

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Proces vyvádění u lejska bělokrkého

Diplomová práce

Michaela Tajovská

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie

Prezenční studium

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, PhD

Olomouc 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně a použila pouze pramenů uvedených v seznamu použité literatury.

V Olomouci, dne 6.8. 2019

.....

Michaela Tajovská

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu mé diplomové práce Mgr. Miloši Kristovi, Ph.D. za trpělivost, ochotu a cenné rady pro tvorbu mé práce. Rovněž bych chtěla poděkovat svým rodičům za materiální a psychickou podporu v průběhu studia. Dále pak mým přátelům za podporu v těžkých chvílích, které přišly v průběhu tvorby této práce.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Michaela Tajovská

Název práce: Proces vyvádění u lejska bělokrkého

Typ práce: diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2019

Počet stran: 44

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Abstrakt:

Vyvádění, tedy okamžik, kdy mládřata opouští hnízdo a rozptylují se po okolí, je proces, který je ovlivňován mnoha faktory. Jedním z nejvýznamnějších faktorů určujících délku mláděcí periody je míra hnízdní predace. Mládřata silně predovaných ptačích druhů, třeba otevřeně hnízdicích pěvců, opouštějí hnízdo nejdříve, přičemž ale musí dosáhnout určitého prahového stupně vývoje. Tato práce se zabývá vyváděním u dutinově hnízdicího pěvce lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*). Vyvádění bylo sledováno pomocí RFID čteček, kdy čtečka zaznamenávala aktivitu mládřat opatřených mikročipem, v oblasti vletového otvoru budky. Rovněž byly využity teplotní záznamy z i-buttonů. Vyvádění nastalo nejčastěji 15–17 den po vylíhnutí prvního mláděte v hnízdě a obvykle trvalo 1–2 dny, než byla z hnízda vyvedena všechna mládřata. Faktory jako počet mládřat v hnízdě ani načasování hnízdění v průběhu sezóny neměly na délku mláděcí periody vliv. Vyvádění začínalo brzy ráno a mládřata opouštěla hnízdo v průběhu celého dne. Nejdříve byla vyváděna mládřata s nejvyšší hmotností a nejdelším křídlem, což je v souladu s předchozími studiemi na toto téma a podporuje hypotézu, že mládřata mohou hnízdo opustit, jakmile dosáhnou určitého minimálního stupně vývoje.

Klíčová slova: Vyvádění, lejsků bělokrký, čas vyvedení, stáří při vyvedení, délka křídla, trvání vyvádění, uniparentální péče, hierarchie mládřat

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Michaela Tajovská

Title: The process of fledging in the collared flycatcher

Type of thesis: Master

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

The year of presentation: 2019

Number of pages: 44

Number of appendices: 0

Language: Czech

Abstract:

Fledging is the moment when nestlings leave the nest and scatter around. This process is influenced by many factors. One of the most important factors determining the duration of the nestling period is the predation rate. Avian species whose nestlings are predated with high intensity, for example those of open-nesting passerines, have the shortest nestling period and fledge as soon as possible, once they reach a threshold state of development. In this master thesis I examined the process of fledging in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). I monitored the process of fledging with RFID readers, which recorded movement of nestlings with microchips near the entrance hole of the nestbox. In addition, I also used temperature fluctuation data from i-buttons to estimate time of fledging. Fledging started mostly 15–17 days after hatching of the first chick in the nest and it usually took 1–2 days till the last nestling from the nest fledged. The duration of the nestling period was not affected by brood size or hatching date. Fledging started early in the morning and the nestlings fledged throughout the day. Nestlings with highest weight and the longest wings fledged first, which agrees with previous studies and supports the hypothesis that nestlings fledge when they reach a threshold state of development.

Key words: Fledging, collared flycatcher, time of fledging, age at fledging, wing length, duration of fledging, uniparental care, nestling hierarchy

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Vyvádění a jeho průběh.....	1
1.2. Predace a délka mláděcí periody.....	2
1.3. Vliv počasí na růst a vývoj mládřat.....	2
1.4. Vliv rodičů na vyvádění.....	4
1.5. Vliv parazitů na délku mláděcí periody.....	4
1.6. Vliv asynchronního líhnutí na délku mláděcí periody.....	5
1.7. Cíle diplomové práce.....	6
2. Metodika.....	7
2.1. Modelový druh.....	7
2.2. Lokalita.....	8
2.3. Terénní práce a zpracování dat.....	9
2.3.1. Měření morfologických charakteristik.....	9
2.3.2. Čipování a RFID čtečky.....	9
2.3.3. I-buttony.....	11
2.3.4. Odchyt rodičů mládřat.....	15
2.4. Analýza dat.....	15
3. Výsledky.....	17
3.1. Délka mláděcí periody.....	17
3.2. Faktory ovlivňující délku mláděcí periody.....	19
3.3. Ukazatelé stupně vývoje a vyvádění.....	23
3.4. Trvání vyvádění.....	26
3.5. Denní doba vyvádění.....	27
4. Diskuse.....	29
5. Závěr.....	33
6. Seznam použité literatury.....	34

1. Úvod

1.1. Vyvádění a jeho průběh

U altriciálních ptáků jsou mláďata po vylíhnutí neopeřená, málo pohyblivá a ze začátku většinou nevidomá. V této fázi života jsou naprosto závislá na svých rodičích a péči, kterou jim poskytují, jako krmení, zahřívání či ochrana před predátory. Opouštění hnízda, které může nastat už ve věku kolem devíti dnů (Węgrzyn 2013) je v životě těchto mláďat zásadní událost. Po vyvedení se začínají osamostatňovat, učí se sami si shánět potravu a vyhledávat úkryt před predátory. Úkryt je pro mláďata velmi důležitý zejména bezprostředně po opuštění hnízda, jelikož většinou ještě neumí dokonale létat a čím kratší dobu na hnízdě stráví, tím horší jejich letové schopnosti jsou (Martin *et al.* 2018). Kondice mláďat a načasování vyvádění tedy mohou být pro jejich následné přežívání klíčové.

Vyvádění obvykle začíná brzy ráno, pár hodin po východu slunce (Johnson *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2013, Radersma *et al.* 2014), přičemž načasování výletu prvního mláděte se může mezi druhy lišit (Ribic *et al.* 2018). Předpokládá se, že brzké vyvedení poskytuje mláďatům dostatek času vyhledat si v okolí hnízda úkryt. Většina hnízd bývá vyvedena během jednoho dne, tedy poslední mládě z hnízda vyletí ve stejný den jako to první (Johnson *et al.* 2004, Ribic *et al.* 2018). Nicméně ani vyvedení během dvou dnů není neobvyklé. U sedmi otevřeně hnízdících druhů pěvců souviselo vícedenní vyvádění s počtem mláďat v hnízdě, přičemž ve více dnech vyvádění mláďat těchto druhů dohromady proběhlo u 31 % hnízd s 5 mláďaty oproti 13 % se 2 mláďaty (Ribic *et al.* 2018).

Mláďata se po vyvedení většinou na hnízdo nevrací a bývají ještě často rodiči dokrmována, přičemž někdy rodiče častěji krmí mláďata již vyvedená oproti těm, co ještě zůstávají v hnízdě (Kopachena & Falls 1993). U některých druhů, například u racků tříprstých, se ale mláďata po vyvedení vracívají zpátky na hnízdo, kde je rodiče dokrmují. Tito raci svoje mláďata od stáří 15 dnů rozpoznají a cizí mláďata krmít odmítají (Mulard & Danchin 2008). Rovněž nekrmí mláďata mimo hnízdo.

1.2. Predace a délka mláděcí periody

Jeden z nejdůležitějších faktorů rozhodujících o načasování vyvedení je míra predace mlád'at na hnízdě. Mlád'ata těch druhů ptáků, která jsou na hnízdech predována ve vysoké míře, je opouštějí dříve oproti těm, která jsou na nich predována méně (Remeš & Martin 2002). S rostoucí mírou hnízdní predace proto také roste rychlost růstu mlád'at a zkracuje se doba, po kterou setrvávají na hnízdě (Remeš & Martin 2002).

V některých případech může delší pobyt na hnízdě pravděpodobnost přežívání naopak zvyšovat. U strnadce zimního (*Junco hyemalis*) mlád'ata s experimentálně oddáleným vyvedením přežívala po opuštění hnízda lépe, protože měla lépe vyvinutá křídla, a tudíž lepší letové schopnosti (Martin *et al.* 2018). Snadněji tak mohou uniknout predátorovi. Načasování vyvádění tedy nejspíš bude výsledkem kompromisu mezi rizikem predace na hnízdě a rizikem predace po opuštění hnízda.

Riziko predace ale může v některých případech růst mlád'at naopak zpomalit. U mlád'at brambornička afrického (*Saxicola torquata axillaris*) se zpomalil růst, pokud v teritoriu, kde se nacházelo hnízdo, byl přítomen i jejich ptačí predátor tuhýk afrotropický (*Lanius collaris*) (Scheuerlein & Gwinner 2006). Toto zpomalení souviselo s méně častými návštěvami hnízda rodiči v přítomnosti tuhýka. Snížená frekvence návštěv hnízda rodiči v případě vysokého rizika predace byla zaznamenána i pro další druhy pěvců, ovšem bez celkového zpomalení růstu mlád'at (Martin *et al.* 2011).

1.3. Vliv počasí na růst a vývoj mlád'at

Lze předpokládat, že faktory jako teplota či množství srážek budou ovlivňovat růst a vývoj mlád'at. A to jak přímo, tak prostřednictvím množství dostupné kořisti v podobě různých bezobratlých. Například u dvou druhů pěvců, strnada severního a strnadce bělokorunkatého, hnízdících v arktických oblastech, ovlivňovalo počasí růst hmotnosti u mlád'at (Pérez *et al.* 2016). V roce 2014, kdy byla sezóna chladnější a více pršelo, mlád'ata přibývala na váze pomaleji než v roce 2013. Množství potravy se přitom mezi lety významně nelišilo (Pérez *et al.* 2016).

S probíhajícími globálními změnami klimatu by se vliv těchto faktorů mohl ještě zvyšovat, a kromě změn v rychlosti růstu působit změny například také v délce trvání inkubace a embryonálním vývoji mlád'at. Experimentálně zvýšená teplota v hnízdě o 1 °C

zkrátila dobu inkubace vajec u střízlíka karolinského (*Thryothorus ludovicianus*) i lesňáčka zlatého (*Protonotaria citera*) (Mueller *et al.* 2019). Mláďata střízlíka karolinského z hnízd s vyšší teplotou navíc byla před vyvedením v horší kondici a méně žadonila o potravu než mláďata z hnízd bez zásahu. Rovněž se zkrátila doba mláděcí periody. Ta se zkrátila i u mláďat lesňáčka zlatého, ale nebyla u nich pozorována zhoršená kondice před vyvedením (Mueller *et al.* 2019). Rychlejší růst při trochu vyšší teplotě, než bývá průměr v období hnízdění, byl zjištěn i u mláďat rorýse obecného (Sicurella *et al.* 2015).

Ve studii na sýkoře koňadře (*Parus major*) se v letech 2011 a 2012 lišila průměrná teplota v hnízdní budce, konkrétně v roce 2012 byla přibližně o 5 °C vyšší než v roce 2011. To ovlivnilo růst mláďat tak, že mláďata z roku 2012 měla kratší běhák než mláďata z roku 2011 (Rodríguez & Barba 2016). Autoři rovněž v obou letech experimentálně zvýšili teplotu ve vybraných budkách a mláďata z těchto budek pak v 15 dnech od vylíhnutí měla nižší hmotnost než mláďata z budek nezahříváných. Délka běháku tímto experimentem nebyla ovlivněna (Rodríguez & Barba 2016). Hmotnost a délka běháku negativně ovlivněná teplotou byla rovněž zaznamenána u mláďat sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) (Mainwaring & Hartley 2016). Lze se tedy domnívat, že pokud je teplota v průběhu vývoje mláďat na hnízdě příliš vysoká, mohla by působit na jejich vývoj výrazně negativně, jelikož by mláďata mohla zdroje místo do růstu přednostně investovat do vývoje termoregulace a tím pádem být vyváděna v horší kondici, nebo vyvedení odložit.

To naznačuje i studie na mláďatech tůňky afrotropického. Působení vysoké teploty na 6 dní stará mláďata se projevilo horším přibýváním na váze, na starší mláďata ale vysoká teplota takový vliv neměla (Cunningham *et al.* 2013). Když ale maximální teplota během pobytu mláďat na hnízdě často překročila 35 °C, vyvedení se oddálilo a mláďata setrvala na hnízdě déle (Cunningham *et al.* 2013).

Dopad zvyšující se průměrné teploty tedy nejspíš bude mezi druhy různý, přičemž u některých by se mohla doba pobytu mláďat na hnízdě zkrátit a u některých prodloužit. Avšak zhoršení kondice při vyvádění, ať už nižší hmotnost či kratší běhák, by se mohlo podle současných poznatků projevit u většiny ptačích druhů. Jelikož hmotnost mláďat při vyvedení má vliv na jejich přežívání po opuštění hnízda (Naef-Daenzer *et al.* 2001), lze očekávat, že s nižší hmotností se přežívání vyvedených mláďat může zhoršit.

1.4. Vliv rodičů na vyvádění

Pro rodiče je péče o mláďata a jejich vyvedení energeticky náročné. Proto je pro ně výhodné, aby tato doba trvala co nejkratší dobu. Lze tedy očekávat, že rodiče se budou o mláďata starat pouze po určitou fixní dobu. Po jejím uplynutí by pak mohli péči ukončit a hnízdo opustit, nebo se alespoň snažit o brzké vyvedení mláďat.

Zebříčky pestré se ale staraly o mláďata a hnízdo neopustily ani v případě, kdy jejich mláďata byla zaměněna za mladší, a tudíž se doba mláděcí periody prodloužila (Rehling *et al.* 2011, Trillmich *et al.* 2016). Podobně tomu bylo i u straky obecné (*Pica pica*). Rodiče, kterým byla jejich mláďata zaměněna za mladší, se starali déle a naopak ti, kterým byla zaměněna za starší, se starali kratší dobu (Soler *et al.* 2013).

Mláďata vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) byla v době vyvádění krmená se stejnou intenzitou, jako v průběhu celé mláděcí periody, což naznačuje, že rodiče se nepokoušeli mláďata motivovat k opuštění hnízda (Michaud & Leonard 2000). Vliv rodičů na vyvádění se tedy jeví jako nevelký a samotný proces bude u těchto druhů nejspíše pod kontrolou mláďat. Ta sama opustí hnízdo, až dosáhnou určitého minimálního stupně vývoje, například až budou mít dostatečně vyvinutá křídla (Michaud & Leonard 2000) či běhák (Matysioková & Grim 2005).

1.5. Vliv parazitů na délku mláděcí periody

Vliv na růst mláďat mohou mít i parazité. Samci hýla rudoprsého (*Carpodacus mexicanus*) z hnízd, která byla napadena ektoparazitickým roztočem *Pellonyssus reedi*, rostli zejména ze začátku rychleji než samci z nenapadených hnízd, dokončili vývoj dříve a také dříve opouštěli napadené hnízdo (Badyaev *et al.* 2006). Avšak samice z napadených hnízd rostly pomaleji než samice z nenapadených hnízd. Naproti tomu u mláďat kardinála šedého (*Paroaria coronata*), která byla parazitována larvami mouchy *Philornis segyi*, byl zjištěn pomalejší růst běháku, křídla i pomalejší nárůst hmotnosti, než u mláďat bez parazitů (Segura & Reboresda 2011).

Tento rozdíl v efektu parazita na mláďata může být zapříčiněn tím, že v případě hýla rudoprsého se jednalo o ektoparazita. Rychlejší růst a dřívější opuštění hnízda tedy může být výhodné, jelikož umožňuje uniknout parazitům. V případě kardinála šedého se jednalo o parazita, jehož larvy se vyvíjejí pod kůží mláďat, a tak by jim rychlejší růst a dřívější opuštění

hnízda neskýtal žádnou výhodu. Rovněž se mohou tyto parazité lišit v míře poškození, které mláďatům způsobují. Efekt parazitů na délku pobytu mláďat na hnízdě ale může taktéž záviset na množství parazitů přítomných v hnízdě. Malý počet parazitů nemusí u mláďat vyvolat žádnou změnu v tempu růstu (Leniowski & Węgrzyn 2014).

1.6. Vliv asynchronního líhnutí na délku mláděcí periody

Asynchronní líhnutí vytváří mezi mláďaty hierarchii ve velikosti a hmotnosti, kdy první vylíhnuté mládě bývá větší a těžší, a to se může odrazit také v kompetici mezi mláďaty o potravu poskytovanou rodiči. Takto zvýhodněná mláďata by pak mohla růst rychleji a na hnízdě zůstat kratší dobu.

První vylíhnuté mládě zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) z asynchronně vylíhlé snůšky mělo 12 dní po vylíhnutí vyšší hmotnost a rovněž delší běhák než jeho mladší sourozenci i než mláďata ze synchronně líhnoucích se snůšek (Gilby *et al.* 2011). Překvapivě se však poslední vylíhnuté mládě z asynchronních snůšek výrazně nelišilo od mláďat ze snůšek synchronních (Gilby *et al.* 2011). K podobným výsledkům dospěla studie na mláďatech strízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*). První vylíhnuté mládě z asynchronních snůšek bylo 11 dní po vylíhnutí větší a těžší než ostatní. U tohoto druhu však mělo poslední vylíhnuté mládě kratší běhák než mláďata ze snůšek líhnoucích se synchronně (Bowers *et al.* 2011). Pozdě vylíhnutá mláďata medosavky hvízdavé (*Notiomystis cincta*) rostla pomaleji než jejich dříve vylíhnutí sourozenci a rovněž byla menší a měla nižší hmotnost (MacLeod *et al.* 2016). Poslední vylíhnutá mláďata měla nižší pravděpodobnost vyvedení než dříve vylíhnutá, a to tím více, čím byla snůška větší (MacLeod *et al.* 2016). U sýkory koňadry byla poslední vylíhnutá mláďata rovněž v nevýhodě. Byla menší a vážila méně než prvně vylíhnutá, nicméně během vývoje se jim podařilo tyto rozdíly výrazně snížit a před vyvedením se již od svých dříve vylíhnutých sourozenců nelišila (Stier *et al.* 2015). Podobně tomu bylo i v případě mláďat pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*), kdy poslepně vylíhnutá mláďata byla před vyvedením již ve stejné kondici jako ta první vylíhnutá (Węgrzyn 2012).

Na růst mláďat a jejich kondici při vyvádění má tedy asynchronní líhnutí vliv, a to zejména u nejmladších mláďat. Ta jsou poté při vyvádění v horší kondici než starší mláďata. Avšak v některých případech se znevýhodněným nejmladším mláďatům může podařit starší sourozence dohnat a hnízdo opouštět ve stejné kondici.

1.7. Cíle diplomové práce

Cílem mé práce bylo zjistit a popsat, jak probíhá vyvádění mlád'at u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*). Tedy jak dlouho mlád'ata setrvávají na hnízdě, v jakém věku bývají mlád'ata nejčastěji vyváděna, kdy již bývají vyvedena všechna mlád'ata z hnízda a jak dlouho samotné vyvádění trvá. Rovněž jsem sledovala, zda mají na délku mláděcí periody vliv faktory jako počet sourozenců, zda se o hnízdo stará jeden nebo oba rodiče, či jestli mlád'ata z hnízd založených později v sezóně nebývají vyváděna dříve. Dále mě zajímalo, jestli mlád'ata, která byla nejtěžší, nebo měla nejdelsí běhák či křídlo, byla vyváděna nejdříve. V neposlední řadě mě zajímala i denní doba, kdy byla mlád'ata vyváděna.

2. Metodika

2.1. Modelový druh

Mým modelovým druhem byl lejsk bělokrký (*Ficedula albicollis*). Je to drobný pěvec, o málo menší než vrabec, z čeledi lejskovití (*Muscicapidae*). Má evropský typ rozšíření, nejpočetnější populace najdeme v České republice, Slovensku, Maďarsku, Rumunsku a Ukrajině (Cepák *et al.* 2008). Je blízce příbuzný s lejskem černohlavým, se kterým občas může tvořit smíšené páry s částečně plodnými potomky (Šťastný *et al.* 2011). Samec je ve svatebním šatě černobíle zbarven. Svrchu je černý s bílým čelem, s širokým bílým límečkem kolem krku, dvojitým bílým zrcátkem v křídle a bělavým kostřecem. Spodina je bílá (Šťastný *et al.* 2011). Zpívá obvykle od poloviny dubna do poloviny června (Šťastný *et al.* 2011). Samice je na vrchu hlavy a na hřbetě šedohnědá, kostřec je šedý. Spodina včetně spodních ocasních krovek je bělavá, na okraji složeného křídla je malé bílé zrcátko (Šťastný *et al.* 2011).

Lejsk bělokrký v České republice pravidelně hnízdí a protahuje. Obsazuje jak přirozené dutiny, tak vyvěšené budky v listnatých nebo smíšených lesích, či parcích a sadech (Cepák *et al.* 2008). Hnízdo staví samice hlavně ze stébel suchých trav a suchých listů, někdy může být propleteno koňskou žíní nebo srstí (Šťastný *et al.* 2011). Uprostřed je kotlinka, do které samice klade každý den jedno vejce. Nejčastěji snůška obsahuje 6–7 vajec, skořápka je hladká, světle modrá, bez skvrn (Šťastný *et al.* 2011). V případě, že první hnízdění je neúspěšné, mohou lejscí založit hnízdo náhradní. Většina samců hnízdí v monogamii, zřídka v polygynii (Edme *et al.* 2017). Časté jsou ale mimopárové kopulace, a proto i více než polovina hnízd v populaci může obsahovat mimopárová mláďata (Rosivall *et al.* 2009, Krist & Munclinger 2011).

Tento druh je polyfágní a potrava je tvořena převážně živočišnou složkou. Složení potravy je dobře známo především u mláďat a nejčastěji jsou zastoupeny housenky motýlů, pavouci, blanokřídlí a dvoukřídlí (Šťastný *et al.* 2011). Samice v době kladení vajec jako zdroj vápníku loví především stínky (Šťastný *et al.* 2011).

První samci lejsků bělokrkých mohou přilétat na česká hnízdiště už od 4. dubna (Král *et al.* 2011). Obvykle pak přilétají během druhé poloviny dubna (Briedis *et al.* 2016). Samci většinou přilétají na hnízdiště dříve než samice (Briedis *et al.* 2019). Jsou filopatričtí, tedy vracejí se zahnízdit přibližně do míst, kde se vylíhli (Cepák *et al.* 2008). Tah na zimoviště, do východní a jižní Afriky, začíná již v průběhu července a srpna (Briedis *et al.* 2016).

2.2. Lokalita

Výzkum probíhal na vrchu Velký Kosíř, který se nachází asi 10 km severně od Prostějova a je součástí Zábřežské vrchoviny. Souřadnice středu lokality jsou 49.5483011N, 17.0617708E.

V roce 2000 byl Velký Kosíř vyhlášen přírodním parkem a na území tohoto parku se rozkládají ještě další chráněná území. Například přírodní rezervace Andělova zmola, národní přírodní památka Kosířské lomy, či přírodní rezervace Malý Kosíř. Na Velkém Kosíři je lesnatý porost zastoupen převážně smrky, dále duby, méně pak je zastoupena jedle. Námi studované plochy jsou porostlé převážně teplomilnými doubravami s dominujícím dubem zimním (*Quercus petraea*), dále je často zastoupen trnovník akát (*Robinia pseudoaccacia*), místy borovice lesní (*Pinus sylvestris*), buk lesní (*Fagus sylvatica*) nebo habr obecný (*Carpinus betulus*). Bylinné patro je poměrně chudé, zastoupeno trávami z čeledi lipnicovitých (*Poaceae*), například lipnicí hajní (*Poa nemoralis*), dále tolitou lékařskou (*Vincetoxicum hirundinaria*), bikou bělavou (*Luzula luzuloides*) nebo strdivkou nicí (*Melica nutans*).

Na pěti studijních plochách jsou rozmístěny tmavě hnědé budky, 160–200 cm nad zemí. Vletový otvor má v průměru 32 mm a z vnitřní strany budky, pod vletovým otvorem je umístěno malé dřevěné prkénko, které brání predátorům, zejména kunám, dosáhnout tlapou na hnízdo (Obr. č. 1). Budky obsazují nejčastěji sýkora koňadra (*Parus major*) a sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), dále lejsk bělokrký nebo brhlík lesní (*Sitta europaea*), výjimečně lejsk černohlavý (*Ficedula hypoleuca*).

2.3. Terénní práce a zpracování dat

Terénní práce jsem prováděla v roce 2017 na jedné ploše a v roce 2018, z důvodu nedostatku lejských hnízd, na dvou plochách. Data z i-buttonů, která jsem rovněž ve své práci zpracovala, byla v letech 2011–2018 shromažďována týmem výzkumných pracovníků na všech pěti plochách.

2.3.1. Měření morfologických charakteristik

Hnízda lejsků byla kontrolována od 10. dne inkubace každý den až do vylíhnutí mlád'at. Den líhnutí byl označen jako den 0. Morfologické charakteristiky, které jsem ve své práci použila, měřila kolegyně v roce 2017, když byla mlád'ata stará 6, respektive 13 dní. Když byla mlád'ata stará 6 dní, každé z nich bylo zváženo, okroužkováno a byl mu odebrán vzorek krve. Když byla mlád'ata stará 13 dní, každé bylo znovu zváženo a změřila se maximální délka běháku (tarsu) a křídla. V roce 2018 jsem prováděla měření já, a to pouze když byla mlád'ata stará 6 dní, 13. den již měření neprobíhalo. Důvodem proč měření 13. den neprobíhalo bylo, že by se rušila už stará mlád'ata před vyvedením, která by tudíž mohla předčasně opustit hnízdo.

Naměřené údaje byly zapsány ke konkrétnímu mláděti podle čísla kroužku do terénního deníku. Váha mlád'at starých 6 dní byla zaznamenána v roce 2017 pro 110 mlád'at a v roce 2018 pro 160 mlád'at. Váha mlád'at starých 13 dní, maximální délka běháku a křídla byla zaznamenána v roce 2017 pro 104 mlád'at.

2.3.2. Čipování a RFID čtečky

Vyvedení mlád'at jsme v roce 2017 a 2018 monitorovali pomocí RFID čteček, které zaznamenávaly čísla mikročipů jednotlivých mlád'at. Mlád'atům ze sledovaných hnízd jsme zaváděli mikročipy, když byla stará 7–12 dnů. Používané mikročipy měly rozměry 1,4 x 8 mm. Mikročip jsme zaváděli mlád'atům jehlou, pod kůži mezi rameno a hrudní část páteře. Místo aplikace bylo před vpichem desinfikováno 60% etanolem. Po zavedení mikročipu byla ranka po vpichu zalepena lékařským tkáňovým lepidlem, aby se minimalizovalo riziko vypadnutí mikročipu či vniknutí infekce do rány. Číslo mikročipu bylo u každého mláděte jedinečné a bylo zaznamenáno do terénního deníku vedle čísla kroužku k pozdější identifikaci

mláděte. Tato čipovací metoda byla schválena projektem pokusů č. j. 3444/ENV/16-1739/630/16 a podle dřívějších studií podobná aplikace i větších čipů (2,12 x 12 mm) nesnižuje přežívání sýkory koňadry (Nicolaus *et al.* 2008) ani lejska černohlavého (Ratnayake *et al.* 2014).

Samotné vylétání jednotlivých mlád'at z hnízda (budky) bylo zaznamenáváno pomocí RFID čteček, které jsme připevňovali ke spodní části budek. Čtečky mají podobu černé čtvercové krabičky s drátem vedoucím podél budky ke dvěma navzájem spojeným čidlům. Ta se poté prostrčila vletovým otvorem a připevnila tak, že jedno čidlo bylo vně budky a druhé uvnitř. Čidla zaznamenávala pohyb skrz vletový otvor a aktivovala anténu pro odečtení čísla čipu. Po připevnění k budce se čtečky zapnuly, a to připojením notebooku přes USB port a následným nastavením data a času ve čtečce. V roce 2017 se čtečky připevňovaly a zapínaly zároveň s čipováním mlád'at. V roce 2018 se většina čteček připevňovala a zapínala již na začátku sezóny a následně se průběžně kontrolovala zároveň s běžnou kontrolou hnízdních budek. Část ze čteček se i tento rok připevňovala a zapínala až při čipování mlád'at. Čtečky zaznamenávaly datum, čas a číslo čipu jednotlivých mlád'at, jakmile se tato pohybovala okolo vletového otvoru. Čas posledního záznamu čipu daného mláděte byl považován za okamžik vyvedení. Po vyvedení všech mlád'at, konkrétně okolo 20.–21. dne po jejich vylíhnutí, se nahraná a uložená data z dané čtečky stáhla.



Obr. č. 1: Otevřená hnízdní budka s ochranným prkénkem proti predátorům a nainstalovanou RFID čtečkou (Foto: Vojtěch Lyko).

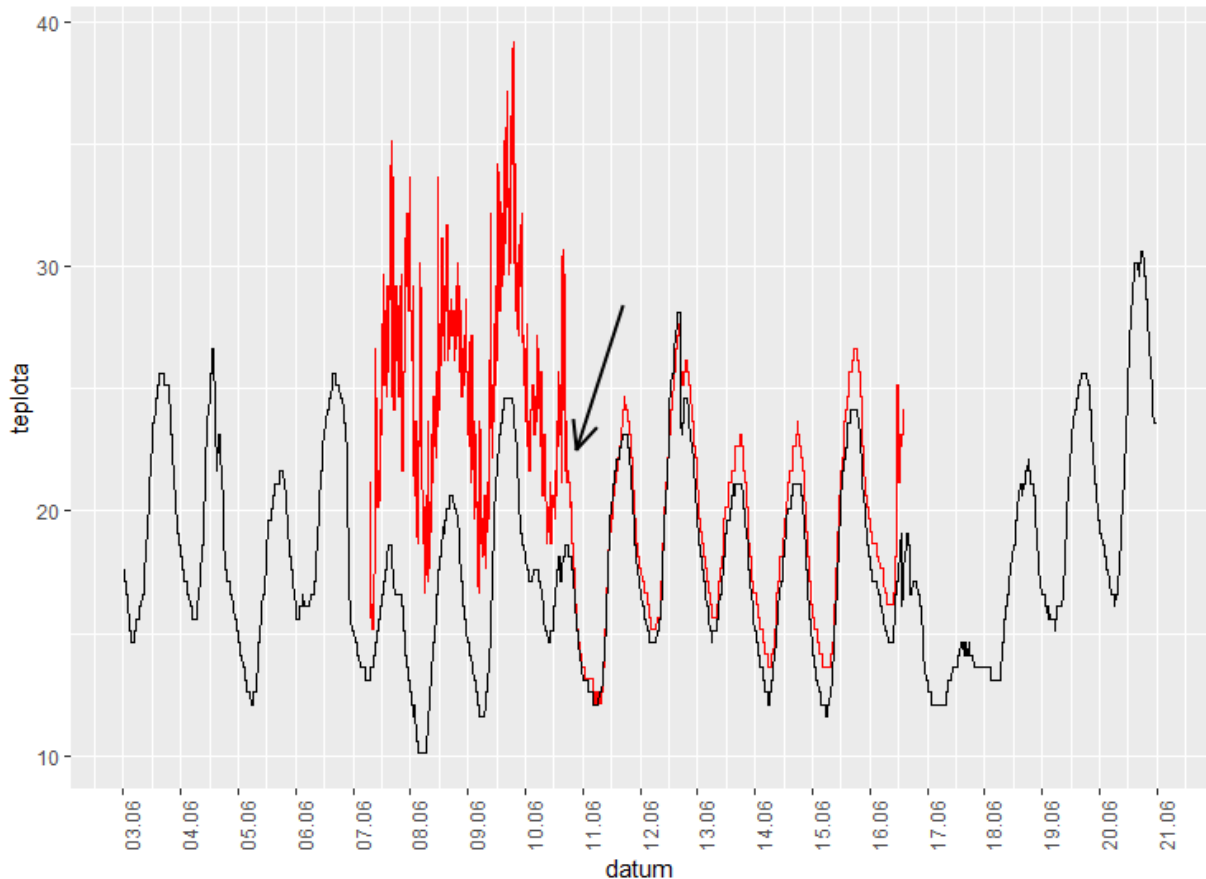
V roce 2017 dostalo mikročip 110 mlád'at z 24 hnízd, v roce 2018 potom 160 mlád'at z 31 hnízd. Celkem tedy mikročip mělo 270 mlád'at z 55 hnízd. Poslední záznam čipu daného mláděte čtečkou byl považován za okamžik vyvedení. Při prvním použití RFID čteček v roce 2017 jsme u pěti sledovaných lejsších hnízd pro kontrolu nainstalovali, dovnitř budek i kamery, které zaznamenávaly dění v budce, a tedy i vyvedení jednotlivých mlád'at. Pouze 4 záznamy však byly použitelné, protože jedna z kamer přestala brzy po nainstalování fungovat. Kamerový záznam byl po vyvedení stažen a na nahrávkách dohledáno vylétnutí jednotlivých mlád'at. Datum a čas této události byl pak porovnán se záznamy na čtečkách, čímž jsme ověřovali použitelnost čteček pro stanovení času vyvedení mlád'at. Všech 15 mlád'at ze všech čtyř hnízd vylétlo podle kamerového záznamu téměř identicky s časem na čtečkách, maximální rozdíl byl 2 vteřiny. Čtečky tedy byly spolehlivé a bylo možné je pro monitorování vyvádění použít.

2.3.3. I-buttony

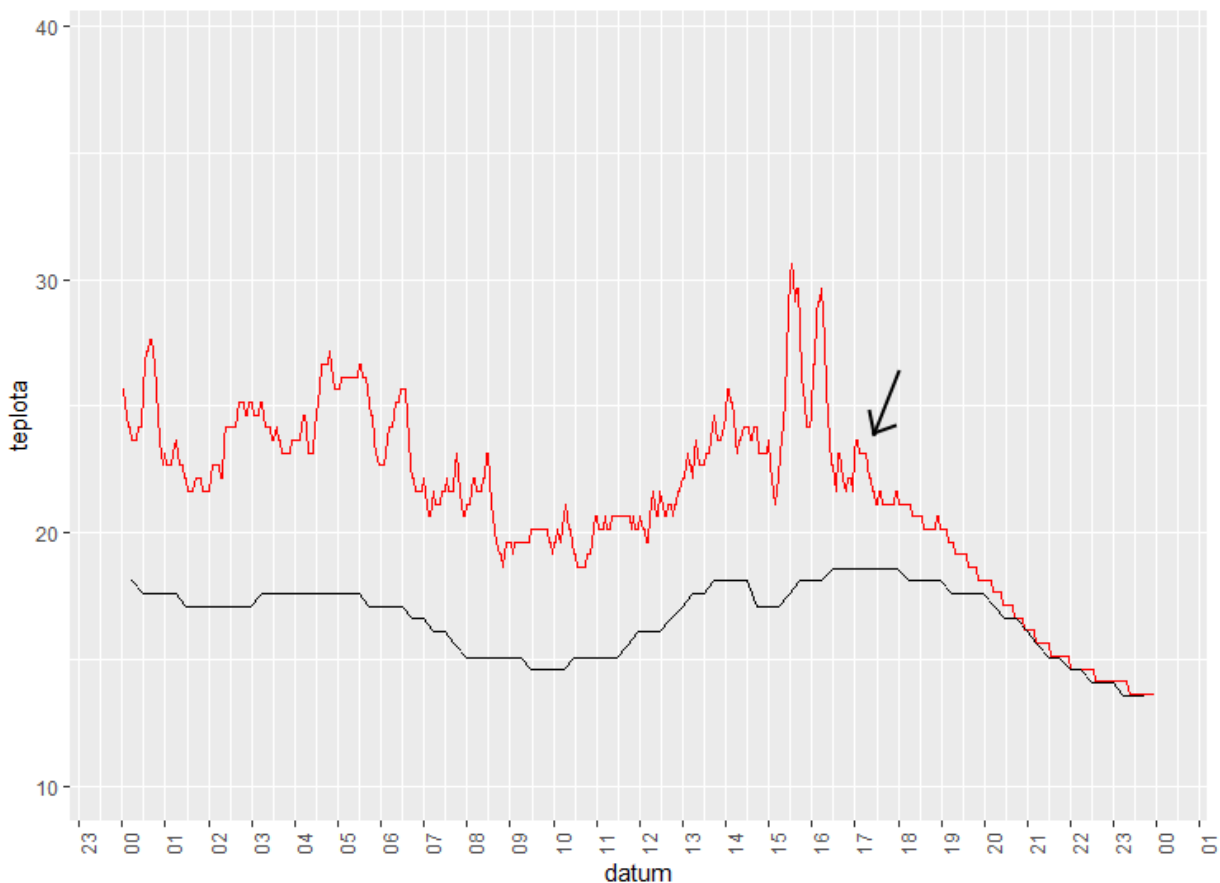
V této práci jsem použila teplotní data z i-buttonů od firmy Maxim z let 2011, 2012, 2013, 2014, 2017 a 2018, které byly nasbírány kolektivem výzkumných pracovníků. I-button měří teplotu v určitých časových intervalech a zaznamenává ji společně s datem a časem měření. Má průměr 17,35 mm a tloušťka je 5,9 mm. I-buttony se lehce vmáčkly do lejsších hnízd a to tak, aby nedošlo ke snadnému odstrčení buttonu do kouta hnízda některým z mlád'at. V roce 2018 se i-buttony umísťovaly zároveň s čipováním mlád'at, ostatní roky při měření mlád'at 13. den od vylíhnutí. Mimo teploty v hnízdách byla každý rok dvěma i-buttony měřena i teplota venkovní, která byla rovněž využita k analýze teplotních dat.

Po vizualizaci teplotních dat z i-buttonů v programu R jsem odečetla datum a čas vyvedení posledního mláděte v daném hnízdě. Vyvedení ostatních mlád'at bohužel nešlo z teplotních grafů vyčíst. Stanovování data a času vyvedení probíhalo následovně. Do grafu s křivkou zobrazující teplotu v hnízdě (červená), se přidala druhá křivka zobrazující venkovní teplotu (černá), viz Obr. č. 2. Časový úsek, po který červená křivka ukazuje značně vyšší teplotu než křivka černá, jsem brala jako pobyt mlád'at na hnízdě. Den, kde červená křivka klesla na úroveň křivky černé, jsem považovala za den vyvedení posledního mláděte a odpovídající datum jsem zaznamenala. Následně jsem z grafu zobrazila pouze den předcházející dni vyvedení a samotný den vyvedení abych zkontrolovala, že červená křivka se nejvíce přiblížila černé právě ve dni, který jsem si zaznamenala. Nakonec jsem odečetla

z grafu čas vyvedení posledního mláděte a to tak, že jsem zobrazila pouze den vyvedení, přičemž na ose y stále byla teplota, ale na ose x byly místo data vyneseny hodiny daného dne (Obr. č. 3). Za čas vyvedení jsem považovala poslední výraznější teplotní peak červené křivky (Obr. č. 3). Doba, kdy mlád'ata již v hnízdě nebyla, byla většinou v grafu patrná jako část, kde červená křivka kopírovala téměř úplně křivku černou.



Obr. č. 2: Graf z teplotních dat z i-buttonu z roku 2017, červená křivka zobrazuje teplotu v hnízdní budce, černá venkovní teplotu. Šipka označuje den, kdy bylo vyvedeno poslední mládě. Tento konkrétní teplotní záznam byl pro tyto ilustrační účely vybrán náhodně.

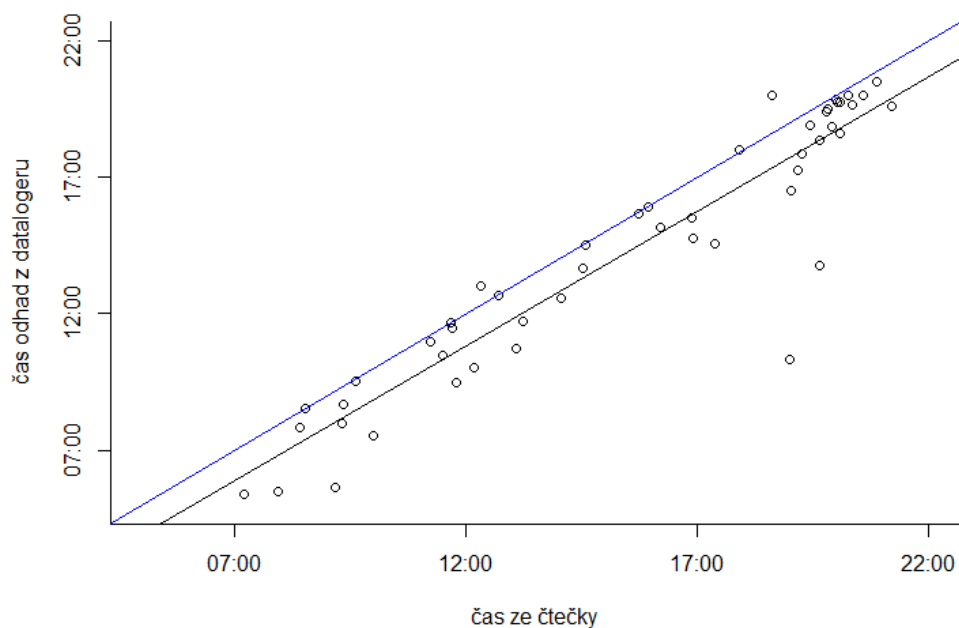


Obr. č. 3: Graf zobrazující teploty v den vyvedení u stejného hnízda jako v Obr. č. 2. Červená křivka zobrazuje teplotu v hnízdní budce, černá venkovní teplotu. Šipka označuje stanovený čas vyvedení posledního mláděte.

Pro ověření, zda je možné správně odhadnout datum a čas vyvedení posledního mláděte pomocí teplotních dat z i-buttonů, jsem využila hnízda, pro které jsme měli k dispozici jak záznam ze čtečky, tak záznam z i-buttonu. Hnízd, která byla monitorována čtečkami bylo, jak už jsem uvedla dříve, dohromady 55. Do každého z nich byl rovněž vložen i-button, ale pro 4 z nich se tento záznam ztratil. Jedno hnízdo bylo z analýzy ještě zpětně vyloučeno. V tomto hnízdě totiž bylo jedno mládě v době čipování velmi malé (vážilo pouze 3,07 g). Proto jsme předpokládali, že uhyne a nenačipovali jsme ho. Při odečítání data vyvádění z i-buttonu jsem však zjistila, že mládě přežilo a úspěšně opustilo hnízdo několik dní po ostatních. Protože však poslední mládě nemělo čip, nešlo toto hnízdo v této analýze použít.

Dohromady tedy analyzovaných hnízd s oběma typy záznamů (teplota i čtečka) bylo 50. Datum a čas vyvedení u těchto hnízd jsem dopředu neznala. Nejdříve jsem odhadla datum

a čas vyvedení posledního mláděte z teplotních dat a až poté je zpětně zkontrolovala s údaji ze čteček. U těchto 50 hnízd jsem dokázala určit správný den vyvedení posledního mláděte ve 49 případech, pouze jednou jsem chybovala. Odhadnutý čas vyvedení posledního mláděte z i-buttonu jsem zpětně porovnávala se skutečným časem jeho vyvedení zjištěným čtečkou (Obr. č. 4). Ve většině případů jsem čas vyvedení odhadovala z teplotních dat dříve, než k němu skutečně došlo, přičemž medián těchto rozdílů byl 59 minut. Datum a čas vyvedení posledního mláděte tedy šel ze záznamů z i-buttonů dobře odhadnout (Obr. č. 4, $n = 49$, $R^2 = 0,877$) a proto jsem se rozhodla tyto údaje do práce zahrnout.



Obrázek č. 4: Porovnání odhadu času vyvedení posledního mláděte z i-buttonu a času vyvedení z RFID čtečky. Jeden bod reprezentuje poslední mládě z hnízda. Jedno hnízdo nebylo do grafu zahrnuto, protože jsem mu špatně odhadla den vyvedení. Černě je znázorněna fitovaná regresní přímka, modře pro ilustraci 1:1 přímka.

Ze všech let dohromady jsem zpracovala data z 350 i-buttonů, přičemž u 16 z nich (tedy asi 4,6 %), nebylo možné mou metodou datum a čas vyvedení posledního mláděte odhadnout, protože průběh červené křivky se po vyvedení neshodoval s průběhem křivky černé, a tudíž tento záznam nebyl spolehlivý, nebo proto, že nebyl jasně patrný peak u grafu teploty v budce. Těchto 16 záznamů z i-buttonů tedy bylo z analýz vyřazeno.

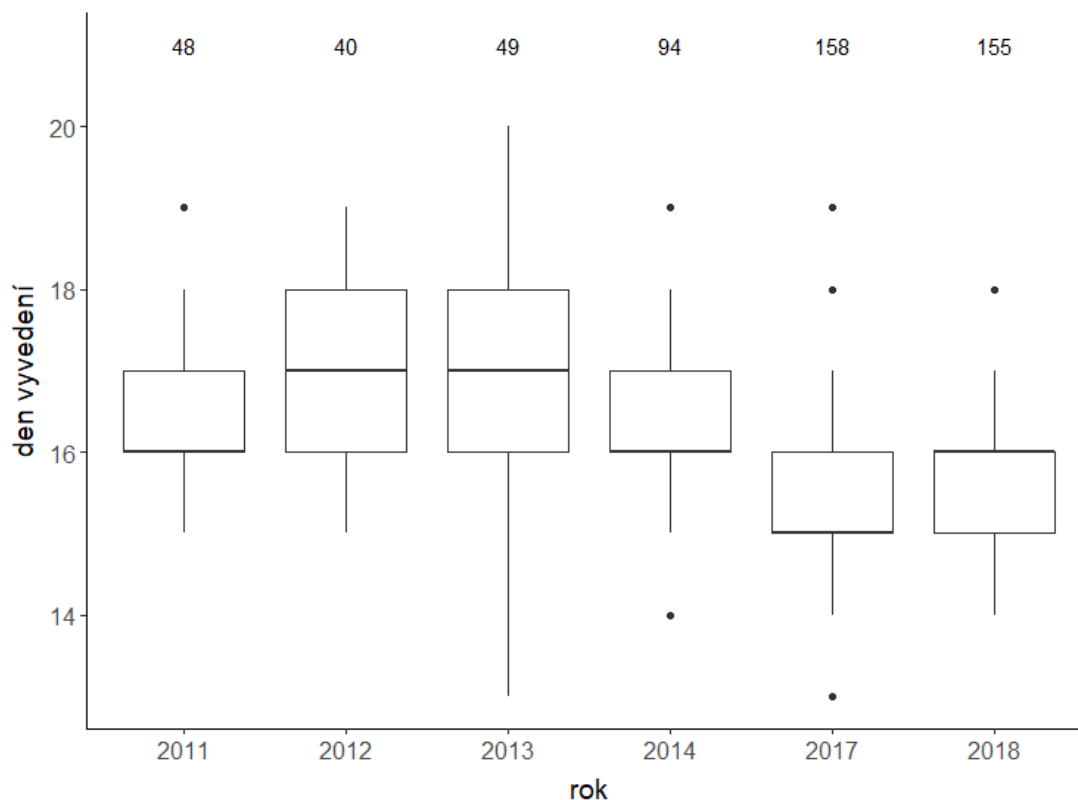
2.3.4. Odchyt rodičů mlád'at

Rodiče se odchytávali při krmení mlád'at. Do budky se nainstalovala past v podobě padající mřížky z drátků, která umožňovala odchyt obou rodičů v budce zároveň. Pokud byl v dané budce přes úsilí odchytit oba rodiče odchycen pouze jeden z nich, hnízdo bylo považováno za hnízdo, kde se stará pouze jeden rodič. Výjimečně se však mohlo stát, že o mlád'ata se ve skutečnosti starali oba rodiče a ten druhý se pouze nechytil.

2.4. Analýza dat

Data jsem zpracovávala ve statistickém programu R verze 3.5.1 (R Core Team 2018). Statisticky analyzován byl vliv počtu sourozenců a vliv načasování hnízdění na délku mláděcí periody. Rovněž bylo testováno, zda mlád'ata s nejvyšší váhou, nejdelším křídlem či nejdelším běhákem bývají vyváděna nejdříve. Pro tato testování jsem použila lineární smíšené modely odhadující parametry metodou REML (knihovna lme4 – Bates *et al.* 2015). Jako náhodný efekt byla do všech modelů vložena identita hnízda. Významnost fixních efektů byla testována F-testem, stupně volnosti počítány Satterthwaitovou metodou.

Délka mláděcí periody se lišila mezi lety (Obr. č. 5) a po kontrole pro náhodný faktor hnízda, který vysvětloval 71 % celkové variability, se ukázal fixní faktor rok jako významný ($F_{5,332}=5,42$; $P<0,001$). Významný byl rovněž vliv metody, kde mlád'ata sledovaná čtečkou vylétala o $0,54 \pm 0,23$ SE dne dříve ($F_{1,274}=5,64$; $P=0,018$). Ve všech statistických modelech, které zahrnovaly data z více než jednoho roku, proto byla kontrola pro fixní faktor rok. V modelech, které obsahovaly data jak z i-buttonů, tak ze čteček dohromady, bylo navíc kontrolováno pro fixní faktor metoda. Velikost všech uváděných efektů je doplněna o jejich střední chybu průměru (SE).



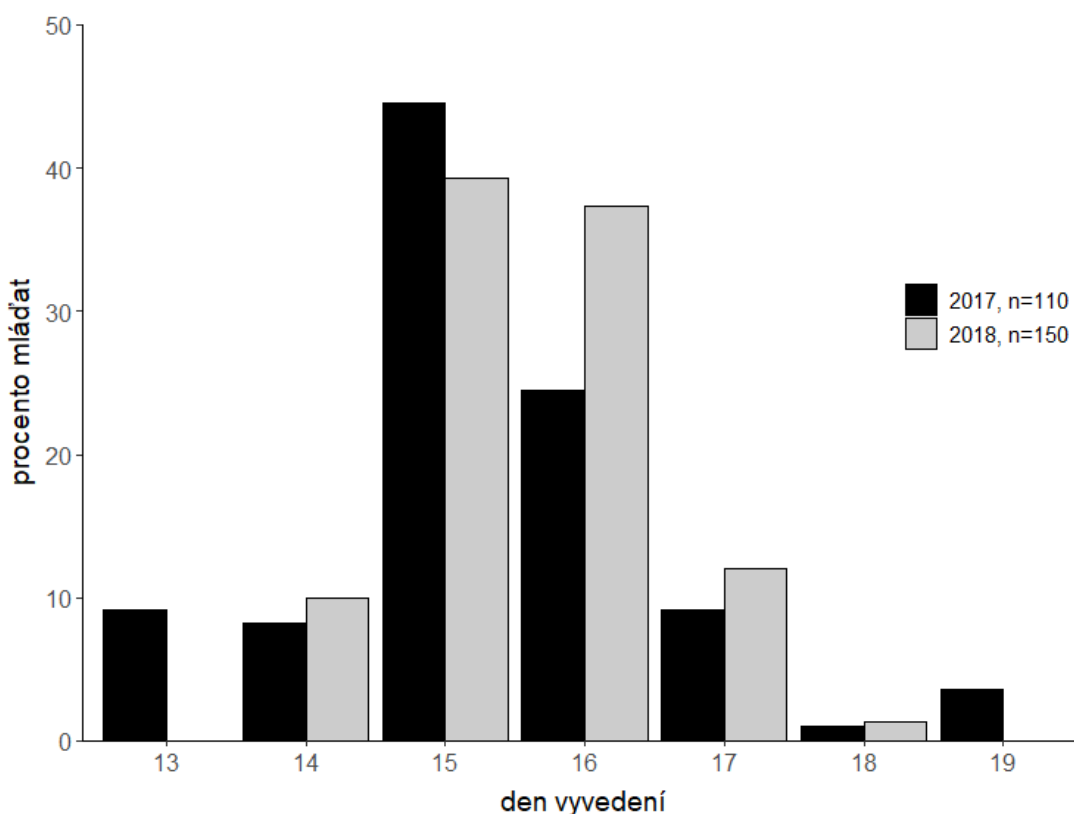
Obr. č. 5: Délka mláděcí periody v jednotlivých letech. Zahrnuta jsou data ze čteček i z i-buttonů. Čísla nad sloupci udávají počet mláďat náležejících do dané kategorie. Silná čára je medián, hrany boxu ukazují interkvartilové rozpětí, vousy udávají nejvyšší a nejnižší hodnotu náležící do 1,5 násobku interkvartilového rozpětí, jednotlivé body jsou odlehle hodnoty.

Hodnotu relativní sezóny u grafů vyvážení mláďat v průběhu sezóny jsem stanovila tak, že jsem pro každý rok zvlášť vypočítala medián data líhnutí. Tento medián jsem následně odečetla od skutečného data líhnutí u každého hnízda a výsledné číslo vyjadřovalo relativní pokročilost sezóny. Tato relativní hodnota byla poté vynesena do grafu. Statistický test byl ale proveden na neupravených datech, protože faktor rok byl vložen, jak jsem již zmínila, jako fixní kategorický efekt do všech statistických modelů, které zahrnovaly data z více let.

3. Výsledky

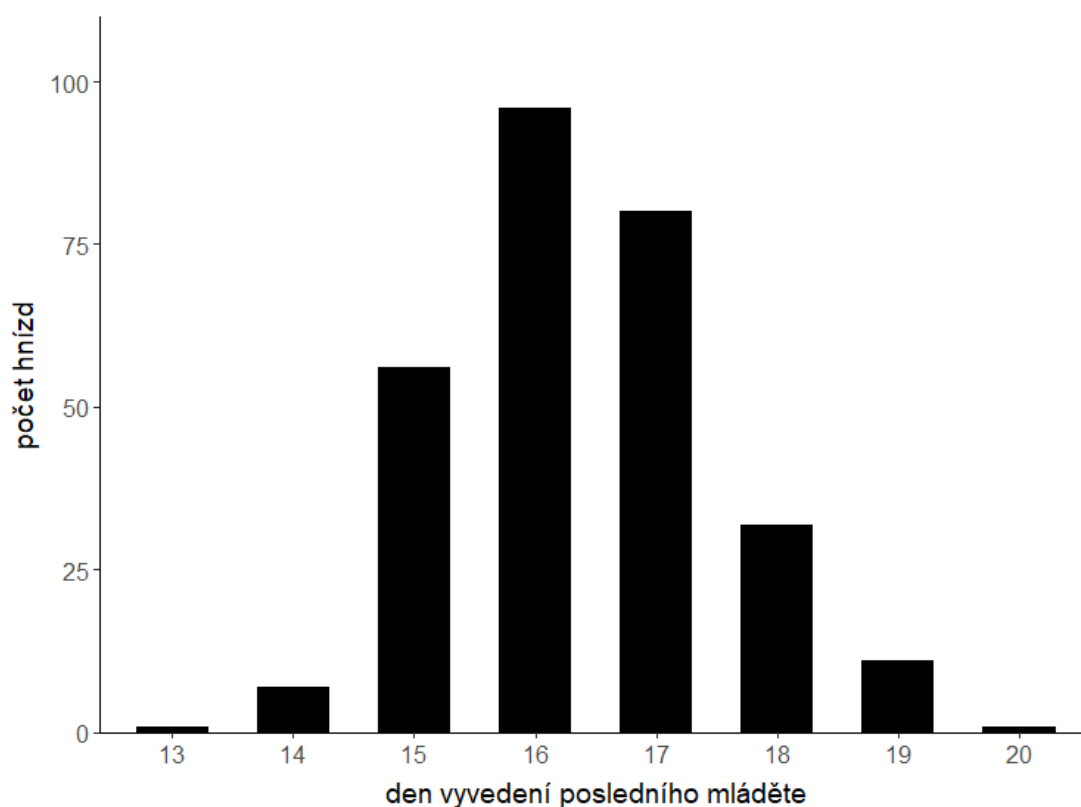
3.1. Délka mláděcí periody

Ke zjištění délky mláděcí periody pro jednotlivá mlád'ata jsem použila data ze čteček. Den vyvedení byl stanoven jako počet dní od vylíhnutí prvního mláděte z daného hnízda po vyvedení konkrétního mláděte z tohoto hnízda. Většina mlád'at v hnízdě se líhne zároveň s prvním mládětem, jen ta z vajec nakladených až po začátku inkubace se mohou vylíhnout o den až dva později (Krist *et al.* 2004). Mlád'ata v letech 2017 a 2018 většinou setrvala na hnízdě po dobu 15–16 dnů, přičemž v roce 2017 opustilo hnízdo více mlád'at 15. den než 16. den. V roce 2018 bylo vyvedeno v oba dny téměř stejné množství mlád'at (Obr. č. 6). Za povšimnutí stojí fakt, že mlád'ata vyvedená 13. den po vylíhnutí byla pozorována pouze v roce 2017. Maximálně setrvala mlád'ata na hnízdě 19 dní.



Obr. č. 6: Délka mláděcí periody jednotlivých mlád'at na hnízdě, pro roky 2017 a 2018.

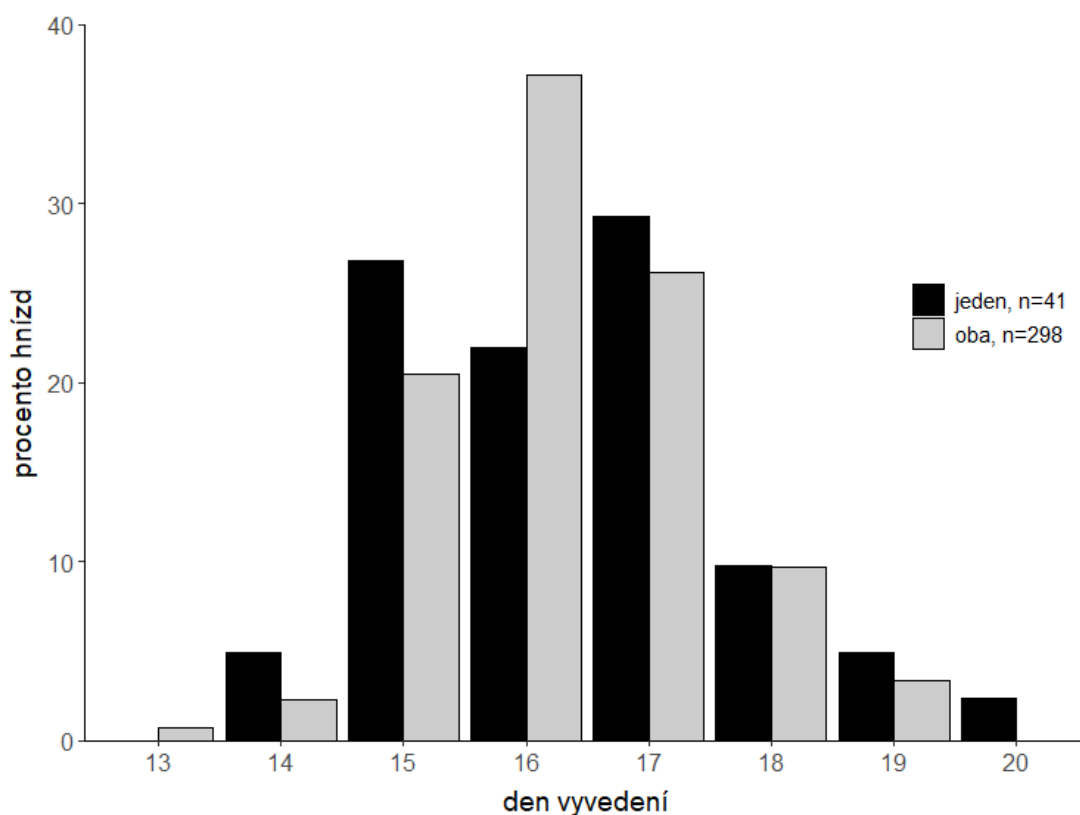
Z teplotních dat z i-buttonu se dal zjistit pouze čas vyvedení posledního mláděte. Z těchto dat jsem tedy zjišťovala, jak dlouho od vylíhnutí prvních mláďat trvá, než je vyvedeno celé hnízdo (n=284 hnízd) z let 2011–2018, pro které jsem neměla záznam vyvádění ze čteček. Den vyvedení posledního mláděte byl počítán od vylíhnutí prvního mláděte v hnízdě (den 0). Nejčastěji bylo vyvádění hnízda dokončeno mezi 15.–17. dnem (Obr. č. 7). Maximální doba, po kterou byla mláďata na hnízdě, bylo 20 dní, nicméně to bylo pozorováno pouze u 1 hnízda.



Obr. č. 7: Délka mláděcí periody pro celé hnízdo.

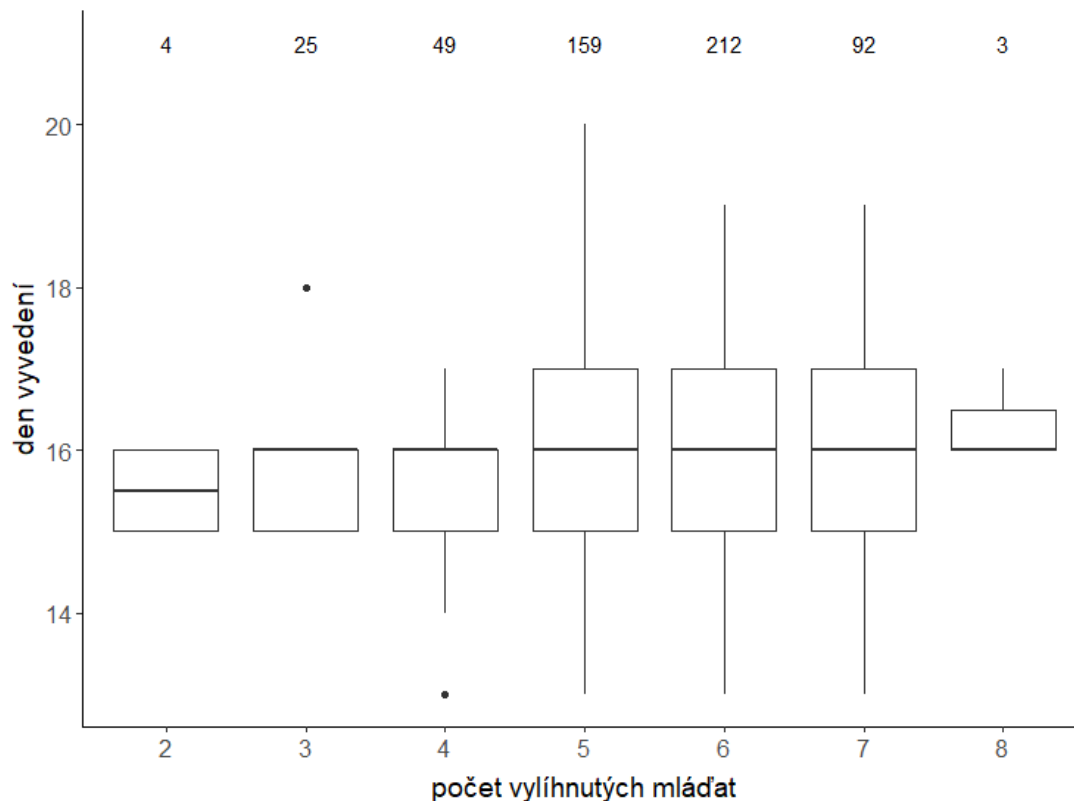
3.2. Faktory ovlivňující délku mláděcí periody

Délka mláděcí periody by se mohla lišit podle toho, jestli se o mlád'ata starají oba rodiče nebo jen jeden z nich. Když se stará pouze jeden rodič, může trvat déle, než mlád'ata vykrmí. Hnízda s jedním rodičem byla nejčastěji vyvedena 15. až 17. den po vylíhnutí, přičemž 15. den byla vyvedena dokonce častěji než hnízda s oběma rodiči (Obr. č. 8). Avšak rozdíl v délce mláděcí periody, kdy mlád'ata z hnízda s oběma rodiči vylétala o $0,05 \pm 0,19$ dne dříve než mlád'ata z hnízda s jedním rodičem, nebyl významný ($F_{1,331}=0,18$; $P=0,672$).



Obr. č. 8: Délka mláděcí periody pro hnízda s jedním rodičem v porovnání s hnízdy se dvěma rodiči. Graf zobrazuje data ze čteček i-buttonů.

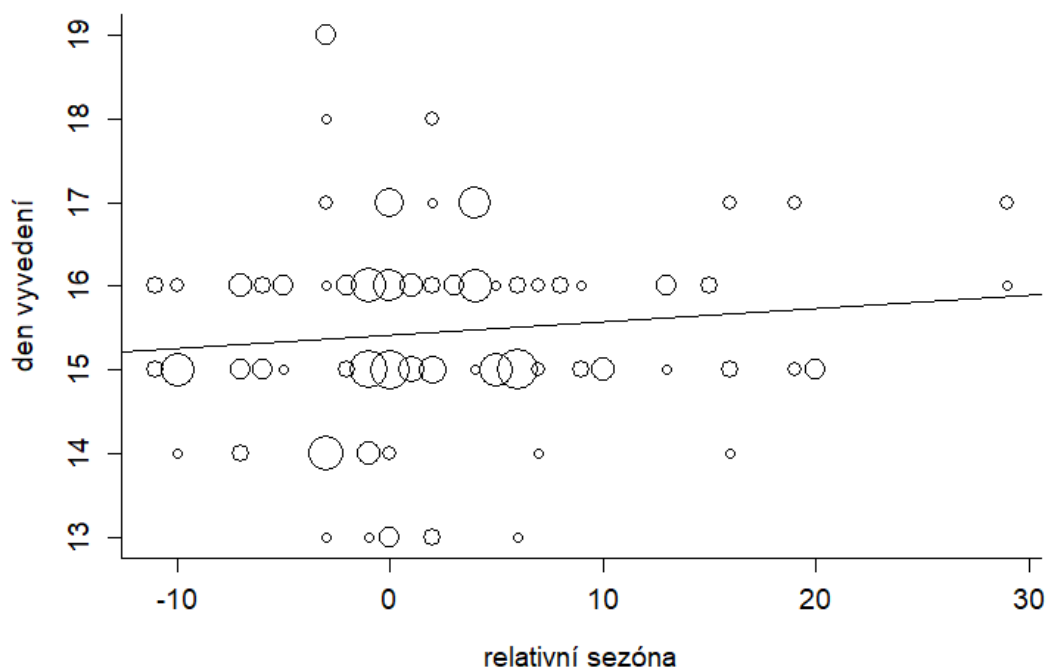
Vliv na délku mláděcí periody by mohl mít rovněž počet sourozenců. Větší počet mlád'at by mohl být pro rodiče náročnější na krmení, tudíž by mohla růst pomaleji a setrvat na hnízdě déle. S rostoucím počtem mlád'at v hnízdě byla mlád'ata opravdu vyváděna později, a to s každým mládětem o $0,13 \pm 0,05$ dne později. Přesto, že tento mírný trend nebyl na box-plotu příliš patrný (Obr. č. 9), tak byl vzhledem k velkému počtu zahrnutých mlád'at významný ($F_{1,332}=6,07$; $P=0,014$).



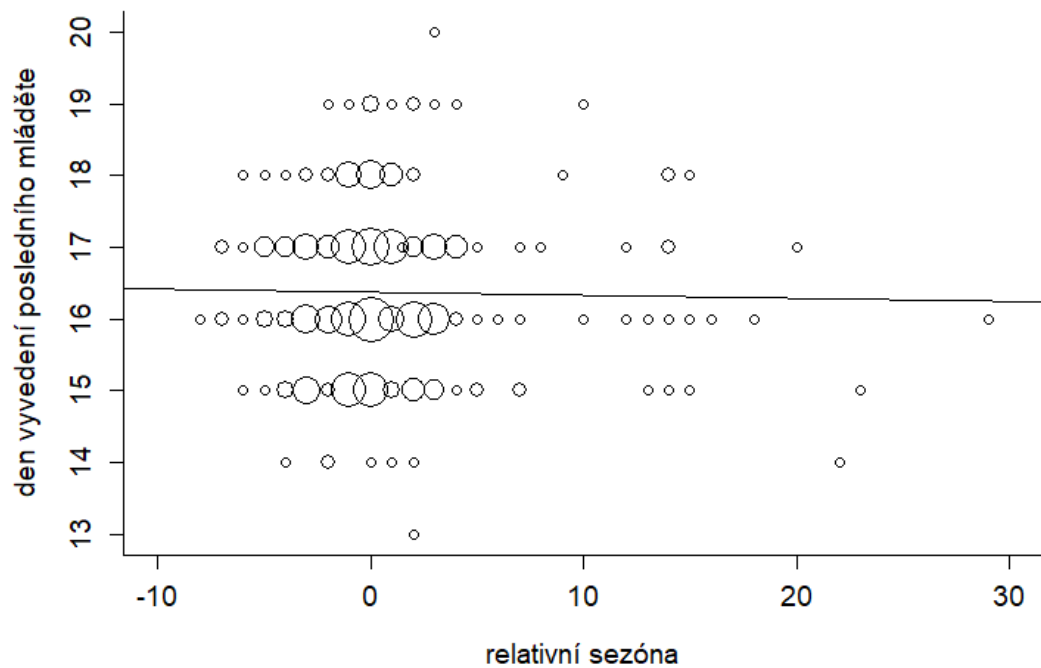
Obr. č. 9: Délka mláděcí periody podle počtu mlád'at na hnízdě. Počet mlád'at je stanoven jako počet všech vylíhnutých mlád'at, a zahrnuje i ta, co pošla ještě před vyvedením. Graf znázorňuje data ze čteček i i-buttonů dohromady. Čísla nad sloupci udávají počet mlád'at náležících do dané kategorie. Silná čára je medián, hrany boxu ukazují interkvartilové rozpětí, vousy udávají nejvyšší a nejnižší hodnotu náležící do 1,5 násobku interkvartilového rozpětí, jednotlivé body jsou odlehle hodnoty.

Načasování hnízdění v průběhu sezóny se rovněž jeví jako důležité, jelikož mlád'ata z brzy založených hnízd mohou růst rychleji než ta z pozdějších hnízd (Pérez *et al.* 2016) a tedy i dříve opouštět hnízdo. V roce 2017 a 2018 mlád'ata s postupující sezónou vylétala mírně později než mlád'ata vyváděná brzy v sezóně (Obr. č. 10). Když se ale vyneslo vyvedení celých hnízd z i-buttonů v podobě vyvedení posledního mláděte pro hnízda z let

2011, 2012, 2013, 2014, a těch hnízd z let 2017, 2018, pro které jsem neměla záznam vyvádění ze čteček, tento trend zmizel (Obr. č. 11). Celkově, pro mládřata ze čteček i i-buttonů dohromady, nebyl tento mírný trend (den vyvedení = 14,95 + 0,01 x číslo dne v roce - tzv. juliánské datum) statisticky významný ($F_{1,304}=0,82$; $P=0,365$). Nebyl tedy rozdíl v trvání mláděcí periody u mládřat z hnízd založených brzy a později v sezóně.



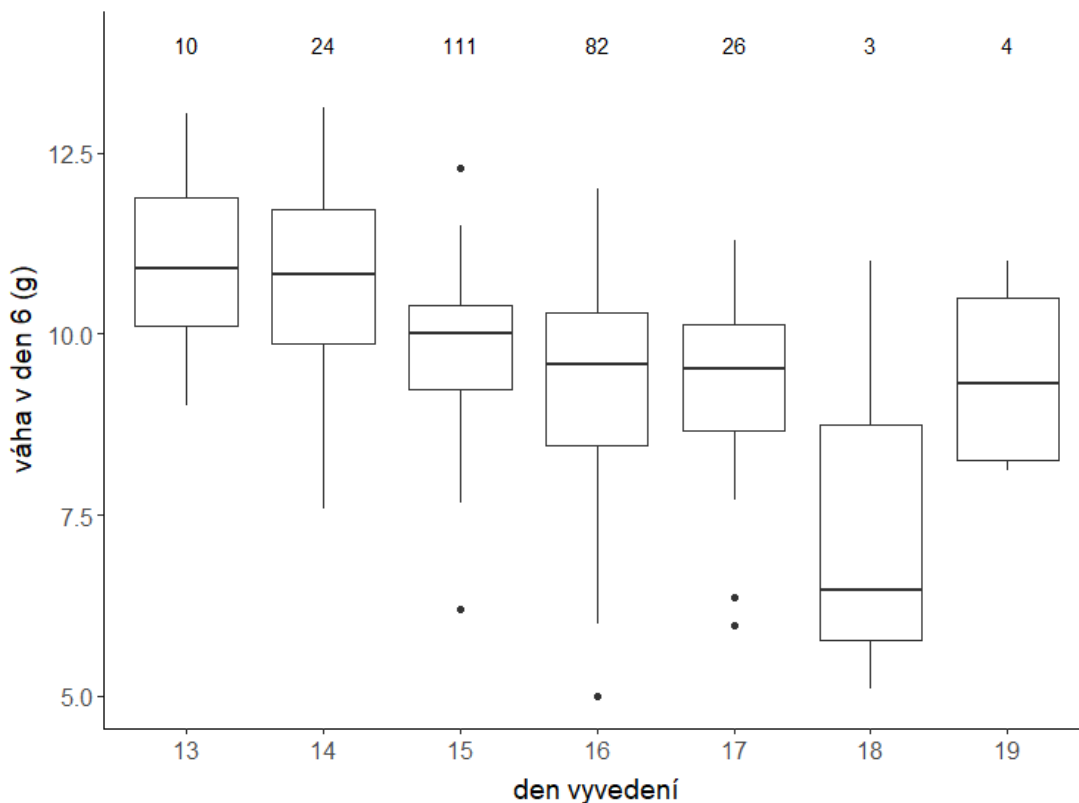
Obr. č. 10: Vyvádění jednotlivých mládřat v průběhu sezóny z dat ze čteček. Velikost bodů odráží počet pozorování spadající do stejného bodu. Nejmenší velikost bodu reprezentuje jedno pozorování, největší potom patnáct pozorování, $n = 260$.



Obr. č. 11: Vyvádění posledních mláďat z hnízd v průběhu sezóny z dat z i-buttonů. Velikost bodů odráží počet pozorování spadající do stejného bodu. Nejmenší velikost bodu reprezentuje jedno pozorování, největší potom devatenáct pozorování, $n = 284$.

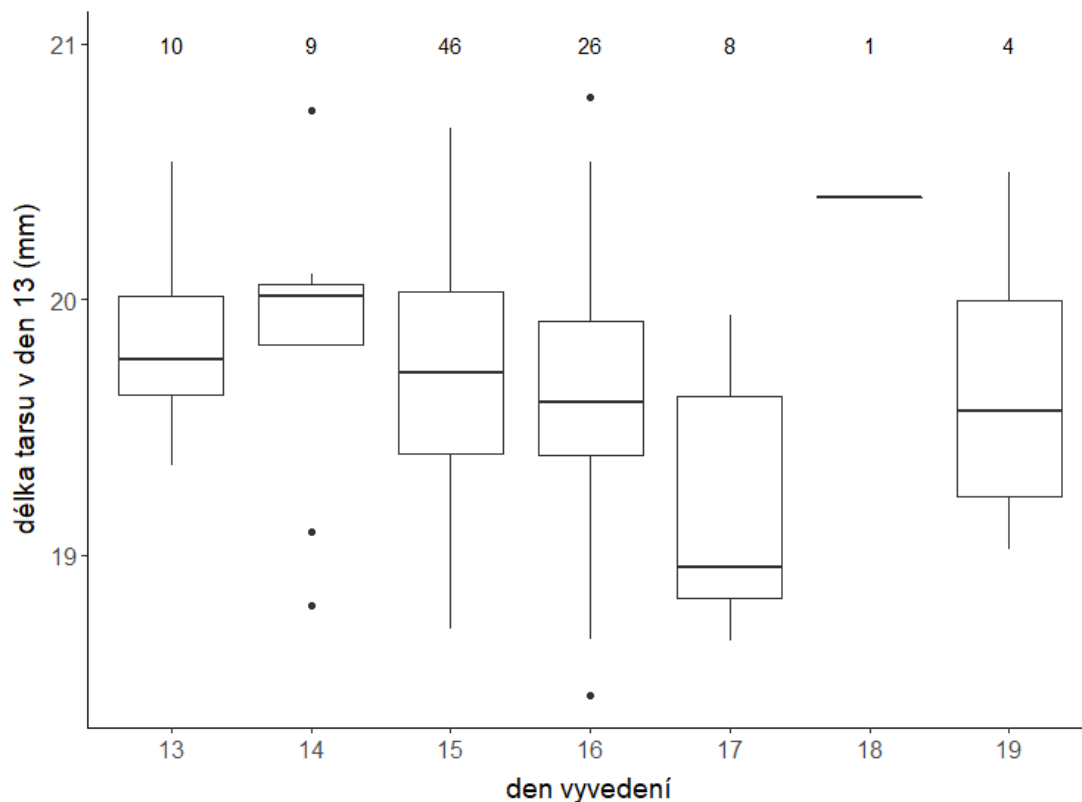
3.3. Ukazatelé stupně vývoje a vyvádění

Dobře vykrmená a těžká mlád'ata by mohla opouštět hnízdo dříve než ta lehčí, a tudíž si zkrátit pobyt na hnízdě. S rostoucí hmotností mlád'at v jejich šestý den se opravdu zkracovala délka mláděcí periody, kdy s každým gramem se zkrátila o $0,23 \pm 0,03$ dne ($F_{1,225}=53,74$; $P<0,001$). Nejtěžší mlád'ata byla tedy vyváděna 13.–14. den a mlád'ata s nižší hmotností byla vyváděna později (Obr. č. 12). Nejnižší hmotnost byla u mlád'at vyvedených v 18. den, ačkoliv některá byla vyvedena ještě i 19. den. Nižší hmotnost mlád'at vyvedených 18. den, než by odpovídala trendu, ale mohla být způsobena tím, že se jednalo pouze o 3 mlád'ata (Obr. č. 12).



Obr. č. 12: Délka mláděcí periody podle hmotnosti 6. den od vylíhnutí. Den vyvedení je brán jako počet dní od vylíhnutí prvního mláděte v hnízdě po vyvedení konkrétního mláděte z daného hnízda. Čísla nad sloupci udávají počet mlád'at náležejících do dané kategorie. Silná čára je medián, hrany boxu ukazují interkvartilové rozpětí, vousy udávají nejvyšší a nejnižší hodnotu náležící do 1,5 násobku interkvartilového rozpětí, jednotlivé body jsou odlehlé hodnoty.

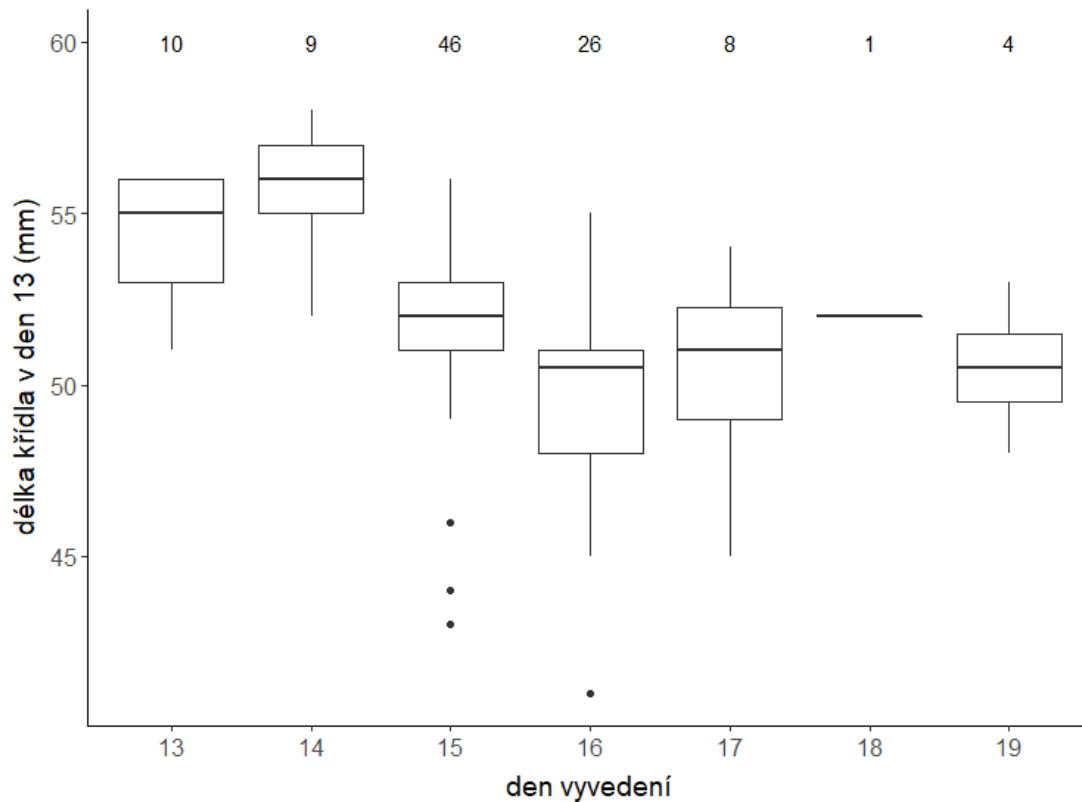
Mláďata s dlouhým běhákem často opouštějí hnízdo dříve než ta s krátkým (Matysioková & Grim 2005). Je to jeden z ukazatelů stupně vývoje mláděte. Nicméně mláďata s nejdelším běhákem nebyla vyváděna jako první (Obr. č. 13) a trend, kdy se s každým milimetrem délky běháku zkracovala mláděcí perioda o $0,3 \pm 0,18$ dne, byl nevýznamný ($F_{1,94}=2,73$; $P=0,102$). Mláďata vyvedená dříve se tedy v délce běháku významně nelišila od mláďat vyvedených později.



Obr. č. 13: Délka mláděcí periody podle délky běháku (tarsu) 13. den od vylíhnutí. Čísla nad sloupci udávají počet mláďat náležejících do dané kategorie. Silná čára je medián, hrany boxu ukazují interkvartilové rozpětí, vousy udávají nejvyšší a nejnižší hodnotu náležící do 1,5 násobku interkvartilového rozpětí, jednotlivé body jsou odlehle hodnoty.

Rovněž délka křídla bývá jedním z ukazatelů stupně vývoje a mláďata s delšími křídly obvykle opouštějí hnízdo dříve než ta s kratšími (Michaud & Leonard 2000). Mláďata s nejdelšími křídly byla skutečně vyváděna nejdříve, s každým milimetrem délky křídla se

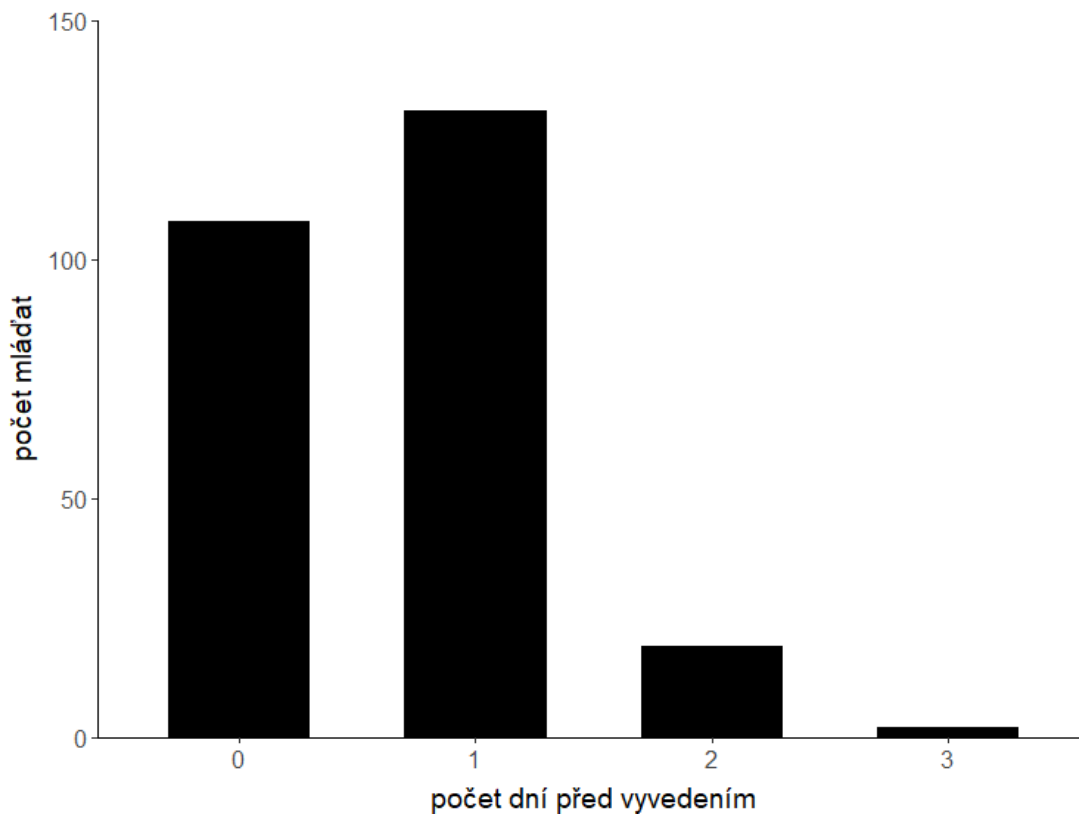
zkracovala délka mláděcí periody o $0,09 \pm 0,03$ dne ($F_{1,90}=11,69$; $P=0,001$). Mláďata s nejdelšími křídly ve věku 13. dnů byla vyváděna 14. den, mláďata s kratšími křídly byla vyváděna později (Obr. č. 14). Kratší délka křídla u mláďat vyvedených 13. den by mohla být zapříčiněna rušením mláďat a jejich předčasným vyvedením.



Obr. č. 14: Délka mláděcí periody podle délky křídla 13. den od vylíhnutí. Čísla nad sloupci udávají počet mláďat náležících do dané kategorie. Silná čára je medián, hrany boxu ukazují interkvartilové rozpětí, vousy udávají nejvyšší a nejnižší hodnotu náležící do 1,5 násobku interkvartilového rozpětí, jednotlivé body jsou odlehle hodnoty.

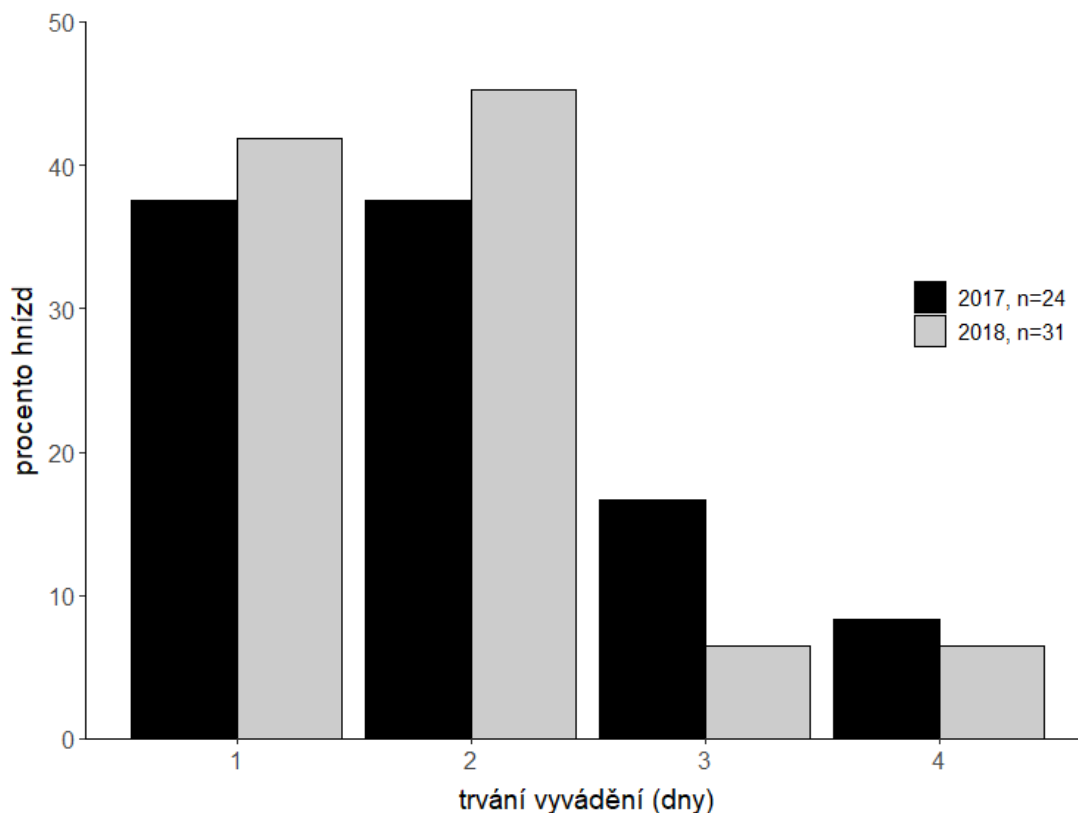
3.4. Trvání vyvádění

Mláďata se často pohybovala okolo vletového otvoru již den před vyvedením, ve dvou případech dokonce již 3 dny před vylétnutím (Obr. č. 15). Mláďata se mohla zdržovat u vletového otvoru poměrně dlouhou dobu, jelikož mohla postávat na dřevěném prkýnku proti predátorům (Obr. č. 1), které bylo uvnitř budky pod vletovým otvorem.



Obr. č. 15: První návštěva vletového otvoru budky.

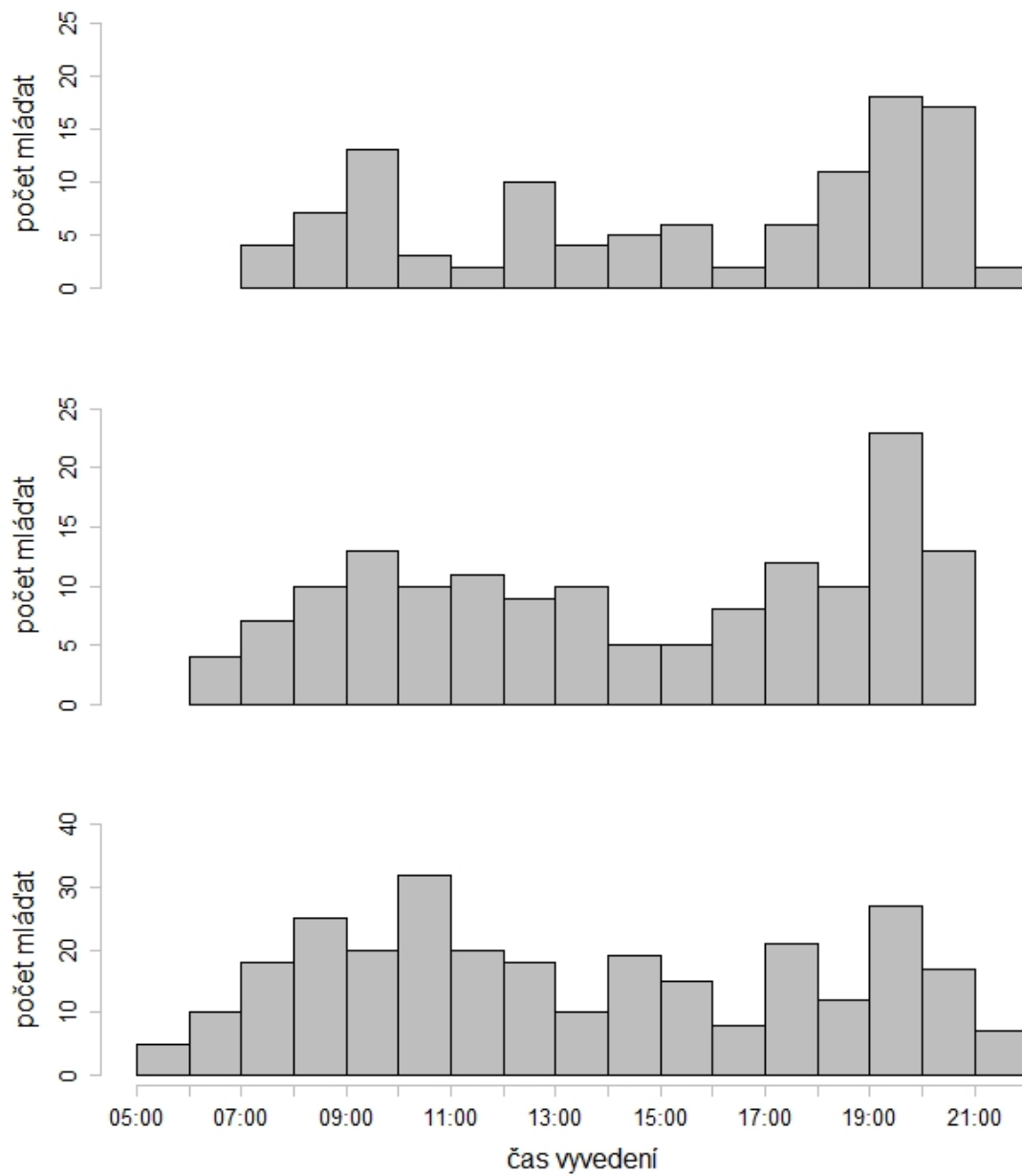
Všechna mláďata z jednoho hnízda byla obvykle vyvedena buď v jeden den nebo v průběhu dvou dnů. Tedy buďto všechna mláďata z hnízda vyletěla ve stejný den, nebo část z nich vyletěla až den po prvním vyvedeném mláděti. Nejdéle trvalo vyvádění 4 dny (Obr. č. 16). Zajímavé je, že v roce 2018 bylo dokonce více hnízd vyváděno v průběhu dvou dnů než v jeden den. I když je tento rozdíl malý, je to zajímavé vzhledem k předchozím studiím na toto téma, které k podobným výsledkům nedospěly (viz diskuse).



Obr. č. 16: Trvání vyvádění hnízda pro roky 2017 a 2018.

3.5. Denní doba vyvádění

V denní době vylétání mládřat bylo možné v roce 2017 pozorovat jeden výrazný peak, a to mezi 19.–21. hodinou, kdy vyletělo nejvíce mládřat, a potom menší peak mezi 9.–10. hodinou (Obr. č. 17). V roce 2018 vylétala mládřata z hnízda téměř stejně v průběhu celého dne, pouze mezi 19.–20. hodinou byl pozorován nárůst v počtu vyvedených mládřat (Obr. č. 17). U načasování vyvedení posledního mláděte z let 2011, 2012, 2013, 2014, a těch hnízd z let 2017, 2018, pro které jsem neměla záznam vyvádění ze čteček, byly pozorovatelné rovněž dva větší peaky. Jeden mezi 8.–11. hodinou a druhý mezi 17.–20. hodinou (Obr. č. 17). Časy vyvedení posledních mládřat podle i-buttonů jsou do grafu vyneseny po přičtení mediánu rozdílů odhadnutých časů z i-buttonu a skutečných časů vyvedení posledního mláděte ze čteček, který činil 59 minut (viz Obr. č. 4).



Obr. č. 17: Denní doba vyvádění mlád'at. Horní panel zobrazuje vyvádění jednotlivých mlád'at ze čteček z roku 2017, prostřední z roku 2018. Spodní panel zobrazuje denní dobu vyvádění posledního mláděte z hnízda podle i-buttonů.

4. Diskuse

Rozvoj techniky v poslední době značně usnadnil sledování procesu vyvádění. Pro ptáky hnízdící v dutinách, zejména ty, obsazující ochotně i hnízdní budky, je čipování mládřat a následné zaznamenávání jejich výletu čtečkou vhodná a spolehlivá metoda. Navíc je výrazně méně časově náročná při zpracovávání výsledků záznamů oproti videokamerám, které používali například Johnson *et al.* (2004) ve studii na střízlíkovi zahradním. Snad jedinou nevýhodou metody sledování výletu mládřat čtečkou může být fakt, že pokud mládě setrvává delší dobu na ochranné destičce proti predátorům a tělem kryje čidlo, čas posledního záznamu čipu mláděte čidlem nemusí být zcela přesný. Nicméně se to nejspíš neděje příliš často, jelikož při kontrole záznamů čteček kamerami, kterou jsme v této studii u 4 hnízd prováděli, odpovídaly časy vyvedení ze čteček časům vyvedení z kamer přesně (viz Metodika). Zjišťování data a času vyvedení posledního mláděte z hnízda z i-buttonů je rovněž poměrně spolehlivé. Nevýhodou ovšem je, že tato metoda není tak citlivá, aby bylo možné stanovit moment vyvedení pro každé mládě z hnízda a lze jej zjistit pouze pro to poslední. Rovněž se může při nedbalém vložení i-buttonu do hnízda stát, že bude tento mládřaty odstrčen na okraj hnízda a výsledný pokles teploty při vyvádění poté nemusí být dostatečně výrazný na spolehlivé zjištění vyvádění. Čas vyvedení posledního mláděte jsem rovněž většinou odhadovala dříve, než ve skutečnosti byl. To mohlo být způsobeno tím, že mládě často nějakou dobu před vylétnutím stojí právě na ochranné destičce proti predátorům a setrvává chvíli částí těla ve vletovém otvoru. I-button už tudíž není mládětem zahříván a průběžně měřená teplota klesá dříve, než mládě skutečně hnízdo opustí.

V délce mláděcí periody, tedy doby, po kterou mládřata setrvávají na hnízdě, a v načasování vyvádění jsou mezi ptačími druhy poměrně velké rozdíly. Rozpětí je od minimálně 9 dnů u pěnic černohlavých (Węgrzyn 2013) až po 278 dní u albatrosa stěhovavého (*Diomedea exulans*) (Tickell 1968). Mládřata lejska bělokrkého zůstávala na hnízdě většinou 15–16 dní, v roce 2017 ale některá vylétla už 13. den po vylíhnutí. Bylo to pravděpodobně způsobeno tím, že mládřata se v ten den ještě měřila, a tudíž byla rušena. To mohlo způsobit jejich předčasné vyvedení. V roce 2018, kdy se mládřata 13. den již nerušila, nebylo žádné vyvedeno tak brzy. Délka mláděcí periody pro celé hnízdo se potom pohybovala nejčastěji mezi 15–17 dny. Podobně dlouhou dobu trvala mláděcí perioda u mládřat střízlíka zahradního (Johnson *et al.* 2004) či lejska černohlavého (Nilsson & Svensson 1993), což jsou taktéž dutinově hnízdící pěvci.

Existuje mnoho faktorů, které růst mlád'at a dobu vyvedení ovlivňují. Mezi nejvýznamnější patří rozhodně predace (Remeš & Martin 2002), dále počasí (Mueller *et al.* 2019), hnízdní parazitismus (Remeš 2006) či asynchronní líhnutí (MacLeod *et al.* 2016). V této práci mě mimo jiné zajímalo, jestli na načasování vyvádění má vliv, zda se o mlád'ata stará jeden nebo oba rodiče. U zebříček pestrých rostla mlád'ata, o která se starala pouze samice pomaleji než mlád'ata, o která se starali rodiče oba (Royle *et al.* 2006). A to i přesto, že autoři studie velikost snůšky u hnízd, kde se starala jen samice, zmenšili na polovinu. U pěnic černohlavých mlád'ata s jedním rodičem rovněž rostla pomaleji a byla pozadu ve vývoji za mlád'aty se dvěma rodiči přibližně o dva dny, a to i přesto, že jeden rodič dokázal ve frekvenci krmení kompenzovat nepřítomnost druhého rodiče (Leniowsky & Węgrzyn 2018). Kvůli častějším záletům jednoho rodiče pro potravu se ale zkrátil čas strávený péčí o mlád'ata, a tak došlo k tomuto zpomalení ve vývoji mlád'at (Leniowsky & Węgrzyn 2018). Délka mláděcí periody u hnízd lejska bělokrkého, o která se staral pouze jeden rodič, se ale celkově nelišila od hnízd se dvěma rodiči. Mohlo to být způsobeno tím, že v budce či v dutině jsou mlád'ata lépe chráněná před nepřízní počasí než v otevřeném hnízdě v případě mlád'at zmíněné pěnice černohlavé, a tak se kratší čas věnovaný zahřívání mlád'at nemusel projevit zpomalením vývoje a prodloužením mláděcí periody.

Rovněž mě zajímalo, zda má počet sourozenců vliv na načasování vyvádění. Do počtu mlád'at jsem zahrнула i ta, která uhynula ještě před vyvedením, a to z toho důvodu, že i když mládě nakonec uhyne, představuje pro rodiče do té doby určitou investici. Když se tedy mlád'ata musí dělit o potravu s více sourozenci, mohl by se jejich růst zpomalit, jako to bylo například u mlád'at rorýse obecného (Sicurella *et al.* 2015). Zvětšení snůšky autory studie na sýkoře koňadře mělo rovněž negativní efekt na růst mlád'at, kdy mlád'ata ze zvětšených snůšek měla nižší hmotnost při vyvádění než mlád'ata ze zmenšených snůšek a rovněž měla kratší křídla (Nicolaus *et al.* 2009). Mírně pomaleji rostla i mlád'ata sýkory babky (*Poecile palustris*) ze zvětšených snůšek, nicméně velikost snůšky měla vliv zejména na růst hmotnosti, růst křídla zvětšením snůšky nebyl ovlivněn (Nilsson & Gårdmark 2001). Podobně tomu bylo u rybáka obecného, kdy mlád'ata z větších snůšek přibývala na váze mírně pomaleji než mlád'ata z menších snůšek, a ačkoliv se konečná hmotnost při vyvádění nelišila, mlád'ata z větších snůšek jí dosáhla později než mlád'ata z menších snůšek (Robinson & Hamer 2000). U lejska bělokrkého měl počet mlád'at vliv na načasování vyvádění, přičemž s každým mládětem ve snůšce se vyvedení mírně zpozdilo. Přestože zpoždění nebylo příliš velké, bylo statisticky významné kvůli velkému počtu zahrnutých mlád'at. Tento výsledek tedy

je ve shodě s dříve provedenými studiemi, kdy větší počet mlád'at v hnízdě zpomalil jejich růst. Mlád'ata poté měla nižší kondici při vyvádění, nebo setrvala na hnízdě déle a byla vyvedena později.

I načasování hnízdění v průběhu sezóny může mít vliv na růst a vyvádění mlád'at. Mlád'ata strnada severního (*Calcarius lapponicus*) a strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) z hnízd založených brzy v sezóně, rostla rychleji než mlád'ata z hnízd založených později (Pérez *et al.* 2016). To by mohlo být způsobeno tím, že později v sezóně už nemusí být k dispozici tolik kořisti a v důsledku toho se růst mlád'at zpomalí. Podobně u lejska bělokrkého byla mlád'ata z hnízd založených brzy v letech 2017 a 2018 vyváděna podle čteček mírně dříve než mlád'ata z pozdějších hnízd. Data z i-buttonů ale tento trend neukazovala, a dokonce byl patrný mírně negativní trend, který naznačoval naopak kratší mláděcí periodu pro mlád'ata z později založených hnízd. Rychlejší růst mlád'at z pozdějších hnízd byl zaznamenán ve studii na rorýsovi obecném (Sicurella *et al.* 2015) nebo čápovi bílém (Benharzallah *et al.* 2015). Celkově se ale délka mláděcí periody u mlád'at lejska bělokrkého v průběhu sezóny významně nelišila. Mlád'ata z později založených hnízd se tedy na hnízdě zdržovala po stejnou dobu jako ta z hnízd založených brzy. To by mohlo být způsobeno tím, že u některých druhů ptáků, například sýkory babky, bývají snůšky nakladené později v sezóně menší než ty nakladené brzy v sezóně (Wesołowski 2000). Rodiče se tudíž starají o menší počet mlád'at, a tak přes zhoršující se podmínky v průběhu sezóny by nemuselo dojít k prodloužení mláděcí periody.

Aby mlád'ata mohla hnízdo opustit, musí často dosáhnout určitého stupně vývoje, například určité délky křídla (Michaud & Leonard 2000). Zajímavá otázka také je, zda se mlád'ata při vyvádění liší v hmotnosti a jestli ta nejtěžší vylétají jako první. Z mých dat bylo skutečně patrné, že lehčí mlád'ata byla vyváděna později, těžší mlád'ata tedy vylétala o něco dříve. Výrazně nižší hmotnost mlád'at vyvedených 18. den, než by odpovídalo tomuto mírnému trendu, u byla nejspíš způsobena tím, že do této kategorie spadala pouze 3 mlád'ata. Vyvádění těžších mlád'at před těmi lehčími zaznamenali rovněž autoři ve studii na sýkoře babce a lejskovi černohlavém. Těžší mlád'ata sýkory babky byla vyváděna dříve než ta lehčí, u lejska černohlavého tomu tak ale nebylo (Nilsson & Svensson 1993). V případě lejska vylétala nejdříve mlád'ata s nejdelším křídlem (Nilsson & Svensson 1993), což jsem také zjistila u mlád'at lejska bělokrkého zahrnutých v této studii. Obecně vylétala nejdříve mlád'ata s nejdelším křídlem. Výjimkou byla mlád'ata vyvedená 13. den, která měla křídlo trochu kratší. Ta však byla pravděpodobně, jak jsem již uvedla výše, vyvedena předčasně, jelikož 13.

den byla měřena a tudíž vyrušována. Výsledky této práce se tedy shodují s výsledky již dříve provedených studií a podporují hypotézu, že k opuštění hnízda je nutné, aby mláďata dosáhla určité prahové velikosti. Rovněž tuto hypotézu potvrzuje jedno naše pozorování smíšeného hnízda lejsků a sýkor. Takové hnízdo jsme zjistili pouze jedno, a tak jej nebylo možné zahrnout do statistických analýz. O hnízdo se staraly sýkory koňadry a nakladly tam 5 vajec, nicméně předtím si tam založili hnízdo lejsci a zůstala tam po nich 2 vejce. Sýkora nakonec inkubovala jak svá, tak lejsčí vejce. Všechna mláďata sýkor i lejsků se poté úspěšně vylíhla. Všechna pak byla námi načipována a vyvádění sledováno čtečkou. Lejsci opustili hnízdo 15. den po vylíhnutí, o 3 dny dříve než sýkory. Sýkory vylétly až 18. den. I toto pozorování tedy dokládá, že rodiče mláďata k vyvedení nenutí a vyvádění je iniciováno samotnými mláďaty ve chvíli, kdy jsou dostatečně vyvinutá pro opuštění hnízda.

V několika studiích prováděných na pěvcích byla všechna mláďata z jednoho hnízda většinou vyvedena v jeden den a vyvádění v průběhu více dní bylo zaznamenáno v menšině případů (Johnson *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2013, Ribic *et al.* 2018). Například u salašníka horského (*Sialia currucoides*) byla mláďata z jednoho hnízda vyvedena v 83 % případů v jeden den a pouze 17 % hnízd bylo vyvedeno v průběhu dvou dní (Johnson *et al.* 2013). Podobně u střízlíka zahradního 65 % hnízd bylo vyvedeno v jeden den a 32 % hnízd v průběhu dvou dní (Johnson *et al.* 2004). Vyvádění u mláďat lejska bělokrkého trvalo většinou 1–2 dny, v roce 2018 dokonce 2 dny častěji než 1 den. Moje výsledky se tudíž poněkud liší od výsledků dříve provedených studií. Proč tomu tak je, není úplně jasné, jelikož u salašníka horského i střízlíka zahradního bývá velikost snůšky podobná jako u lejska bělokrkého a rovněž se mláďata těchto druhů mohou, podobně jako u lejska bělokrkého, líhnout asynchronně. Taktéž jsou to druhy hnízdící v dutinách. Rovněž metody, pomocí nichž bylo vyvádění sledováno, byly spolehlivé, kdy u střízlíka zahradního sledovali autoři studie vyvádění mláďat pomocí kamer a u salašníka horského pomocí RFID čteček.

Mláďata lejska bělokrkého vylétala vesměs v průběhu celého dne, určitý nárůst šel pozorovat zejména večer kolem 19. hodiny. To je rovněž v rozporu s předchozími studiemi, kdy mláďata střízlíka zahradního, salašníka horského či sýkory koňadry vylétala převážně brzy ráno (Johnson *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2013, Radersma *et al.* 2014). Jak jsem již v této práci zmiňovala, předpokládá se, že mláďata jsou vyváděna převážně brzy ráno proto, že mají více času najít si úkryt a schovat se před predátory, než nastane noc. Nicméně se zdá, že denní doba vyvádění se může mezi druhy lišit a bude tedy druhově specifická.

5. Závěr

Tato práce se zabývá vyváděním mlád'at lejska bělokrkého. Vyvádění nastává obvykle ve chvíli, kdy jsou mlád'ata stará 15–17 dní. Mlád'ata se ovšem často pohybují kolem vletového otvoru už den před vyvedením a nahlíží ven z budky. Samotný proces vyvádění trvá většinou 1–2 dny a mlád'ata hnízdo opouští v průběhu celého dne. Celé hnízdo poté bývá vyvedeno obvykle 16–17 dní po vylíhnutí prvního mláděte. Počet mlád'at v hnízdě ani načasování hnízdění v průběhu sezóny nemělo silný vliv na délku mláděcí periody. Rovněž nebyl výrazný rozdíl v délce mláděcí periody mezi hnízdy, o která se staral jeden rodič a hnízdy, o která se starali oba rodiče. Z hnízda nejdříve vylétala mlád'ata s nejvyšší hmotností a s nejdelším křídlem, méně vyvinutá mlád'ata vylétala později. V délce běháku se dříve vyváděná mlád'ata signifikantně nelišila od později vyváděných mlád'at.

Vyvádění mlád'at je zajímavé téma zkoumané pouze u několika málo druhů. Možnosti dalšího výzkumu tohoto tématu jsou poměrně široké, například by bylo zajímavé zjistit, zda je vyvádění ovlivňováno počasím v průběhu hnízdní sezóny, zejména teplotou či množstvím srážek. To by mohlo být v současnosti obzvláště důležité z důvodu probíhajících klimatických změn, které by mohly způsobovat změny v životních strategiích ptáků. Rovněž by mohlo být do dalšího výzkumu zahrnuto množství dostupné potravy, které s počasím souvisí, a jeho vliv na růst mlád'at a délku mláděcí periody. Další faktory, které mohou ovlivňovat délku mláděcí periody či průběh vyvádění jsou pohlaví a paternita mlád'at. Jelikož se tyto znaky dají zjistit pomocí genetických analýz krve mlád'at, kterou jsme rovněž odebírali, šel by vliv pohlaví a paternity na vyvádění dodatečně studovat i na datech použitých v této práci. Taktéž by bylo vhodné získat data ze čteček z více let, případně z více lokalit. K lepšímu porozumění tohoto komplexního tématu by rovněž bylo vhodné získat data od více ptačích druhů.

6. Seznam použité literatury

- Badyaev, A.V., Hamstra, T.L., Oh, P.K. & Acevedo Seaman, D.A. (2006) Sex-biased maternal effects reduce ectoparasite-induced mortality in a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 14406–14411.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Steve Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Benharzallah, N., Bachir, A.S., Taleb, F. & Barbraud, C. (2015) Factors affecting growth parameters of White Stork nestlings in eastern Algeria. *Journal of Ornithology*, **156**, 601–612.
- Bowers, E.K., Sakaluk, S.K. & Thompson, C.F. (2011) Adaptive sex allocation in relation to hatching synchrony and offspring quality in House Wrens. *The American Naturalist*, **177**, 617–629.
- Briedis, M., Bauer, S., Adamík, P., Alves, J.A., Costa, J.S., Emmenegger, T., Gustafsson, L., Koleček, J., Liechti, F., Meier, C.M., Procházka, P. & Hahn, S. (2019) A full annual perspective on sex-biased migration timing in long-distance migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B*, **286**, 20182821.
- Briedis, M., Hahn, S., Gustafsson, L., Henshaw I., Träff, J., Král, M. & Adamík, P. (2016) Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant. *Journal of Avian Biology*, **47**, 743–748.
- Cepák, J., Klvaňa, P., Formánek, J., Horák, D., Jelínek, M., Schröpfer, L., Škopek, J. & Zárýbnický J. (2008) *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*. Aventinum, Praha.
- Cunningham, S.J., Martin, R.O., Hojem, C.L. & Hockey, P.A.R. (2013) Temperatures in excess of critical thresholds threaten nestling growth and survival in a rapidly-warming arid savanna: a study of Common Fiscals. *PLoS One*, **8**, e74613.
- Edme, A., Zobač, P., Opatová, P., Šplíchalová, P., Munclinger, P., Albrecht, T. & Krist, M. (2016) Do ornaments, arrival date, and sperm size influence mating and paternity success in the collared flycatcher? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **71**.
- Gilby, A.J., Mainwaring, M.C. & Griffith, S.C. (2011) The adaptive benefit of hatching asynchrony in wild zebra finches. *Animal Behaviour*, **82**, 479–484.

- Johnson, L.S., Hebert, R.M., Napolillo, F.M. & Allen, A. (2013) The process of fledging in the Mountain Bluebird. *Journal of Field Ornithology*, **84**, 367–376.
- 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.
- Kopachena, J.G., & Falls, J.B. (1993) Postfledging parental care in the White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*). *Canadian Journal of Zoology*, **71**, 227–232.
- Král, M., Adamík, P., Krause, F., Krist, M., Stríteský, J., Bureš, S., Ševčík, J., Pavelka, J., Červenka, P., Neoral, E. & Košťál, J. (2011) Phenology of the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) in Moravia. *Sylvia*, **47**, 17–32 (in Czech, English abstract).
- Krist, M. & Munclinger, P. (2011) Superiority of extra-pair offspring: maternal but not genetic effects as revealed by a mixed cross-fostering design. *Molecular Ecology*, **20**, 5074–5091.
- Krist, M., Remeš, V., Uvírová, L., Nádvorník, P. & Bureš, S. (2004) Egg size and offspring performance in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): a within-clutch approach. *Oecologia*, **140**, 52–60.
- Leniowski, K. & Węgrzyn, E. (2014) Do blackcaps win host-ectoparasite arms race by building lacy nests and shortening nestling period? *Ethology Ecology & Evolution*, **26**, 49–57.
- Leniowski, K. & Węgrzyn, E. (2018) The ecological consequences of solitary breeding in a species with bi-parental care. *Ornis Fennica*, **95**, 128–136.
- MacLeod, K.J., Brekke, P., Ewen, J.G. & Thorogood, R. (2016) Minutes matter: brief hatching asynchrony adversely affects latehatched hihi nestlings, but not life beyond the nest. *Animal Behaviour*, **119**, 111–118.
- Mainwaring, M.C. & Hartley, I.R. (2016) Local weather conditions have complex effects on the growth of blue tit nestlings. *Journal of Thermal Biology*, **60**, 12–19.
- Martin, T.E. & Li, P. (1992) Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology*, **73**, 579–592.
- Martin, T.E., Lloyd, Bosque, C., Barton, D.C., Biancucci, A.L., Cheng, Y. & Ton, R. (2011) Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: an antagonistic

interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution*, **65**, 1607–1622.

Martin, T.E., Tobalske, B., Riordan, M.M., Case, S.B. & Dial, K.P. (2018) Age and performance at fledging are a cause and consequence of juvenile mortality between life stages. *Science Advances*, **4**, eaar1988.

Matysioková, B. & Grim, T. (2005) Who determines length of the nestling period in open-nesting passerines: parents or offspring? *Sylvia*, **41**, 35–49 (in Czech, English abstract).

Michaud, T. & Leonard, M. (2000) The role of development, parental behavior, and nestmate competition in fledging of nestling tree swallows. *The Auk*, **117**, 996–1002.

Mueller, A.J., Miller, K.D. & Bowers, E.K. (2019) Nest microclimate during incubation affects posthatching development and parental care in wild birds. *Scientific reports*, **9**, 1–11.

Mulard, H. & Danchin, E. (2008) The role of parent–offspring interactions during and after fledging in the Black-legged Kittiwake. *Behavioural Processes*, **79**, 1–6.

Naef-Daenzer, B., Widmer, F. & Nuber, M. (2001) Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 730–738.

Nicolaus, M., Bouwman, K.M. & Dingemanse, N.J. (2008) Effect of PIT tags on the survival and recruitment of Great Tits *Parus major*. *Ardea*, **96**, 286–292.

Nicolaus, M., Michler, S.P.M., Ubels, R., van der Velde, M., Komdeur, J., Both, C. & Tinbergen, J.M. (2009) Sex-specific effects of altered competition on nestling growth and survival: an experimental manipulation of brood size and sex ratio. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 414–426.

Nilsson, J.Å. & Svensson, M. (1993) Fledging in altricial birds: parental manipulation or sibling competition? *Animal Behaviour*, **46**, 379–386.

Nilsson, J.Å., Gårdmark, A. (2001) Sibling competition affects individual growth strategies in marsh tit, *Parus palustris*, nestlings. *Animal Behaviour*, **61**, 357–365.

Pérez, J.H., Krause J.S., Chmura, H.E., Bowman, S., McGuigan, M., Asmus, A.L., Meddle S.L., Hunt, K.E., Gough, L., Boelman, N.T. & Wingfield, J.C. (2016) Nestling growth rates in relation to food abundance and weather in the Arctic. *The Auk*, **133**, 261–272.

R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.)

Radersma, R., Komdeur, J. & Tinbergen, J.M. (2014) Early morning fledging improves recruitment in Great Tits *Parus major*. *Ibis*, **157**, 351–355.

Ratnayake, C.P., Morosinotto, C., Ruuskanen, S., Villers, A. & Thomson, R.L. (2014) Passive Integrated Transponders (PIT) on a small migratory passerine bird: absence of deleterious short and long-term effects. *Ornis Fennica*, **91**, 244–255.

Rehling, A., Spiller, I., Krause, E.T., Nager, R.G., Monaghan, P. & Trillmich, F. (2012) Flexibility in the duration of parental care: zebra finch parents respond to offspring needs. *Animal Behaviour*, **83**, 35–39.

Remeš, V. & Martin, T.E. (2002) Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution*, **56**, 2505–2518.

Remeš, V. (2006) Growth strategies of passerine birds are related to brood parasitism by the brown-headed cowbird (*Molothrus ater*). *Evolution*, **60**, 1692–1700.

Ribic, Ch.A., Ng, Ch.S., Koper, N., Ellison, K., Pietz, P.J. & Rugg, D.J. (2018) Diel fledging patterns among grassland passerines: Relative impacts of energetics and predation risk. *The Auk*, **135**, 100–1112.

Robinson, J.A. & Hamer, K.C. (2000) Brood size and food provisioning in Common terns *Sterna hirundo* and Arctic terns *S. paradisaea*: consequences for chicks growth. *Ardea*, **88**, 51–60.

Rodríguez, S. & Barba, E. (2016) Nestling growth is impaired by heat stress: an experimental study in a mediterranean Great Tit population. *Zoological Studies*, **55**, 2016–55.

Rosivall, B., Szöllösi, E., Hasselquist, D., & Török, J. (2009) Effects of extrapair paternity and sex on nestling growth and condition in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour*, **77**, 611–617.

- Royle, N.J., Hartley, J.R. & Parker, G.A. (2006) Consequences of biparental care for begging and growth in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, **72**, 123–130.
- Segura, L.N. & Rebores, J.C. (2011) Botfly parasitism effects on nestling growth and mortality of Red-crested Cardinals. *The Wilson Journal of Ornithology*, **123**, 107–115.
- Scheuerlein, A. & Gwinner, E. (2006) Reduced nestling growth of East African Stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. *Ibis*, **148**, 468–476.
- Sicurella, B., Caffi, M., Caprioli, M., Rubolini, D., Saino, N. & Ambrosini, R. (2015) Weather conditions, brood size and hatching order affect Common Swift *Apus apus* nestlings' survival and growth. *Bird Study*, **62**, 64–77.
- Soler, M., Pérez-Contreras, T. & de Neve, L. (2013) Magpies do not desert after prolonging the parental care period: an experimental study. *Behavioral Ecology*, **24**, 1292–1298.
- Stier, A., Massemin, S., Zahn, S., Tissier, M.L. & Criscuolo, F. (2015) Starting with a handicap: effects of asynchronous hatching on growth rate, oxidative stress and telomere dynamics in free-living great tits. *Oecologia*, **179**, 999–1010.
- Šťastný, K., Hudec, K., a kol. (2011) *Ptáci – Aves, Díl III/1*. Academia, Praha.
- Tickell, W.L.N. (1968) The biology of the great albatrosses, *Diomedea Exulans* and *Diomedea Epomophora*. *Antarctic Bird Studies*, **12**, 1–56.
- Trillmich, F., Spiller, I., Naguib, M. & Krause E.T. (2016) Patient parents: do offspring decide on the timing of fledging in Zebra Finches? *Ethology*, **122**, 411–418.
- Węgrzyn, E. (2012) In the Blackcap *Sylvia atricapilla* last-hatched nestlings can catch up with older siblings. *Ardea*, **100**, 179–186.
- Węgrzyn, E. (2013) Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. *Journal of Avian Biology*, **44**, 383–389.
- Wesołowski, T. (2000) Time-saving mechanisms in the reproduction of marsh tits (*Parus palustris*). *Journal of Ornithology*, **141**, 309–318.