

Co ovlivňuje délku pobytu v teritoriu po vyhnízdění u čápa bílého (*Ciconia ciconia*)?

What affects the time adult and juvenile White Storks (Ciconia ciconia) spend in the territory after breeding?

Beata Matysioková¹ & Marcin Tobółka²

¹ Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta UP, tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc; e-mail: betynec@centrum.cz

² Zakład ekologii behawioralnej, Uniwersytet im. A. Mickiewicza, Umultowska 89, PL-61614 Poznań; e-mail: marcin_tobolka@o2.pl

Matysioková B. & Tobółka M. 2008: Co ovlivňuje délku pobytu v teritoriu po vyhnízdění u čápa bílého (*Ciconia ciconia*)? *Sylvia* 44: 43–50.

V populaci čápa bílého (*Ciconia ciconia*) v západním Polsku jsme v letech 2005–2007 zkoumali vztahy mezi datem hnízdění, počtem vyvedených mláďat a dobou, kterou dospělí ptáci a mláďata setrvávají na hnízdišti před zahájením podzimní migrace. Výzkum byl prováděn dotazníkovou metodou, kdy oslovení zemědělci zaznamenávali datum přiletu čápů bílých na teritorium, datum, kdy pár obsadil hnízdo, počet vyvedených mláďat, datum vylétnutí mláďat z hnízda a datum odletu mláďat a rodičů z hnízdního teritoria. Rodiče i mláďata zůstávali na hnízdišti tím déle, čím dříve v sezóně mláďata opustila hnízdo. Toto může být vysvětleno načasováním odletu na zimoviště, které je u čápů bílých mnohem synchronnější než jejich přilet. Naše data však nepodpořila hypotézu, že rodiče, kteří vychovávají více mláďat, setrvávají na hnízdišti déle. Mláďata zůstávala v teritoriu tím déle, čím menší byla snůška, z níž pocházela. Zdá se, že ve zkoumané populaci má na setrvání v teritoriu po hnízdění větší vliv datum hnízdění než počet vyvedených mláďat.

In a population of the White Stork (Ciconia ciconia) in western Poland in 2005–2007 we investigated the relationships between timing of breeding, number of fledglings, and the time adult and juvenile birds spend in the breeding territory before starting autumn migration. The research was based on questionnaires. The involved farmers recorded the date of arrival, date of nest occupation, number of fledged juveniles, date of fledging, and date when the offspring and parents left their territory. The length of stay for both parents and offspring negatively correlated with fledging date. This could be explained by timing of autumn migration, which is more synchronous than spring arrival in this species. Our data did not support our hypothesis that the parents which reared more young would stay longer than those with fewer fledglings. The smaller was the clutch, the longer the offspring stayed in the territory. It seems that in the Polish population, the date of breeding has a stronger influence on the time spent by the birds in their territories after breeding than the number of fledged juveniles.

Keywords: *Ciconia ciconia*, fledging date, post-fledging period, timing of departure, White Stork

ÚVOD

U organismů s rozvinutou rodičovskou péčí, kam patří i ptáci, je tato péče pro rodiče nákladná. Míra těchto nákladů se u ptáků může lišit podle počtu vychovaných mláďat a data zahájení hnízdění (Clutton-Brock 1991, Roff 1992).

Počet vyvedených mláďat může být ovlivněn kvalitou rodičů (Sasvári & Hegyi 2001), kvalitou teritoria (Hazlitt 2001, Przybylo et al. 2001) či datem zahájení hnízdění (Svensson 1997, Potti 1998, Kosicki et al. 2004, Tryjanowski et al. 2004). Větší počet vyvedených mláďat je pro rodiče spojen s náklady, jako je nižší přežívání dospělců (Deerenberg 1962, Ekman & Askenmo 1986, viz ale Hōrak 2003), snížená kondice vylétlých mláďat (Deerenberg 1962, Tortosa & Redondo 1992, Saino et al. 1997, Sasvári et al. 1999, Sasvári & Hegyi 2001, Hōrak 2003), snížená schopnost podruhé zahrnout v dané sezóně (Smith et al. 1987, Lindén 1988) či snížená plodnost v sezóně následující (Røskaft 1985).

Načasování začátku hnízdění je důležitý faktor ovlivňující reprodukční úspěšnost ptáků. U většiny druhů začínají jedinci, kteří přiletí na hnízdiště dříve, i dříve hnízdit (Potti 1998, Bêty et al. 2003, Tryjanowski et al. 2004, Vergara et al. 2007), mají větší snůšky (Svensson 1986, Myrbeget 1989, Goutner & Tsalhalidis 1995, Bêty et al. 2003) a také větší reprodukční úspěšnost ve srovnání s těmi, kteří přilétají později (Profus 1991, Svensson 1997, Potti 1998, Lepage et al. 1999, Kosicki et al. 2004, Tryjanowski et al. 2004; ale viz Vergara et al. 2007). Časnější hnízdění může také pozitivně ovlivnit kvalitu a přežívání mláďat (Lyon & Montgomerie 1985, Verhulst & Tinbergen 1991, Naef-Daenzer et al. 2001) a kondici rodičů po ukončení hnízdění (Verhulst & Tinbergen 1991). Pozdější začátek hnízdění vede k jeho pozdějšímu ukončení, které u migrujících

ptáků může vést ke zkrácení periody mezi ukončením hnízdění a odletem na zimoviště, protože odlet na zimoviště je vynucen zhoršujícími se podmínkami prostředí, a proto je velmi podobný pro všechny jedince v populaci.

V naší práci jsme se zaměřili na vztahy mezi datem vylétnutí z hnízda u čápů, počtem vyvedených mláďat a délkou periody, kterou dospělí ptáci a mláďata setrvávají na hnízdišti před zahájením podzimní migrace. Platí-li, že vychovat více mláďat je pro rodiče nákladnější, pak je možno očekávat, že ptáci, kteří vychovali větší snůšku, zůstanou v teritoriu déle, protože budou potřebovat více času k přípravě na podzimní migraci. Lze také očekávat, že ptáci, kteří zahrnou později, setrvávají v hnízdním teritoriu kratší dobu než ti, kteří zahrnou hnízdění dříve.

METODIKA

Čáp bílý je dlouhověký, synantropní druh s palearktickým typem rozšíření. Hnízdí jednou do roka, velikost snůšky je 1–7 (nejčastěji 4) vajec, která se líhnou asynchronně. Vylétávají ve věku 54–68 dní, rodiče se o ně starají další 1–2 týdny po vylétnutí (Schulz 1998). Toto období se nazývá obdobím pohnízdni péče (*postfledging period*). Čáp bílý je přísně tažný druh, jehož zimoviště se nacházejí v subsaharské Africe a Indii. V Polsku hnízdí více než 20% světové populace (Guziak & Jakubiec 2006).

Terénní práce probíhaly v letech 2005–2007 v západním Polsku (51°42'–52°11' N, 16°27'–17°18' E) vždy od poloviny března do konce srpna. V letech 2005 a 2006 probíhal sběr dat v oblasti o rozloze 990 km². V roce 2007 přibyla další lokalita o rozloze 543 km² a celková rozloha sledované oblasti tedy v tomto roce činila 1533 km². První etapou byla inventarizace hnízd na celé lokalitě prováděná

ještě před přiletem ptáků ze zimovišť. Během inventarizace byly zemědělcům bydlicím v blízkosti daných hnízd rozdány dotazníky, které obsahovaly otázky týkající se data přiletu prvního a druhého ptáka a data, kdy pár již zabral hnízdo (příletové dotazníky, tab. 1). Vyplněné dotazníky byly vybírány na přelomu dubna a května. Druhou etapou bylo zaznamenání počtu mláďat na hnízdech. Kontrola hnízd byla z tohoto důvodu prováděna každých 10 dní v období mezi 5. a 31. červencem. Dodatečné informace o případných úhynech mláďat byly také získávány od zemědělců. Během července byly rolníkům sledujícím obsazená hnízda rozdány další dotazníky, tentokrát obsahující otázky týkající se data výletu mláďat z hnízda, data, kdy mláďata opustila teritorium nastálo a data, kdy teritorium nastálo opustili rodiče (odletové dotazníky, tab. 1). Za datum výletu mláďat z hnízda (*fledging*) byl považován den, kdy mláďata podnikla svůj první let. Za datum odletu mláďat z teritoria byl považován odlet posledního mláďete. Do analýz byla zahrnuta pouze hnízda, z nichž vylétlo alespoň jedno mláďe.

Získaná data jsme analyzovali obecnými lineárními modely v programu JMP 6.1. Použili jsme metodu mnohonásobné regrese. Analyzovali jsme vliv roku (2005–2007), sezóny (juliánské datum opuštění hnízda, 1. leden = den 1) a počtu mláďat. Jako signifikantní byly považovány faktory na hladině $\alpha = 0,05$.

Hnízda jsou čápy využívána opakovaně, a proto byla během výzkumu v různých

letech monitorována tatáž hnízda. Je také možné, že byli sledováni opakovaně titíž jedinci. Proto jsme pro odhad míry případné pseudoreplikace způsobené sledováním stejných hnízd ve více letech použili metodu náhodných efektů. V proceduře MIXED v programu SAS 9.1 jsme zadali hnízdo jako náhodný faktor. U analýzy délky pobytu mláďat v teritoriu byl vliv hnízda velmi nízký a statisticky nevýznamný ($z = 0,0004$; $p = 0,421$) a u délky pobytu rodičů na hnízdě byl jeho odhad nulový. Proto prezentujeme pouze výsledky obecných lineárních modelů z programu JMP.

VÝSLEDKY

Délka pobytu rodičů v teritoriu po vylétnutí mláďat z hnízda trvala od 0 do 58 dní (průměr \pm SD = $24,9 \pm 12,5$ dní, medián = 26,5; $n = 104$). Délka pobytu mláďat v teritoriu po vylétnutí trvala od 0 do 53 dní (průměr \pm SD = $21,7 \pm 10,6$ dní, medián = 21,5, $n = 102$). Průměrný počet vylétlých mláďat byl 2,78 (SD = 0,91, rozsah hodnot 1–5 mláďat, $n = 104$). Průměrné datum výletu mláďat z hnízda bylo 25. července (SD = 11,9 dní, medián = 24. července, $n = 104$). Nejčasnější datum vyvedení hnízda bylo 25. června, nejzazší 4. září. Počet hnízd byl 29 v roce 2005, 34 v roce 2006 a 41 v roce 2007.

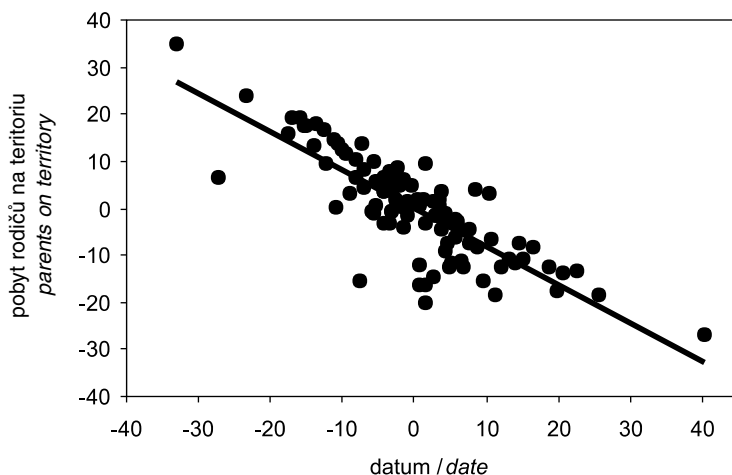
Délka pobytu rodičů v teritoriu

Délka pobytu rodičů v teritoriu po vylétnutí mláďat byla tím kratší, čím později mláďata hnízdo opustila ($F_{1,99} = 204,0$;

Tab. 1. Počty rozdaných dotazníků a jejich návratnost v jednotlivých letech.

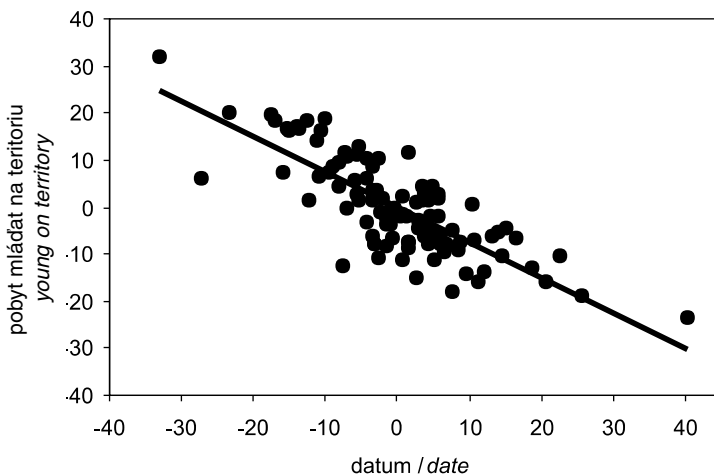
Table 1. Number of distributed questionnaires and their return rates in different years.

Rok Year	příletové dotazníky arrival questionnaires	návratnost (%) return rate (%)	odletové dotazníky departure questionnaires	návratnost (%) return rate (%)
2005	73	99	44	95
2006	75	99	45	93
2007	120	98	44	89



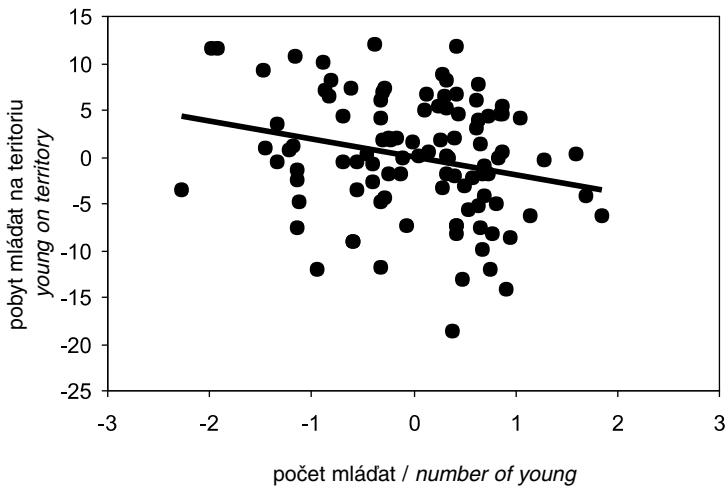
Obr. 1. Vztah mezi průběhem sezóny (datum vylétnutí z hnízda, dny) a délkou pobytu rodičů v teritoriu po vylétnutí mláďat (dny). Regresní koeficient byl $-0,83$ dní (SE = 0,055). Vyneseny jsou reziduály ze statistického modelu (viz Výsledky).

Fig. 1. Relationship between the date of fledging (days) and the time spent by parents in the breeding territory after the juveniles fledged (days). Regression coefficient was -0.83 days (SE = 0.055). Residuals from the statistical model are shown (see Results).



Obr. 2. Vztah mezi průběhem sezóny (datum vylétnutí z hnízda, dny) a délkou pobytu mláďat v teritoriu po vylétnutí (dny). Regresní koeficient byl $-0,75$ dní (SE = 0,06). Vyneseny jsou reziduály ze statistického modelu (viz Výsledky).

Fig. 2. Relationship between the date of fledging (days) and the time spent by juveniles in the breeding territory after fledging. Regression coefficient was -0.75 days (SE = 0.06). Residuals from the statistical model are shown (see Results).



Obr. 3. Vztah mezi počtem mláďat, která úspěšně vylétla z hnízda a délkou pobytu mláďat v teritoriu (dny). Regresní koeficient byl $-1,90$ dní ($SE = 0,77$). Vyneseny jsou reziduály ze statistického modelu (viz Výsledky).

Fig. 3. Relationship between the number of successfully fledged juveniles and the time spent by juveniles in the breeding territory after fledging. Regression coefficient was -1.90 days ($SE = 0.77$). Residuals from the statistical model are shown (see Results).

$p < 0,001$; obr. 1) a lišila se mezi roky ($F_{2,99} = 7,4$; $p = 0,001$), zatímco počet mláďat dobu pobytu rodičů neovlivnil ($F_{1,99} = 0,7$; $p = 0,405$). Model vysvětlil 75,6 % variability ($F_{4,99} = 76,8$; $p < 0,001$).

Délka pobytu mláďat v teritoriu

Délka pobytu mláďat v teritoriu po vylétnutí byla tím kratší, čím později mláďata hnízdo opustila ($F_{1,97} = 164,9$; $p < 0,001$; obr. 2) a klesala se vzrůstajícím počtem mláďat ($F_{1,97} = 6,1$; $P = 0,015$; obr. 3), zatímco rok vliv neměl ($F_{2,97} = 1,7$; $p = 0,190$). Model vysvětlil 65,5 % variability ($F_{4,97} = 46,1$; $p < 0,001$).

DISKUSE

Hypotéza, že ptáci, kteří vyvedli více mláďat, setrvávají na hnízdišti déle, nebyla našimi daty podpořena. Jednou z možností je, že rodiče, kteří vychovávají více mláďat, jsou v lepší kondici (Perrins 1965, Sasvári & Hegyi 2001) nebo hnízdí v kvalitnějším

teritoriu (Przybylo et al. 2001), a proto po vyhníždění nepotřebují více času k přípravě na zahájení podzimní migrace než ti, kteří vychovávají mláďat méně. U čápů bílých mláďata z větších snůšek opouštějí hnízdo s nižší tělesnou hmotností než mláďata ze snůšek menších (Tortosa & Redondo 1992, Sasvári et al. 1999, Sasvári & Hegyi 2001). Je proto možné, že rodiče, kteří mají snůšku větší, se nevyčerpají více než ti se snůškou menší nejen díky tomu, že jsou v lepší kondici či obsadili lepší teritorium, ale také proto, že do výchovy každého jednotlivého mláděte investují relativně méně než ptáci se snůškami menšími. Obě možná vysvětlení je však potřeba ověřit dalšími studiemi, které by přinesly informace týkající se jak kondice rodičů v době zahájení a ukončení hníždění, tak kondice mláďat při vylétávání z hnízda (viz např. Matysioková & Grim 2005).

Délka pobytu rodičů v teritoriu byla vysvětlena datem vylétu mláďat z hnízda.

Rodiče, jejichž mláďata vylétla v sezóně později, strávili v teritoriu kratší dobu než ti, jejichž mláďata hnízdo opustila dříve. Důvodem je s největší pravděpodobností odlet ptáků na zimoviště, který je u čápů mnohem synchronnější než přilet (Kosicki et al. 2004). Stejná situace byla i u naší populace. Rozpětí příletových dat bylo asi 75 dní, zatímco rozpětí dat opuštění teritoria bylo u dospělců i mláďat 37 dní. Podobný trend byl pozorován např. u husy sněžní, *Chen caerulescens* (Béty et al. 2003). Proto ptáci, kteří začnou hnízdit později (a jejichž mláďata tedy opustí hnízdo později), nemají možnost zůstat na hnízdišti tak dlouho jako ptáci, kteří začali hnízdit časněji v sezóně.

Délka pobytu mláďat v teritoriu je vysvětlena nejen datem výletu mláďat z hnízda, jak tomu bylo u rodičů, ale také počtem mláďat ve snůšce. Mláďata pocházející z větších snůšek v teritoriu zůstávala kratší dobu než ta, která pocházela ze snůšek menších. Možným vysvětlením je ochota rodičů starat se o mláďata po vylétnutí. Jak už jsme uvedli výše, vyskytuje se u čápů bílých, stejně jako u mnoha dalších druhů jak nepěvců (Burger 1980, Thomas 1984, Wood et al. 1998) tak pěvců (Wheelwright et al. 2003), období pohnízdni péče (ale viz Tortosa & Redondo 1992). Během této doby jsou mláďata čápů krmena rodiči buď přímo na hnízdě, kam si pro potravu zalétají (Hudec 1994, Redondo et al. 1995, Schulz 1998, Tobólka nepubl.), nebo i mimo hnízdo (Schulz 1998, Profus nepubl.). Tortosa & Redondo (1992) našli pozitivní vztah mezi počtem mláďat a délkou hnízdní péče (tj. doby mezi vylíhnutím a vylétnutím mláďat z hnízda) u čápů. Stejná závislost byla zaznamenána i u jiných druhů, jako např. u sýkory koňadry, *Parus major* (Smith et al. 1987). Je možné, že rodiče disponují určitou časovou periodou, kterou jsou ochotni

investovat do výchovy potomstva. Potom ti, kteří vychovali více mláďat, a tudíž museli investovat více času do péče o mláďata na hnízdě, mohou zkracovat období pohnízdni péče. Nepochota rodičů krmit mláďata po vylétnutí pak může vést k tomu, že mláďata z větších snůšek opustí rodné teritorium dříve než mláďata ze snůšek menších proto, že pobyt v teritoriu pro ně přestává být výhodný.

PODĚKOVÁNÍ

Za cenné připomínky a pomoc při zpracování dat děkujeme Vladimíru Remešovi, za připomínky k rukopisu Tomáši Grimovi, Miloši Kristovi a Honzovi Koutnému a za pomoc v terénu pak všem zúčastněným zemědělcům. B. M. byla během práce podporována grantem MŠMT (MSM6198959212). Tato práce vznikla na základě bakalářské práce M. T., kterou vedl Piotr Tryjanowski.

SUMMARY

The relationship between the date of breeding, number of fledglings and the length of the period adults and young stayed in their breeding territory before the autumn departure was investigated in the White Stork population in western Poland in 2005–2007. Data were collected using questionnaires distributed among farmers. They provided information on the date of arrival of adults to the breeding territory, date of nest occupation, fledging date and the date when adults and young finally left the territory. We distributed 401 questionnaires, 268 of them related to the arrival of adults and 133 related to fledging time and the departure of young and adults from the territory. The later in the season the young fledged, the shorter was the period spent by both the adults and young in the breeding territory (Fig. 1, 2). Parents

that started to breed earlier in the season and whose offspring consequently fledged earlier stayed longer in the breeding territory than those that started to breed later on. The reason might be the departure of storks on autumn migration, which is more synchronous than the spring arrival in this species. The length of the period adults stayed in the territory after all juveniles fledged did not correlate with the number of fledglings, whereas the length of period juveniles stayed in territory after fledging did. The larger was the clutch from which the young originated, the shorter they stayed in the territory (Fig. 3). The length of the period spent by Polish White Storks in the territory after fledging seemed to be more influenced by the date of breeding than by the number of fledglings, as clutch size affected only the young but not adults.

LITERATURA

- Bêty J., Gauthier G. & Giroux J.-F. 2003: Body condition, migration and timing of reproduction in Snow Geese: A test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *Am. Nat.* 162: 110–121.
- 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.
- Clutton-Brock T. H. 1991: The Evolution of Parental Care. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Deerenberg C. M. 1962: Parental energy and fitness costs in birds. Ph.D. Thesis, University of Groningen.
- Ekman J. & Askenmo C. 1986: Reproductive cost, age-specific survival and comparison of the reproductive strategy in two European tits (genus *Parus*). *Evolution* 40: 159–168.
- Goutner V. & Tsalalidis, E. P. 1995: Time of breeding and brood size of White Storks (*Ciconia ciconia*) in North-eastern Greece. *Vogelwarte* 38: 89–95.
- Guziak R. & Jakubiec Z. 2006: Bocian biały *Ciconia ciconia* (L.) w Polsce w roku 2004. In: Guziak R. & Jakubiec Z. (eds): Bocian biały *Ciconia ciconia* (L.) w Polsce w roku 2004. Wyniki VI Międzynarodowego spisu bociana białego. PTPP „pro Natura”. Wrocław: 377–394.
- Hazlitt S. L. 2001: Territory quality and reproductive success of Black Oystercatchers in British Columbia. *Wilson Bull.* 113: 404–409.
- Hôrak P. 2003: When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in Great Tits (*Parus major*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 105–112.
- Hudec K. (ed) 1994: Fauna ČR a SR. Ptáci 1. Academia, Praha.
- Kosicki J., Sparks T. & Tryjanowski P. 2004: Does arrival date influence autumn departure of the White Stork *Ciconia ciconia*? *Ornis Fenn.* 81: 91–94.
- Lepage D., Desrochers A. & Gauthier G. 1999: Seasonal decline of growth and fledging success in Snow Geese *Anser caerulescens*: an effect of date or parental quality? *J. Avian Biol.* 30:72–78.
- Lindén M. 1988: Reproductive trade-off between first and second clutches in the Great Tit *Parus major*: an experimental study. *Oikos* 51: 285–290.
- Lyon B. E. & Montgomerie R. D. 1985: Incubation feeding in Snow Bunting: female manipulation or indirect male parental care? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 279–284.
- Matysioková B. & Grim T. 2005: Kdo určuje délku hnízdní péče u otevřeně hnízdicích pěvců: rodiče nebo potomci? *Sylvia* 41: 35–49.
- Myrbeget S. 1989: Repeatability of clutch size in Willow Grouse *Lagopus lagopus*. *Ornis Scand.* 20: 74–76.
- 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. *J. Anim. Ecol.* 70: 730–738.
- Perrins C. M. 1965: Population fluctuations and clutch size in the Great Tit *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.* 34: 601–647.

- Potti J. 1998: Arrival time from spring migration in male Pied Flycatchers: individual consistency and familial resemblance. *Condor* 100: 702–708.
- Profus P. 1991: The breeding biology of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in the selected area of Southern Poland. *Studia Naturae Ser. A* 37: 11–57.
- Przybylo R., Wiggins D. A. & Merilä J. 2001: Breeding success in Blue Tits: good territories or good parents? *J. Avian Biol.* 32: 214–218.
- Redondo T., Tortosa F. S. & de Reyna L. A. 1995: Nest switching and alloparental care in colonial White Storks. *Anim. Behav.* 49: 1097–1110.
- Roff D.A. 1992: The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. *Chapman & Hall, New York.*
- Røskaft E. 1985: The effect of enlarged brood size on the future reproductive potential of the Rook. *J. Anim. Ecol.* 54: 255–260.
- Saino N., Calza S. & Møller A. P. 1997: Immunocompetence of nestling Barn Swallows in relation to brood size and parental effort. *J. Anim. Ecol.* 66: 827–836.
- Sasvári L. & Hegyi Z. 2001: Condition-dependent parental effort and reproductive performance in the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ardea* 89: 281–291.
- Sasvári L., Hegyi Z. & Hahn I. 1999: Reproductive performance of White Storks *Ciconia ciconia* breeding at low and high densities. *Folia Zool.* 48: 113–121.
- Schulz H. 1998: *Ciconia ciconia* White Stork. *BWP Update* 2: 69–105.
- Smith H. G., Källander H. & Nilsson J.-A. 1987: Effect of experimentally altered brood size on frequency and timing of second clutches in the Great Tit. *Auk* 104: 700–706.
- Svensson E. 1997: Natural selection on avian breeding time: causality, fecundity-dependent, and fecundity-independent selection. *Evolution* 51: 1276–1283.
- Svensson S. 1986: Number of pairs, timing of egg laying and clutch size in a subalpine Sand Martin *Riparia riparia* colony, 1968–1985. *Ornis Scand.* 17: 221–229.
- Thomas B. T. 1984: Maguari Stork nesting: juvenile growth and behavior. *Auk* 101: 812–823.
- Tortosa F. S. & Redondo T. 1992: Motives for parental infanticide in White Storks *Ciconia ciconia*. *Ornis Scand.* 23: 185–189.
- Tryjanowski P., Sparks T. H., Ptaszyk J. & Kosicki J. 2004: Do White Storks *Ciconia ciconia* always profit from an early return to their breeding grounds? *Bird Study* 51: 222–227.
- Vergara P., Aguirre I. & Fernández-Cruz M. 2007: Arrival date, age and breeding success in White Stork *Ciconia ciconia*. *J. Avian Biol.* 38: 573–579.
- Verhulst S. & Tingeren J. M. 1991: Experimental evidence for causal relationship between timing and success of reproduction in the Great Tit *Parus m. major*. *J. Anim. Ecol.* 60: 269–282.
- Wheelwright N. T., Kimberly A. T. & Freeman-Gallant C. R. 2003: Postfledging parental care in Savannah Sparrows: sex, size and survival. *Anim. Behav.* 65: 435–443.
- Wood P. B., Collopy M. W. & Sekerak C. M. 1998: Postfledging nest dependence period for Bald Eagles in Florida. *J. Wildlife Manage.* 62: 333–339.

Došlo 13. března 2008, přijato 28. července 2008.

Received March 13, 2008; accepted July 28, 2008.

Editor: P. Procházka