnosti), která je odrazem určitého stupně vývoje. Toto zjištění je ve shodě s hypotézou prahové velikosti mláďat, podle které jako první opouští hnízdo nejvyvinutější mládě a další ho následují.

Stejně výsledky byly získány i pro několik druhů buňňáků a papuchalků (Harris 1969, Harris 1983, Deguchi et al. 2004). Stejně jako u rákosníka obecného ani zde nedochází k rodičovské manipulaci a umělé prodloužení hnízdní péče nemá vliv na chování rodičů. Jelikož tyto druhy mají pouze jedno mládě, nevyskytuje se zde ani kompetice mezi mláďaty a mládě proto zřejmě opouští hnízdo po dosažení velikosti, důležité pro další přežití mimo hnízdo. Podobně je tomu i u rorýsů obecných (Martins 1997) v letech, kdy je dostatek potravy. V těchto letech se mezi mláďaty nevytváří hierarchie a jako první vylétává nejstarší ze sourozenců.

U pěvců tato hypotéza získává největší podporu. Vylétávání mláďat po dosa-

žení prahové velikosti bylo pozorováno kupříkladu u sýkory babky (Nilsson 1990, Nilsson & Svensson 1993), lejska černohlavého (Nilsson & Svensson 1993), vlaštovky stromové (Michaud & Leonard 2000) či střízlíka domácího (Johnson et al. 2004). U lejska černohlavého a sýkory babky nemělo umělé prodloužení hnízdní péče vliv na chování rodičů a rodiče byli ochotni se o mláďata starat po delší dobu, než je obvyklé (Nilsson & Svensson 1993), podobně jako u rákosníka obecného (tato studie).

Kompetice mezi mláďaty (predikce 3)

Hypotéza kompetice mezi mláďaty byla u rákosníků obecných našimi daty podpořena. Tato hypotéza předpovídá, že hnízdo jako první opouští mládě, které je v horší kondici než jeho sourozenci. Přestože u rákosníků obecných jako první opouštěla hnízdo nejvyvinutější mláďata (s nejdelším běhákem a největší hmotností) byla tato mláďata zároveň v relativně horší kondici než jejich sourozenci. Tento na první pohled kontraintuitivní výsledek je v souladu se zjištěním, že s růstem mláďete roste jeho hmotnost pomaleji než délka běháku (směrnice regrese hmotnosti na běhák: 0,41; viz také Výsledky). Toto zjištění ukazuje, že hypotéza prahové velikosti a hypotéza kompetice mezi mláďaty nejsou alternativami, ale mohou platit zároveň. Je ovšem také důležité zdůraznit, že vliv délky běháku a hmotnosti byl mnohem významnější (obě $p < 0,0001$) než vliv kondice, který byl významný pouze marginálně (viz Výsledky). To sice svědčí více pro hypotézu prahové velikosti, ale nic nemění na závěru, že opouštění hnízda mláďaty může být zároveň ovlivněno jejich velikostí i kondicí. Podle jiné varianty hypotézy kompetice mezi mláďaty má jako první odcházet z hnízda posledně vylíhlé mládě

nebo nejmenší mládě – tato varianta je našimi daty u rákosníka obecného vyvrácena. Každopádně je třeba tyto závěry ověřit v dalším výzkumu.

Opouštění hnízda mláďaty, která jsou v horší kondici z důvodu kompetice mezi sourozenci, pozoroval Martins (1997) u rorýsů obecných, ale pouze v roce, kdy byl nedostatek potravy a mezi mláďaty v hnízdě byla proto ustavena výrazná velikostní hierarchie. Jako první vylétalo nejmladší mládě ze snůšky. Ačkoli vylétnutí není u rorýsů obecných spojeno se získáním lepšího přístupu k rodičům poskytujícím potravu (mladí rorýsi se ihned po opuštění hnízda začínají žít sami), může méně kompetitivní mládě získat mimo hnízdo více potravy, než kdyby zůstalo v hnízdě a muselo odolávat kompetici ze strany starších sourozenců. Podobnou situaci zaznamenal Lemel (1989) u sýkory koňadry. Zde hnízdo jako první opouštělo mládě v nejhorší kondici, což ale nebylo nutně nejmenší mládě (podobně jako v naší studii). Jakmile vylétlo, získalo nad sourozenci výhodu, protože u sýkory koňader rodiče preferenčně krmí mláďata mimo hnízdo. Preference krmení vylétlých mláďat je u ptáků běžná (např. sýkora koňadra, Lemel 1989; sýkora babka, Nilsson 1990), avšak není bezpodmínečná. V některých případech mohou rodiče zvýhodňovat mláďata na hnízdě, jak je tomu kupříkladu u tyrana královského (*Tyrannus tyrannus*) (Morehouse & Brewer 1968).

V souvislosti s měřením kondice mláďat je však třeba upozornit, že mláďata altriciálních ptáků často snižují před výletem z hnízda hmotnost (Remeš & Martin 2002), což ale nesouvisí s nižší frekvencí krmení rodiči, ale se změnami ve složení těla (snižování zásob tuku, zrání tkání a snižování obsahu vody atd.; Starck & Ricklefs 1998). Kondice je měřena jako poměr hmotnosti k délce bě-

háku (Lemel 1989). Mají-li tedy sourozenci stejnou délku běháku, může se zdát, že první vylétuje mládě v nejhorší „kondici“, což zdánlivě podporuje hypotézu kompetice mezi mláďaty. Ve skutečnosti však může jít o přirozený proces nesouvisející s konkurencí mezi mláďaty, ale ontogenetickými procesy nezávislými na rodičovské péči (Remeš & Martin 2002). Jinými slovy, pokud mláďata vylétují postupně a před výletem snižují hmotnost, tak automaticky dojdeme k závěru, že první vylétuje mládě v nejhorší kondici. Proto se domníváme, že lepším měřítkem míry kompetice mezi mláďaty je jejich velikost, která je hlavním faktorem určujícím rozdělování potravy mezi mláďata (Wright & Leonard 2002).

Vliv migrace a predace na opouštění hnízda mláďaty

Proč mláďata výše uvedených druhů nezneužívají rodičovské ochoty pro získání většího množství rodičovské péče a nezůstávají na hnízdě déle? Kromě sýkory babky patří všechny výše jmenované druhy pěvců mezi pravidelné nebo částečné (sýkora koňadra) migranty. Jedním z možných vysvětlení je proto potřeba mláďat co nejdříve se osamostatnit a připravit na nadcházející migraci. Sýkora babka sice nemigruje, ale je zde intenzivní selekce pro co nejčasnější disperzi jedinců. Ta mláďata, která se osamostatní časně v sezóně, mají mnohem větší pravděpodobnost zapojení se do sociální struktury populace a přežití do následující hnízdní sezóny než mláďata, která se osamostatní později (Nilsson & Smith in Nilsson 1990). I v tomto případě tedy mohou mít mláďata zájem zkrátit období závislosti na rodičích na co nejkratší možnou míru.

Podobná situace může nastávat i u rákosníků obecných patřících mezi dálkové migranty (Hudec 1983, Cramp 1992).

Mláďata opouštějí hnízdo s nedorostlými letkami a rýdovacími pery, která jsou ještě skryta v toulcích a mláďatům dorůstají až po opuštění hnízda. Nejsou schopna delšího letu a samostatného krmení (Davies & Green 1976). Snaha opustit hnízdo ihned po dosažení minimální velikosti stačí pro přežití mimo hnízdo potom může být způsobena nutností zdokonalit se ve schopnostech nutných pro zahájení a úspěšný průběh migrace (let, vytvoření energetických rezerv, pelichání).

U rákosníků obecných, kteří hnízdí na otevřených hnízdech, se vyskytuje ještě jeden faktor, který může uspišit vylétávání, a tím je predace. Ptáci, využívající otevřená hnízda jsou více zatíženi predací než dutinová hnízdiči (Martin 1995; Martin & Li 1992). Obecně platí, že u pěvců s vysokou predací hnízd mláďata rostou rychleji, opouštějí hnízdo dříve a s relativně menší hmotností (Remeš & Martin 2002). Např. u sýkor koňader, zástupců dutinových hnízdičů, je riziko predace na hnízdě velmi nízké v porovnání s vysokým rizikem predace mimo hnízdo (Lemel 1989). Opačné výsledky byly zjištěny pro dva druhy pěnic, hnízdících v otevřených hnízdech, kdy mláďata mimo hnízdo přežívala lépe než na hnízdě (Schaefer et al. 2004), což je obecný trend u otevřených hnízdících pěvců (Roff et al. 2005). Podobnou situaci lze očekávat i u rákosníků obecných, kde je predace hlavní příčinou ztrát na mláďatech (Cramp 1992; vlastní nepublikovaná data). Zdá se tedy, že pro mladé rákosníky obecné je proto životně důležité opustit nebezpečné hnízdo ihned po dosažení prahové velikosti, která umožňuje pohyb mláďate mimo hnízdo (viz také Remeš & Martin 2002, Roff et al. 2005).

Jestli má vliv na dobu vylétávání u rákosníků obecných migrace, vysoká predace nebo zda se uplatňují oba tyto faktory, není zatím jasné. Je proto potřeba

dalších studií, které by se zabývaly stejnou problematikou u nemigrujících pěvců, kteří si staví otevřená hnízda.

PODĚKOVÁNÍ

Připomínky dvou anonymních recenzentů tuto práci výrazně vylepšily. Za pomoc během terénních prací děkujeme A. Dvorské, M. Honzovi, M. Požgayové, P. Procházkovi, G. Rudolfsenovi, V. Šichovi a K. Vošlajerové. Práce byla podpořena granty MŠMT (grant č. 153100012 a MSM6198959212) a GAČR (206/03/D234).

SUMMARY

The lifetime reproductive success in birds is strongly influenced by fledging weight. Thus, length of the nestling period and fledging process are important aspects of bird behaviour. Several hypotheses have been suggested to explain mechanisms of fledging.

The parental manipulation hypothesis suggests that parents themselves induce fledging, e.g., by decreasing feeding rates at the nest after a period after hatching has passed. The threshold size hypothesis predicts that fledging process starts after chick development (e.g., mass, skeletal growth) has reached a certain level. Therefore under the threshold size hypothesis the first chick to leave the nest should be the most developed one. In contrast, the nestling competition hypothesis suggests that the first chick that leaves the nest is the one which has the lowest competitive ability (e.g., due to its smaller size or lower body condition) and struggles to escape sibling competition at the nest. The kin selection hypothesis expects that the oldest chick postpones fledging in order to increase its inclusive fitness by letting its younger siblings to attain more mass before fledging.

To sum up, these hypotheses predict that fledging process is either under the control of nestlings (threshold size, nestling competition, kin selection hypotheses) or is manipulated by parents (parental manipulation hypothesis). We tested the first three hypotheses (hatching asynchrony was too low in our model species to be tested).

Previous studies of fledging have concentrated on birds breeding in cavities. Therefore we decided to study an open-nesting passerine, the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*).

We established four comparative groups of nests (all broods contained four chicks): "control" nests where we cross-fostered broods of the same age (data from these broods were pooled with data from non-manipulated broods as there were no significant differences between them), "young" nests where we exchanged the original brood for other brood which was 3–6 days younger, "old" nests where we cross-fostered the original brood for other brood which was 3–6 days older.

Comparison of control and experimental nests showed that parents did not force nestlings to fledge in any of the studied categories. Our data supported the threshold size hypothesis indicating that fledging is under control of chicks and is initiated by the most developed chick.

These preliminary results suggest that fledging process in open-nesting passerines is probably not based on different mechanisms than in hole-nesting passerines. In both hole and open nesters the end of the nestling period most likely results from nestling's decision after some threshold body size is achieved.

LITERATURA

Alonso J. C., Gonzales L. M., Heredia B. & Gonzales J. L. 1987: Parental care and the

transition to independence of Spanish Imperial Eagles *Aquila heliaca* in Doñana national park, southwest Spain. *Ibis* 129: 212–224.

Arnold G. A. & Arnold M. A. 1952: The nesting of a pair of Blue Tits. *Brit. Birds* 45: 175–180.

Arroyo B. E., de Cornulier T. & Bretagnolle V. 2002: Parental investment and parent–offspring conflicts during the postfledging period in Montagu's Harriers. *Anim. Behav.* 63: 235–244.

Buntin J. D. 1996: Neural and hormonal control of parental behavior in birds. In: Rosenblatt J. S. & Snowdon C. T. (eds): *Advances in the Study of Behavior*. Vol. XXV. Academic Press, New York: 161–213.

Burger J. 1980: The transition to independence and postfledging parental care in seabirds. In: Burger J., Olla B. L. & Winn H. E. (eds): *Behavior of Marine Animals*. Vol. IV. Marine Birds. Plenum Press, New York: 367–447.

Bustamante J. & Hiraldo F. 1990: Factors influencing family rupture and parent–offspring conflict in the Black Kite *Milvus migrans*. *Ibis* 132: 58–67.

Clark C. W. & Ydenberg R. C. 1990: The risks of parenthood I. General theory and applications. *Evol. Ecol.* 4: 21–34.

Clutton-Brock T. H. 1991: *The Evolution of Parental Care*. Princeton Univ. Press, Princeton.

Cox G. W. 1960: A life history of the Mourning Warbler. *Wilson Bull.* 72: 5–28.

Cramp J. S. (ed.) 1992: *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. VI. Warblers. Oxford University Press, Oxford & New York.

Davies N. B. 2000. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. Academic Press, London.

Davies N. B. & Green R. E. 1976: The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). *Anim. Behav.* 24: 213–229.

Deguchi T., Takahashi A. & Watanuki Y. 2004: Proximate factors determining age and mass at fledging in Rhinoceros Auklets (*Cerorhinca monocerata*): intra- and interyears variations. *Auk* 121: 452–462.

Emms S. K. & Verbeek N. A. M. 1993: Brood size, food provisioning and chick growth

- in the Pigeon Guillemot *Cephus columba*. *Condor* 93: 943–951.
- Ficken M. S. 2002: Parent-offspring conflict in Blue-throated Hummingbirds. *Southwestern Naturalist* 47: 118–121.
- Freed L. A. 1988: Forced fledging: an investigation of the lengthy nestling period of tropical House Wren. *Natl. Geogr. Res.* 4: 395–407.
- Gill F. B. 1994: Ornithology. *W. H. Freeman & Company, New York*.
- Graves J., Whiten A. & Henzi S. P. 1991: Parent-offspring conflict in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Ethology* 88: 20–34.
- Green R. 1976: Breeding behaviour of Ospreys *Pandion haliaetus* in Scotland. *Ibis* 118: 475–490.
- Grundel R. 1987: Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee. *Condor* 89: 319–328.
- Harris M. P. 1969: Food as a factor controlling the breeding of *Puffinus lherminieri*. *Ibis* 111: 139–156.
- Harris M. P. 1983: Parent-young communication in the Puffin *Fratercula arctica*. *Ibis* 125: 109–114.
- Hromádka M. (ed.) 1998: Příručka k určování našich pěvců – část 3. *Invence, Litomyšl*.
- Hudec K. (ed.) 1983: Fauna ČSSR. Ptáci 3/1. *Academia, Praha*.
- Jacobsen K. O., Erikstad K. E. & Saether B. E. 1995: An experimental study of the costs of reproduction in the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ecology* 76: 1636–1642.
- Johnson L. S., Rauch R. L. & Dellone S. N. 2004: The process and causes of fledging in a cavity-nesting passerine bird, the House Wren (*Troglodytes aedon*). *Ethology* 110: 693–705.
- Knapton R. W. 1984: Parental feeding of nestling Nashville Warblers: the effect of food type, brood-size, nestling age, and time of day. *Wilson Bull.* 96: 594–602.
- Kofford R. R., Dunning J. B., Ribic C. A. & Finch D. M. 1994: A glossary for avian conservation biology. *Willson Bull.* 106: 121–137.
- Lemel J. 1989: Body-mass dependent fledging order in the Great Tit. *Auk* 106: 490–492.
- Linden M. & Møller A. P. 1989: Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends Ecol. Evol.* 4: 367–371.
- Litovich E. & Power H. W. 1992: Parent-offspring conflict and its resolution in the European Starling. *Ornithol. Monogr.* 47: 1–71.
- Martin T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin T. E., Pingjun L. & Li P. 1992: Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Martins T. L. F. 1997: Fledging in the Common Swift, *Apus apus*: weight-watching with a difference. *Anim. Behav.* 54: 99–108.
- Middleton A. L. A. & Prigoda E. 2001: What does “fledging” mean? *Ibis* 143: 296–298.
- Michaud T. & Leonard M. 2000: The role of development, parental behavior, and nest-mate competition in fledging of nestling Tree Swallows. *Auk* 117: 996–1002.
- Mock D. W. & Forbes L. S. 1992: Parent offspring conflict – a case of arrested development. *Trends Ecol. Evol.* 7: 409–413.
- Morehouse E. L. & Brewer R. 1968: Feeding of nestling and fledgling Eastern Kingbirds. *Auk* 85: 44–54.
- Nilsson J.-A. 1990: What determines the timing and order of nest-leaving in the Marsh Tit (*Parus palustris*)? In: Blondel J., Gosler A., Lebreton J. D. & McCleery R. (eds): Population Biology of Passerine Birds, An Integrated Approach. *Springer Verlag, Berlin*: 369–380.
- Nilsson J.-A. & Svensson M. 1993: Fledging in altricial birds: parental manipulation or sibling competition? *Anim. Behav.* 46: 379–386.
- Nur N. 1984: The consequences of brood size for breeding blue tits. I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53: 479–496.
- Pinkowski B. C. 1978: Feeding of nestling and fledgling Eastern Bluebirds. *Wilson Bull.* 90: 84–98.
- Ratcliffe D. A. 1980: The Peregrine Falcon. *Poyser, Berkhamsted*.
- Remeš V. & Martin T. E. 2002: Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution* 56: 2505–2518.

- Roff D. A. 1992: The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. *Chapman & Hall, New York*.
- Roff D. A., Remeš V. & Martin T. E. 2005: The evolution of fledging age in songbirds. *J. Evol. Biol.* doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.00958.x.
- Rothstein S. I. & Robinson S. K. (eds) 1998: Parasitic Birds and Their Hosts. *Oxford, Oxford Univ. Press*.
- Schaefer H.-C., Eshiamwata G. W., Munyekenye F. B. & Böhning-Gaese K. 2004: Life-history of two African *Sylvia* warblers: low annual fecundity and long post-fledging care. *Ibis* 146: 427–437.
- Stamps J., Clark A., Arrowood P. & Kus B. 1985: Parent-offspring conflict in Budgerigars. *Behaviour* 94: 1–40.
- Starck J. M. & Ricklefs R. E. (eds) 1998: Avian Growth and Development. Evolution Within the Altricial-Precocial Spectrum. *Oxford Univ. Press, New York*.
- Summers-Smith D. 1963: The House Sparrow. *Collins Press, London*.
- Trivers R. L. 1974: Parent-Offspring Conflict. *Am. Zool.* 14: 249–264.
- Walker J. E. S. 1972: Attempts at fledging of a runt Great Tit. *Bird Study* 19: 250–251.
- Wiebe K. L. & Elchuk C. L. 2003: Correlates of parental care in Northern Flickers *Colaptes auratus*: Do the sexes contribute equally while provisioning young? *Ardea* 91: 91–101.
- Wright J. & Leonard M. L. (eds) 2002: The Evolution of Begging. *Kluwer Academic Publ., Dordrecht*.

Došlo 27. května 2005, přijato 11. srpna 2005.

Received May 27, 2005; accepted August 11, 2005.