

Az aszinkron kelés jelensége a fészekrakó madaraknál és kialakulásának hipotézisei

Ludvig Éva

Ludvig, É. 1996. The phenomenon of hatching asynchrony in altricial birds and different hypotheses for its evolution. - Ornis Hung. 6:23-41. (In Hungarian, abstract in English.)



The phenomenon of hatching asynchrony - that is the last nestling hatches at least one day later than its siblings - is widespread in a few altricial orders. Its direct cause is that the female begins to incubate the clutch before laying the last egg. Thus the last egg begins to develop and hatches later than the earlier laid eggs. Consequently great size hierarchy develops among siblings which frequently may lead to the death of the smallest nestling. In this case why did hatching asynchrony evolve and why did not natural selection eliminate it? Up to now several hypotheses have been set up for the explanation of the development of this phenomenon.

16 hypotheses consider hatching asynchrony as an adaptive strategy maintained by natural selection, while according to the Hormonal Hypothesis it is only a physiological epiphenomenon. The most widespread hypothesis is the Adaptive Brood-reduction Hypothesis which supposes that in case of food-shortage parents can rear up the reduced brood at the expense of the death of the smallest nestling in asynchronous broods. The extension of this hypothesis is the High Quality Offspring Hypothesis in case when asynchronous broods are as productive as synchronous ones but fledge at least some heavier nestlings whose post-fledging survival may be better. If brood reduction always occurs, the Insurance Hypothesis gives the best explanation for the evolution of hatching asynchrony. One special case of the former one is the Larder Hypothesis, when the younger sibling serves as food for its older nestmate(s). The Sex Ratio Manipulation Hypothesis may be the most suitable for species with sex-dimorphism, as in this case the larger sex may be more vulnerable for food-shortage and thus hatching asynchrony may skew the sex-ratio in favour of the smaller sex, which needs less energy to rear up.

From the 7 hypotheses supposing time-saving, the Hurry-Up Hypothesis considers hatching asynchrony advantageous as nestlings hatch earlier and thus meet better food conditions during the breeding season. Earlier incubation also reduces the duration of laying thus the risk of predation on eggs (Egg Protection Hypothesis), the risk of egg-inviability due to inclement weather (Egg Viability Hypothesis), the risk of brood parasitism (Brood Parasitism Hypothesis) and the risk the nest is occupied by other pairs (Limited Breeding Opportunities Hypothesis). The risk of predation on eggs versus on nestlings (Nest Failure Hypothesis) and the risk of predation on females during the laying versus brooding period (Adult Predation Hypothesis) may determine the optimal degree of hatching asynchrony.

Four hypotheses suppose the reduction of energy investment. According to the Peak Load Reduction Hypothesis the total energy requirement of the asynchronous brood does not decrease but it is more evenly distributed and thus puts less load on parents than all siblings were of equal age. Similarly parents may bring a great variety of food to different aged nestlings (Dietary Diversity Hypothesis) and thus are not forced to search on only some special food types. The Sibling Rivalry Hypothesis supposes that the energy requirement of the brood decreases as asynchronous hatching creates a stable size hierarchy among nest mates and thus reduces unnecessary sibling rivalry. According to the Sexual Conflict Hypothesis the female can reduce its own energy investment at the male's cost due to hatching asynchrony.

Finally the Energetic Constraint Hypothesis does not seek for the reason of asynchronous hatching, only supposes that its realisation has energetic constraints and together with the Individual Optimisation Hypothesis tries to explain the intrapopulation variation of hatching asynchrony.

É. Ludvig, Department of Genetics, Eötvös University, Budapest, Múzeum krt. 4/a., H-1088, Hungary

Az aszinkron kelés jelensége

Az aszinkron kelés - azaz hogy az utolsó fióka legalább 1 nappal később kel ki testvéreinél - több fészeklakó madárrendben is elterjedt (Clark & Wilson 1981, Stole-son & Beissinger 1995). Kialakulásának közvetlen oka az, hogy a tojó az utolsó tojás lerakása előtt megkezdi a tojások kotlását, s így az utolsó tojás később indul csak fejlődésnek és jóval később is kel ki a korábban lerakott tojásoknál. Ennek következtében nagy méretbeli különbség alakul ki a fiókák között és a fészekaljon belüli hierarchia sokszor a legkisebb fióka pusztulásához vezet. Akkor egyáltalán miért alakult ki az aszinkron kelés, és miért nem tüntette el a természetes szelekció? A jelenség evolúciójának magyarázatára eddig több hipotézis született. A továbbiakban ezeket tekintem át történeti sorrendben majd egyfajta osztályozásukat is bemutatnom.

1. Tojásvédelem hipotézis

Először Dunlop (1910) figyelt fel az aszinkron kelés jelenségére, és azzal magyarázta, hogy a korábban elkezdett kotlással a tojó védi a tojásait a ragadozókkal szemben.

Ez a hipotézis olyan fajokra lehet igaz, ahol a tojásokat a tojásrakás idején nagy predációs kockázat fenyegeti. Ilyenek például egyes telepes fészkelők, ahol gyakori a fajon belüli tojáspredáció (Parsons 1976, Bollinger *et al.* 1990).

A hipotézis érvényességét úgy lehetne tesztelni, hogy az inkubáció állandóságát összevetjük a tojáspusztulás mértékével. Erre eddig egy vizsgálat történt: azokban a

küszvágó csér (*Sterna hirundo*) fészkekben, amelyekben predáció történt, az inkubáció kevésbé volt állandó, mint azokban a fészkekben, ahol nem történt tojáspusztulás (Bollinger *et al.* 1990).

2. Adaptív fészekalj-csökkentés hipotézis

David Lack nevéhez fűződik, aki a negyvenes évek végétől kezdve sok más jelenséghez hasonlóan (pl. a fészekaljméret földrajzi trendje) az aszinkron kelés kialakulására is talált adaptív magyarázatot (1954). Szerinte az aszinkron kelés lehetőséget ad arra, hogy a fészekaljméret igazodjon az aktuális táplálékkészlethez. Ha ugyanis a tojásrakás pillanatában a szülők nem tudják felmérni, hogy a fiókanevelés idején milyen táplálék-készlet várható, akkor olyan fészekaljat célszerű rakniuk, amelyet jó táplálékellátottság esetén tudnak felnevelni. Mivel az aszinkron kelés következtében az utolsó fióka később kel ki testvéreinél, táplálékszűke esetén hamar elpusztul s ilyenkor a kisebb fészekaljat a szülők már képesek felnevelni. Viszont ha bőséges a táplálékkészlet, az utolsó, kisebb fióka is kirepülhet. Ezzel szemben, ha szinkron lenne a kelés, vagyis a fiókák közt nem lenne számottevő méretbeli különbség, a táplálékszűke mindegyik fiókát érintené, ami csökkentené kirepülési és további túlélési esélyeiket. A fentiek alapján a következőképp fogalmazhatjuk meg az Adaptív fészekalj-csökkentés hipotézis predikcióját: táplálékszűke esetén az aszinkron fészekaljak produktívabbak, azaz több fiókát rejtetnek, mint a szinkron kelő fészekaljak.

Számos megfigyelés bizonyította, hogy az utolsó fióka lassabban fejlődik és gyak-

rabban pusztul el testvéreinél (pl. Ricklefs 1965, Howe 1976, O'Connor 1978, Zach 1982, Wiklund 1985, Lessels & Avery 1989). A témával foglalkozó kísérletes vizsgálatok egyik összefoglalójában azonban Amundsen és Slagsvold (1991 a) azt találta, hogy 28, különböző rendszertani csoportokat reprezentáló esetből 22-ben a szinkron fészekaljnak volt magasabb költségikere. Külön vizsgálva azokat a kísérleteket, ahol a táplálékkészlet manipulálása révén a szűk, illetve bőséges táplálékkínálat hatását is tanulmányozták, a 9 vizsgálatból 6-ban mindkét körülmény esetén újból a szinkron fészekaljak bizonyultak produktívabbnak (Slagsvold 1982, Shaw 1985, Haydock & Ligon 1986, Slagsvold 1986 a, Slagsvold & Lifjeld 1989 a, Stouffer & Power 1990). Egy a zebra-pintyen (*Poephilla guttata*) végzett vizsgálatban mindkét táplálékkínálat esetén az aszinkron fészekaljak reptettek több fiókát (Skagen 1988) és csak két kísérletben sikerült igazolni a fészekalj-csökkenés adaptív voltát: Sandvik (1987) a kormos varjú (*Corvus corone*) és Magrath (1989) a feketeterítő (*Turdus merula*) keléshosszát és táplálékkészletét manipulálva azt találta, hogy jó táplálkozási feltételek esetén a szinkron fészekaljak költségikere magasabb volt az aszinkronéknál, míg a szűkebb táplálékkészlet az aszinkron fészekaljak költségikereinek kedvezett. Az aszinkron kelésű fészekaljak költségikere sokszor azért marad el a szinkron kelésű fészekaljakétól, mert bőséges táplálékkészlet esetén is bekövetkezik az utolsó fióka pusztulása (Price 1985, Amundsen & Stockland 1988, Skagen 1988, Amundsen & Slagsvold 1991 a, Hillström & Olsson 1994), ami ebben az esetben egyáltalán nem tekinthető adaptív jelenségnek. Több fajnál a fiókapusztulás mértéke egyenes

arányban áll az aszinkronitás fokával (Bryant 1978, Slagsvold 1985, Stouffer & Power 1990, Seddon & van Heezik 1991 a, b), ami szintén megkérdőjelezi az aszinkron kelés előnyösségét.

Mivel úgy tűnik, hogy az aszinkron kelés csak kedvezőtlen táplálékellátottság esetén adaptív, a legújabb modellek (Temme & Charnov 1987, Forbes 1991, Pijanski 1992, Lamey & Lamey 1994) azt vizsgálják, hogy milyen gyakorianak kell lennie ahhoz a rossz éveknek, hogy az aszinkron stratégia tartósan produktívabbnak bizonyuljon a szinkron kelésű stratégiánál. Forbes (1994) pedig a terepkutatóknak ajánl egy olyan kísérleti tervet, amely alapján el lehet dönteni, hogy mi számít rossz évnak és hogy akkor valóban érvényesül-e Lack hipotézise.

3. Biztonsági tartalék hipotézis

Számos, 2 tojást rakó madárcsoportnál a később kelő fióka bőséges táplálékkínálat esetén is elpusztul. A jelenséget először Dorward (1962) írta le, s azzal magyarázta, hogy a második tojás biztonsági tartalékként szolgál arra az esetre, ha az első tojás nem kelne ki vagy a nagyobbik fióka valamilyen ok miatt elpusztulna.

A hipotézis predikciói a következőképp fogalmazhatóak meg: a biztonsági tartalék tojás rakása olyan fajokban alakul ki, ahol (1) a fészekaljméret kicsi, így egy tojás vagy fióka elvesztése a fészekalj nagy hányadát érinti és a kotlási időszak hosszú vagy (2) a tojásképzés és kotlás energiaigénye viszonylag alacsony a fiókák felneveléséhez képest.

(3) Aszinkronitás hiányában az utolsó fióka pusztulása ritkábban és idősebb korban következik be.

Kizárólagos fészekaljcsökkenést általában két tojást rakó fajoknál figyeltek meg, például egyes tengeri szuláknál (Dorward 1962, Anderson 1990), pelikánoknál (Burke & Brown 1970, Cash & Evans 1986), pingvineknél (Williams 1980) és nagyobb sasoknál (Simmons 1980). Több fajnál összehasonlítva az egy és két tojásos fészekaljak produktivitását a kutatók (Kepler 1969, Gargett 1977, Braun & Hunt 1983, Cash & Evans 1986) mindig azt találták, hogy a kéttojásos fészekaljból gyakrabban repült ki egy fióka, mint a csak egy tojásból álló fészekaljból. Ez utóbbi eredmények igazolják a biztonsági tartalék hipotézis létjogosultságát. Szulafajoknál mesterségesen létrehozott szinkron fészekaljakban a második fióka csak később pusztult el, mint az aszinkron fészekaljakban sőt néhány esetben ki is repült (Dorward 1962, Nelson 1964, Anderson 1989). Tehát az aszinkron kelés elősegíti a biztonsági fióka gyors eltávolítását abban az esetben, ha az első fióka sikeresen kikelt (Lamey & Mock 1991). Az obligát fészekalj-csökkenést sokszor az idősebb testvér agresszív viselkedése okozza (O'Connor 1978, Stinson 1979, Mock 1984). Olyan sasoknál például, ahol nem fordult elő obligát fiókapusztulás, a kelés is sokkal szinkronabbnak bizonyult és a fiókák közti méretkülönbségek is kisebbek voltak (Edwards & Collopy 1983).

Egyes sirályféléknél is (Parson 1975, Nisbet & Cohen 1975, Hébert & Barclay 1986), amelyek fészekalja általában 3 tojásból áll, a biztonsági tartalék hipotézis magyarázhatja a harmadik, általában jóval kisebb tojás lerakását, amelyből csak nagyon bőséges táplálékkészlet esetén repül ki fióka. Ezért később a hipotézist Mock és Parker (1986) kiterjesztette más több

tojást rakó fajokra is (pl. gémfélék), ahol a fészekpredáció miatt gyakori lehet a fészekalj részleges pusztulása.

4. Sietés hipotézis

A korai inkubáció nemcsak aszinkron keléshez vezet, hanem azt is eredményezi, hogy az elsőnek lerakott tojások korábban kelnek ki, mintha a tojó a kotlás elkezdésével megvárna a teljes fészekalj lerakását. Ez adaptívnak bizonyulhat abban az esetben, ha a fiókák felneveléséhez szükséges táplálékkészlet a költési időszak folyamán rohamosan csökken (Hussell 1972, Slagsvold 1986 a). Tehát a sietés hipotézis predikciója az, hogy az aszinkron kelés akkor előnyös, ha (1) egyszer költőknél a költési időszak rövid vagy (2) többször költők esetében az utolsó fészekaljnál, amikor a táplálékkészlet már csökkenőben van.

Csak közvetett bizonyítékok vannak: többször költő fajoknál, például cinegék-nél (Gibb 1950, Perrins 1965, 1979) és a kormos légykapónál (*Ficedula hypoleuca*, Slagsvold 1986 a) a költési időszak előrehaladtával csökken a költéssiker viszont nő az aszinkron kelő fészkek aránya.

A táplálékkészlet csökkenését a költési időszak során közvetlenül csak Bryant (1978) mutatta ki, ő viszont nem talált összefüggést a molnárfecskénél (*Delichon urbica*) a keléshossz és a táplálékkészlet között.

5. Csúcsigény-csökkentés hipotézis

Ezt a hipotézist először Ingram (1959) írta le a réti fülesbagolynál (*Asio flammeus*), majd később Hussell (1972) is megfogalmazta. Szerintük az aszinkron kelés azért

is előnyös lehet, mert különböző korú fiókákat eredményezve csökkentheti a fészekalj csúcs-energiaigényét. Ez a hipotézis olyan fajokra lehet érvényes, amelyeknél a táplálékigény éles csúcsot mutat a fiókanevelés idején. Az éles csúcs azt jelenti, hogy egy-egy fiókánál a táplálékigény megnövekedése rövidebb ideig tart, mint az első és az utolsó fióka kikelése között eltelt időszak.

Ez a hipotézis magyarázhatja az aszinkron kelés fennmaradását a molnárfecskénél (*Delichon urbica*), amelyik éles táplálékigény-csúcsot mutat a fiókanevelés idején (Bryant & Gardiner 1979). Ebben a fajban a csúcsigényt kb. 7-8%-kal csökkentheti az aszinkron kelés. Más fajokban azonban sokkal kisebbre becsülhető ez az érték (pl. a gyurgyalagnál (*Merops apiaster*) Lessels & Avery 1989), illetve a táplálékigény maximuma a kirepülés után jelentkezik (cinegék, Smith 1978, Krebs & McCleery 1984).

Mock és Schwagmeyer (1990) modelljükben azt találták, hogy az aszinkron kelésből származó energiamegtakarítás csak nagy fészekaljknál (10-nél több fióka) és extrém aszinkronitás (10-14 nap) esetén lehet jelentős.

6. Éléskamra hipotézis

A később rakott tojások, illetve később kelt majd elpusztult fiókák táplálékul szolgálhatnak az idősebb fiókáknak (Alexander 1974), így csökkenthetik a szülők energiárfordítását a fiókanevelés idején. A hipotézis azt jósolja, hogy táplálékszűke esetén csak a kisebb fióka elfogyasztása árán sikerül az idősebb fiókát kirepíteni.

A tojás lerakására, kiköltésére és a fióka etetésére fordított energia jóval többre

becsülhető, mint a tojás vagy a fióka elfogyasztásából nyerhető energia (Magrath 1990). Így ez a magyarázat - szemben több alacsonyabb rendű fajjal, ahol ez a szülői gondoskodás egyetlen lehetséges módja (Mock 1994) - madarak esetében nem valószínű, bár akad példa a fiókák közötti kannibalizmusra (Anderson 1990, Bortolotti *et al.* 1991, Stanback & Koenig 1992).

7. Fészekparazitizmus hipotézis

A tojásrakási idő csökkentése nemcsak a predáció kockázatát csökkentheti, hanem védelmet nyújthat a fajok közötti (Wiley & Wiley 1980) és fajon belüli (Kendra *et al.* 1988, Lombardo *et al.* 1989, Romagnano *et al.* 1990) fészekparazitizmus ellen.

Az aszinkron inkubáció azáltal is előnyös lehet, hogy a korábban lerakott saját tojások kelnek ki korábban, így ezek túlélési esélye nagyobb, mint a később kelő idegen fiókáké (Ricklefs 1993). Természetesen ez utóbbi előny csak akkor érvényesülhet, ha a gazda és parazita fiókák között nincs olyan fokú méretbeli különbség, mint a kakukk (*Cuculus canorus*) esetében.

Ez a hipotézis magyarázhatja, hogy miért aszinkron a fiókák kelése a szarvas harkálnál (*Melanerpes formicivorus*) és az örvös jégmadárnál (*Ceryle rudis*), holott mind a harkályfélékre, mind a jégmadárfélékre a szinkron kelés a jellemző (Ricklefs 1993).

8. Testvérharc-csökkentés hipotézis

Fészeklakó madaraknál gyakori jelenség a fiókák közti versengés a táplálékért, főleg ha szűkös a táplálékkészlet. A versengés

sokszor felesleges energiapazarláshoz is vezethet, amit inkább a növekedésbe fektethetnének. Az aszinkron kelés stabil rangsort alakíthat ki a fiókák között, ami a felesleges harcok elkerülését teszi lehetővé (Hahn 1981). Ez a hipotézis főleg olyan fajokra lehet érvényes, ahol a fiókák között komoly harcok folynak.

Hahn (1981) a hipotézist a kacagó sirályt (*Larus atricilla*) tanulmányozva állította fel, ugyanis azt találta, hogy a természetes aszinkron fészekaljokban gyakrabban repült ki az összes fióka, mint a mesterségesen létrehozott szinkron fészekaljokban. Mock és Ploger (1987) szintén azt találták, hogy hevesebb harcok dúltak a mesterségesen létrehozott szinkron pástorgém (*Bubulcus ibis*) fészekaljokban és a szülők is több táplálékot hordtak ezeknek a fészekaljaknak. Hasonló eredmények születtek a faj egy japán populációjában is (Fujioka 1985), viszont az aszinkron fészekaljokban több esetben éhen pusztult az utolsó fióka, míg a szinkron fészekaljokban nem volt pusztulás. Wiebe és Bortolotti (1994) az amerikai sólymot (*Falco sparverius*) vizsgálva azt találta, hogy a szinkron fészekaljak felneveléséhez több energiára van szükség. Osorno és Drummond (1995) vizsgálatai a kék lábú szulán (*Sula nebouxii*) szintén megerősítik azt a feltételezést, hogy az aszinkron kelés csökkenti a fiókák közti agressziót és a fészekalj táplálékigényét.

A kéktorkú gyurgyalagon (*Merops viridis*) végzett energetikai vizsgálatok (Bryant & Tatner 1990) azonban nem támasztják alá Hahn hipotézisét: a mesterségesen létrehozott szinkron és a természetes aszinkron fészekaljak felnevelésének energiaigénye nem különbözött.

További ellenérvek a hipotézissel szemben, hogy szinkron fészekaljokban is

létrejöhet stabil dominanciasorrend (Magrath 1990) illetve az aszinkron fészekaljakban kialakult hierarchia nem feltétlenül stabil (Grieg-Smith 1985).

9. Fészekpusztulás hipotézis

A gondolat, hogy a tojók azért kezdik előbb a fészekalj kotlását, hogy tojásaikat védjék már korábban is felvetődött (Dunlop 1910, Tyrvaianen 1969, Hussell 1972), de csak Clark és Wilson 1981-es összefoglaló cikke nyomán vált közismertté. Széleskörű irodalmi áttekintés mellett bemutattak egy modellt is, amely megkülönbözteti a fiókakori és tojáskori predációs kockázatot. A modell predációja szerint a két predációs ráta hányadosától, az ún. fészekpusztulási aránytól (FPA) függ, hogy a tojóknak mikor célszerű a kotlást elkezdni. Ha a tojások jobban kitettek a ragadozóknak, mint a fiókák, azaz FPA kisebb 1-nél, a tojóknak minél hamarabb kell kotlaniuk, hogy csökkentsék a tojásrakási időszak hosszát. A modell extrém esetben azt jósolja, hogy a kotlásnak az első tojás lerakásával kell megkezdődnie. Ezzel szemben, ha a fiókák veszélyeztetettebbek, azaz FPA nagyobb 1-nél, úgy egyre inkább későbbre tolódik a kotlás, viszont a teljes kelési szinkronitáshoz a fiókakori predációs rátának legalább 5-ször nagyobbnak kell lennie, mint a tojáskori pusztulási aránynak.

Clark és Wilson (1981) 87 fészeklakó madárfaj költési adatait elemezte. Megalapították, hogy az aszinkron kelés a gyakoribb stratégia, csak 21 fajt lehetett szinkron kelésűnek tekinteni. Az odúköltő fajok körében, ahol viszonylag kicsi mind a tojás-, mind a fiókakori predációs kockázat, szinte minden faj aszinkron költésű-

nek számított, szemben az erős fiókapredációt szenvedő szabadonfészkelőkkel, ahol a fajok 30%-ában szinkron kelt a fészkalj. Ezen csoporton belül 14% volt a szinkron költők aránya a fán fészkelőknél, míg a fenyegetettebb, alacsony bokrokon és földön fészkelőknél 40% volt ez az arány. A nagyobb predációs nyomás alatt élő trópusi fajok körében is elég gyakori volt a szinkron kelés. Ezen eredmények alapján a két szerző igazolva látta modelljük predikcióját, azonban azt is elismerték, hogy a természetben sokkal gyakoribb a szinkron kelés, mint ahogy a modell jósolná. Ezért modelljüket a továbbiakban többen bíralták és továbbfejlesztették. Richter (1982) azt kifogásolta, hogy Clark és Wilson nem vette figyelembe, hogy az aszinkron kelés nem adaptív fészkaljcsökkenéshez vezethet, azaz az utolsó fióka túlélési valószínűsége csökken az aszinkron fészkaljakban. Hussell (1985) és Bancroft (1985) pedig egymástól függetlenül arra hívták fel a figyelmet, hogy a fészekpusztulási arány kiszámításánál nem a teljes fiókakori illetve tojáskori napi predációs rátákat kellene figyelembe venni, hanem az első és utolsó fióka kirepülése közötti időszakra eső napi predációs rátát kellene elosztani a tojásrakás idejére eső hasonló rátával. A módosított modellben az optimális aszinkronitás mértéke nemcsak az újonnan számított FPA-tól függ, hanem az utolsó fióka túlélési valószínűségétől is. Az új modell alapján nem célszerű a kotlást az utolsó előtti tojás lerakása előtt megkezdeni, mert az túl magas fiókapusztuláshoz vezethet.

Slagsvold 1986-ban újra elemezte Clark és Wilson adatait és megállapította, hogy a szabadonfészkelőknél, ahol gyakori a fészekpusztulás, az aszinkron kelés valószínűleg a predációs nyomás csökkentésére

alakult ki és ezek a fajok igyekeznek növelni a később kelő fióka túlélési esélyeit, azaz fészkaljtúlélési stratégiát folytatnak. Ez utóbbi feltételezést azzal látta igazoltnak, hogy a szabadonfészkelőknél általában nő a tojástérfogat a tojások rakásának sorrendjével (Pikula 1971, Howe 1976, Ryden 1978, Slagsvold *et al.* 1984), tehát az utolsó fióka a legnagyobb tojásból kel ki, ami ellensúlyozhatja a későbbi kelésből származó hátrányokat. Ezzel szemben a védettebb odúköltőknél gyakoribb az aszinkron kelés, s ezek a fajok inkább fészkalj-csökkentési stratégiát folytatnak, ami egybevág azzal, hogy a tojástérfogat nem nő a tojásrakás sorrendjével.

Eddig csak 4 vizsgálatban számítottak fészekpusztulási arányt. A hósármánynál (*Plectrophenax nivalis*) az aszinkronitás megfigyelt mértéke megegyezett a modell által jósolttal (Hussell 1985), míg három amerikai fajnál (Bancroft 1985, Briskie & Sealy 1989, Hébert & Sealy 1993) a modell nagyobb aszinkronitást jósolt, mint amit tapasztaltak.

10. Hormonális hipotézis

Az eddigi hipotézisek mind feltételezték, hogy az aszinkron kelés valamilyen szempontból előnyös, s az evolúció ezért alakította ki illetve tartja fenn. 1985-ben Mead és Morton egy merőben új hipotézissel állt elő. Szerintük az aszinkron kelés jelensége pusztán egy élettani melléktermék, ugyanis ugyanaz a hormon, nevezetesen a prolaktin lehet felelős a tojásképzés leállításáért és az inkubációs viselkedés beindításáért is. Így amikor prolaktin termelődik, az a fészkalj befejezését is eredményezi és már az utolsó tojás lerakása előtt beindítja a kotló viselkedést.

A hipotézis azt jósolja, hogy (1) teljes inkubáció az utolsó tojás lerakása előtt kezdődik, így az utolsó fióka egy nappal később kel ki testvéreinél, (2) az aszinkronitás mértéke független a fészekaljméret-től. (3) Azokban a fajokban, ahol a prolaktinszint gyorsan változik, a fészekaljméret és az aszinkronitás mértéke is kis variációt mutat szemben azokkal a fajokkal, ahol a prolaktinszint változása lassúbb, s így a fészekaljméret és az aszinkronitás foka is változatosabb.

Több, házi szárnyasokon végzett vizsgálat is mutatja, hogy a prolaktin felelős a tojásrakás leállításáért (Tanaka *et al.* 1971, Camper & Burke 1977). Ezenkívül már régóta kimutatták, hogy a prolaktin kapcsolatba hozható a kotlási viselkedéssel (Cherms *et al.* 1962, Sharp 1980), és a prolaktinszint ugrásszerűen megnő az kotlás kezdetekor (Etches *et al.* 1979, Goldsmith 1982, Hall & Goldsmith 1983).

A prolaktin hormon szerepének jelentőségét eddig énekeseknél laboratórium-ban tartott kanárikon (*Serinus canaria*, Goldsmith 1982), odúköltő seregélyen (*Sturnus vulgaris*, Dawson & Goldsmith 1982, Dawson *et al.* 1984) és kormos légykapón (*Ficedula hypoleuca*, Silverin & Goldsmith 1983) illetve szabadon fészkelő fehérfejű vereben (*Zonotrichia leucopryps oriantha*, Hiatt *et al.* 1987), és énekes vereben (*Melospiza melodia*) vizsgálták (Wingfield & Goldsmith 1990). Az egyszer költő odúlakó fajok esetében a prolaktin szintje a tojásrakás alatt folyamatosan nőtt, maximális szintet mutatott az inkubáció alatt, majd a költés végére lecsökkent. A többször költő kanáriknál a prolaktin szintje a költések között az alapértékre esett vissza, a két szabadonfészkelő faj esetében azonban az egész költési időszakban magas maradt. A különbség talán

arra vezethető vissza, a vadon élő populációknál ritkább volt a mintavételezés, mint a laboratóriumban.

Az, hogy az utolsó fióka egy nappal később kel ki testvéreinél a leggyakoribb kelési mintázat (Clark & Wilson 1981), alátámasztani látszik a hipotézis első predikcióját. Azonban vannak olyan csoportok (Coliiformes, Cuculiformes, Psittaciformes, Apodiformes, Trochiliformes), ahol a kotlás az első tojás lerakása után megkezdődik, így a fiókák kelése extrém aszinkron lesz (Stoleson & Beissinger 1995): nagyobb fészekaljakban akár két hét különbség is lehet a legidősebb és legfiatalabb testvér között (Beissinger & Waltman 1991).

Több fajban az aszinkronitás mértéke nő a fészekaljmérettel (Bryant 1978, Howe 1978, Nur 1986, Slagsvold & Lifjeld 1989 a, Briskie & Sealy 1989, Stouffer & Power 1990, Hébert & Sealy 1992, Magrath 1992), ami arra utal, hogy vagy a prolaktin szekréciója korábban kezdődik a nagyobb fészekaljakban, vagy a részleges (főleg nappali) inkubáció is hozzájárulhat az embriók fejlődéséhez. Tehát úgy tűnik, hogy a kotlás elkezdése fokozatos és nem köthető az utolsó előtti tojás lerakásához, azaz egyetlen hormonális lökéshez (Drendt 1970, Goldsmith 1983, Hall & Goldsmith 1983)

11. Tojáséletképesség hipotézis

Arnold, Rohwer és Armstrong (1987) megállapították, hogy vízi szárnyasoknál a lerakott tojások életképessége csökken az idő múlásával. Az általában szinkron kelő fészekahagyó kacsáknál a fészekaljméretet limitálhatja az hogy a legkorábban lerakott tojások keléssikere csökken. A tojások

életképességét azonban úgy is meg lehet őrizni, hogy a tojó az inkubációt korábban kezdi, mint az utolsó tojás lerakása, ami ebben az esetben aszinkron keléshez vezet. Veiga szerint (1992) a fészeklakó madaraknál ez is magyarázat lehet az aszinkron kelés kialakulására. A hipotézis azt jósolja, hogy kedvezőtlen időjárási körülmények esetén az aszinkron fészekaljok keléssikere magasabb lesz a szinkron inkubáltakénál.

Eddig csak két fészeklakó fajon, tesztelték a hipotézis érvényességét. A házi verébnél (*Passer domesticus*, Veiga 1992, Veiga & Vinuela 1994) az aszinkron fészekaljokban a korábban lerakott és hideg hatásnak kitett tojásoknak nagyobb volt a keléssikere mint a szinkron fészekaljokban, ami megegyezik a hipotézis jóslatával. Egy trópusi fajon (*Forpus passerinus*) Stoleson és Beissinger (1995) szintén azt találta, hogy az optimálisnál magasabb környezeti hőmérséklet miatt a tojások keléssikere drasztikusan csökkent egy napi kitettségen túl.

Más vizsgálatok azonban azt mutatták ki, hogy az aszinkron kelés csökkentheti az utolsónak lerakott tojások keléssikerét (Slagsvold 1985, Evans & Lee 1991, Nilsson 1993), mivel ilyenkor a tojók a már kelő fiókákkal való törődés miatt elhanyagolják az utolsó tojások kiköltését.

12. Szülőpredáció hipotézis

A predációs kockázat nemcsak a tojásokat és a fiókákat fenyegetheti, hanem a kotló tojót is. Magrath (1988) a szülőpredáció lehetőségét is beépítette Clark és Wilson (1981) fészekpusztulási modelljébe. Ha az inkubáció alatt a predációs kockázat nagyobb, mint a tojásrakás idején, úgy a to-

jóknak csak az utolsó tojás lerakása után érdemes elkezdni a kotlást. Ilyenkor a kelést szinkronabbnak várjuk, mint a szülőpredáció figyelembevételével. A hipotézist eddig még kísérletileg nem tesztelték.

13. Energetikai kényszer hipotézis

Slagsvold és Lifjeld (1989 a) a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) keléshosszát tanulmányozva arra a következtetésre jutott, hogy az aszinkron kelés létrejöttének - bármi is a jelenség kialakulásának evolúciós oka - közvetlen energetikai kényszerei lehetnek. Ez abban nyilvánult meg, hogy hűvösebb időben illetve a fiatalabb tojók esetében gyakoribbak voltak a szinkron fészekaljok, ami azzal magyarázható, hogy a rosszabb kondícióban lévő tojók nem tudták a kotlást már a tojásrakás idején elkezdni.

Ennek megfelelően a hipotézis azt jósolja, hogy táplálékkészlet hatására nő az aszinkron fészkek aránya.

Az energetikai kényszer hipotézissel is magyarázható, hogy a többször költő fajoknál miért nő az aszinkronitás mértéke a költés előrehaladtával (Gibb 1950, van Balen 1973, Courtney 1979, Slagsvold 1986 a, Skagen 1987, Slagsvold & Amundsen 1992), ugyanis a hőmérséklet és sokszor a táplálékkészlet is nő a költési időszak előrehaladtával. Újabban táplálékmanipulációs kísérletekkel is tesztelték a hipotézis érvényességét. Nilsson (1993) barátcinégén (*Parus palustris*) azt találta, hogy a plusz táplálékot kapó tojók szignifikánsan korábban kezdték a kotlást a tojásrakás során, mint a kontrol tojók és a két csoportnál ennek megfelelően a keléshosszban is különbség mutatkozott. Egy

másik, kék cinegén (*Parus caeruleus*) végzett vizsgálatban (Nilsson & Svensson 1993) viszont azt találták, hogy ha a plusz táplálékot a tojásrakás előtt kezdték adagolni, úgy a manipulált csoport előbb kezdett tojásrakásba, azonban a keléshosszban nem mutatkozott különbség a kezelt és kontrol csoport között. Azonban amikor a táplálékadást az első tojás lerakása után kezdték meg, a plusz energia a barátcinegénél kapott eredményekhez hasonlóan korábbi kotlást s ennek következtében hosszabb keléshosszt eredményezett. Ezzel szemben Wiebe és Bortolotti (1994) az amerikai sólymon (*Falco sparverius*) végzett táplálékadós kísérletének az lett az eredménye, hogy a tojók nagyobb tojásokat raktak, azokat viszont szinkron költötték ki. Ez utóbbi eredményt a szerzők azzal magyarázták, hogy jó táplálékellátottság esetén a szülők úgy manipulálták a fészekalj keléshosszát, hogy az utolsó fióká se maradjon el társaitól. Ennek ellenére a nem manipulált és ezért aszinkron fészekaljakban jobb volt a fiókák kirepülési sikere.

14. Ivari konfliktus hipotézis

Az ivari konfliktus elmélet (Trivers 1972) értelmében a szülőknek minimalizálni kell saját szülői ráfordításukat a másik szülőével szemben. Slagsvold és Lifjeld (1989 b) ezzel az elvvel magyarázta az aszinkron kelés kialakulását. A fiókák korábbi kelése ugyanis már korábban arra kényszeríti az apát, hogy táplálékot hordjon utódainak, így nagyobb részt vállaljon a fiókák felnevelésében. Ezen kívül a poligám fajokban, mint például a kormos légykapónál, az aszinkron kelés csökkentheti annak esélyét is, hogy a hím egy másodlagos nősténnyel párosodjon, s így kevesebb energi-

át fordítson az első fészekaljára. A hipotézis azt jósolja, hogy aszinkron fészekaljak esetén a tojók energiabefektetése kisebb, mint a szinkron fészekaljaknál.

Slagsvold és Lifjeld (1989 b) mesterségesen hozott létre szinkron és aszinkron kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) fészekaljakat és többek között vizsgálták a szülők testtömeg változását, mint a szülői ráfordítás mértékét. Az aszinkron fészekaljakban a tojók nehezebbnek bizonyultak a hímeknél, míg a szinkron csoportban nem volt különbség a két ivar súlyában. Ezen kívül az aszinkron fészekaljat nevelő tojók nehezebbek voltak, mint a szinkron fészekaljat nevelők, viszont a hímek testtömegében nem volt különbség a két csoportban. Ezen eredményekre alapozták a szerzők hipotézisük felállítását.

Ugyanezen a fajon egy későbbi vizsgálat folyamán Amundsen és Slagsvold (1991 b) azt tapasztalták, hogy a tojók testtömege csökkent a költés során, míg a hímeké stabil maradt, ami arra utal, hogy a tojók részéről nagyobb energiabefektetés a szaporodás. Az ivari konfliktus hipotézis predikciójaként azt várták, hogy a kétszülős fészekaljaknál a tojók súlycsökkenése kisebb lesz, mint a fiókáit egyedül nevelő tojóknál, a két csoportban azonban nem különbözött a súlycsökkenés mértéke. A szülők etetési aktivitását vizsgálva azt találták, hogy a hímek gyakrabban etettek a tojóknál a fiókanevelés korai fázisában és legnagyobb különbség a természetes aszinkron fészekaljaknál adódott szemben a mesterségesen létrehozott fokozottan aszinkron és szinkron fészekaljakkal szemben. Egy másik énekes fajon (*Dendroica petechia*) is tesztelték a hipotézist (Hébert & Sealy 1993) és azt találták, hogy az aszinkron fészekaljakat mind a tojó, mind a hím ritkábban etette, ami arra

utal, hogy nincs a nemek között versengés viszont az aszinkron kelés csökkenti a fészkalj felneveléséhez szükséges energiabefektetést a testvérharc vagy a csúcsigény csökkentés révén.

A kék cinegén (*Parus caeruleus*) végzett hasonló vizsgálatok (Slagsvold *et al.* 1994) pedig a hipotézis predikciójának ellenkezőjét mutatták ki: a tojóknak a szinkron fészkaljak kedveztek, míg a hímek az aszinkron fészkaljak felnevelésébe fektettek kevesebb energiát. Így ebben az esetben - melyet Slagsvold és munkatársai Párkihasználási hipotézisként különítenek el az előzőtől - a tojók a szinkron inkubáció révén növelhetik saját túlélési esélyeiket.

15. Ivararány-változtatás hipotézis

Fisher ivararány elmélete (1930) szerint a természetes szelekció azt a stratégiát részesíti előnyben, melyben a szülők azonos energiát fektetnek mindkét ivarú utódaik létrehozásába. Ez az ivari dimorfizmust mutató fajoknál azt jelenti, hogy a szülőknek a nagyobb, több energiabefektetést igénylő nemből kevesebbet célszerű felnevelniük, mint a kisebb ivarból. Slagsvold (1990) az aszinkron kelésben látja az ivararány eltolásának eszközét, ugyanis a nagyobb nem fiókái érzékenyebbek lehetnek a táplálékhiányra, s így ha utolsónak kelnek ki könnyebben pusztulhatnak el, mint a kisebb ivar fiókái. A hipotézis azt jósolja, hogy pozitív korreláció van a keléshossz és az ivari kétalakúság mértéke között azokban a fajokban, ahol a szülők etetik a fiókákat, míg a fészekhagyó fajokban nem várható ilyen összefüggés.

Ivartól függő mortalitást több, ivari kétalakúságot mutató fajban is leírtak

(Howe 1976, Roskaft & Slagsvold 1985, Bortolotti 1986, Slagsvold *et al.* 1992), azonban ezekben az esetekben a fiókapusztulást nem befolyásolta a szülők viselkedése, mivel mindkét nemet egyformán etették. Ezzel szemben fogságban tartott zebrapintyeknél (*Poephila guttata*) a szülők előnyben részesítették saját nembeli utódjaikat (Burley 1986), a hullámos papagájnál (*Melopsittacus undulatus*) pedig mindkét nem a több tojó fiókát tartalmazó fészkaljakat gyakrabban etette (Stamps *et al.* 1987).

Slagsvold (1990) több száz fészeklakó és fészekhagyó faj testméret és költési adatait elemezve azt találta, hogy a fészekhagyó madaraknál mind a kis (10%-nál kisebb) és nagy (10%-nál nagyobb) ivari dimorfizmust mutató fajoknál alacsony volt az aszinkron költők aránya (10 ill. 6%). Ezzel ellentétben a fészeklakóknál magas volt az aszinkron arány és a két csoport közt is jelentős különbség volt: majdnem kétszeres volt az aszinkron arány az erős ivari kétalakúságot mutató fajoknál. A tojók testméretének növekedésével is nőtt az aszinkron költők aránya, mivel a testméret növekedtével nő az ivari kétalakúság mértéke is.

16. Táplálékdiverzitás hipotézis

Több fajban kimutatták, hogy a különböző korú fiókák más és más típusú táplálékot igényelnek (Hébert 1993). A Csúcsigénycsökkentés hipotézishez hasonlóan Magrath (1990) feltételezte, hogy az aszinkron kelés különböző korú fiókákat eredményezve csökkentheti a szülők energiabefektetését azáltal, hogy nem kell csak egyfajta speciális táplálékot keresni fiókáik számára. A hipotézis azt jósolja, hogyha

egy speciális táplálékfajtából hiány van, úgy a szinkron fészkaljaknak kisebb lesz a produktivitása az aszinkronokénál.

17. Korlátozott fészkelőhely hipotézis

Ha a fészkelőhelyek korlátozott számban állnak rendelkezésre - pl. másodlagos odúkoltóknél - az egyik szülőnek célszerű a már megszerzett fészkelőhelyet védeni azáltal, hogy korán elkezd a kotlást, míg a másik ivar (rendszerint a hím) táplálékot keres saját magának és párjának is. Ezt a hipotézist Beissinger és Waltman (1991) egy trópusi odúkoltó fajnál (*Forpus passerinus*) írta le, ahol nagy a versengés a fészkelőhelyekért és a populáció jelentős része nem költ az odúk korlátozott száma miatt. Az inkubációt a tojók már az első tojás lerakása után megkezdik, ami extrém aszinkronitáshoz vezet.

A hipotézis azt jósolja, hogy az aszinkron kelésnek gyakoribbnak kell lennie a másodlagos odúkoltóknél, mint az elsődleges odúkoltóknél. Ezt a tendenciát még korábban kimutatta Slagsvold (1986b).

18. Egyedi optimalizáció hipotézis

Az aszinkronitás mértékének fajon belüli variációját több fajnál leírták (Clark & Wilson 1981, Slagsvold & Lifjeld 1989 a, Harper *et al.* 1992, Hébert & Sealy 1992, Slagsvold & Amundsen 1992). A variációt az Energetikai kényszer hipotézis mellett magyarázhatja az Egyedi optimalizáció hipotézis (Harper *et al.* 1994), amely kimondja, hogy az egyedek saját környezetüknek vagy saját képességeiknek megfe-

lelően választanak maguknak stratégiát.

Harper és munkatársai a szinkron és aszinkron fészkaljak kicserélésével tesztelték hipotézisüket és azt várták, hogy a manipulált fészkaljaknak kisebb lesz a produktivitása a kontroll csoportnál. Azonban a várakozással szemben nem kaptak szignifikáns különbséget a két csoport között.

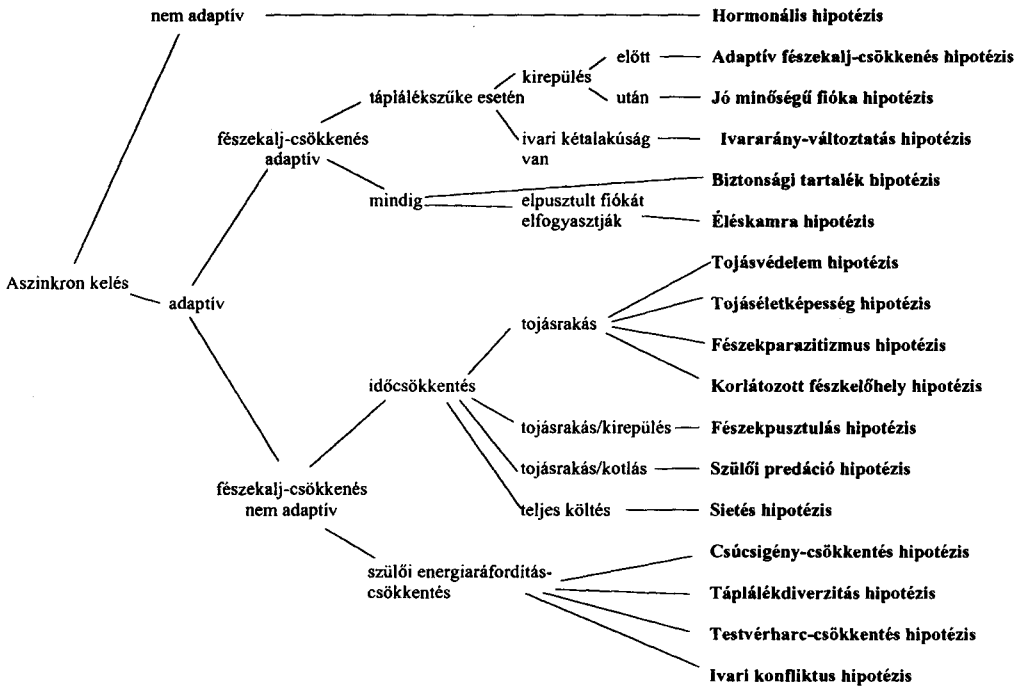
19. Jó minőségű fióka hipotézis

Slagsvold és munkatársai (1994) Lack Adaptív fészkalj-csökkentés hipotézisét kiterjesztették arra az esetre, amikor nem a kirepült fiókák számában, hanem minőségében van különbség a szinkron és aszinkron fészkaljak között. Számos vizsgálat bizonyítja ugyanis, hogy az aszinkron fészkaljakból nehezebb fiókák repülnek ki (Amundsen & Slagsvold 1991 a), amelyek későbbi túlélési esélyei is jobbak lehetnek (Magrath 1991, Harper *et al.* 1992, Lundberg & Alatalo 1992). A hipotézis predikciójával szemben Hillström és Olsson (1994) azt találta, hogy a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) szinkron fészkaljaiból repültek ki nehezebb fiókák.

A hipotézisek osztályozása

Az előbb felsorolt 19 hipotézisből 16 az aszinkron kelést adaptív és a természetes szelekció által létrehozott stratégiának tekinthető (1. ábra), a Hormonális hipotézis szerint viszont csak egy élettani melléktermék esetleges negatív hatásokkal, mint például az utolsó fióka elpusztulása bőséges táplálékhiány esetén. Az Energetikai kényszer és az Egyedi optimalizáció hipotézisek nem az aszinkron kelés kialakulásának

1. ábra Az aszinkron kelés kialakulását magyarázó hipotézisek osztályozása (Részletes magyarázat a szövegben)



okát keresik, így ezeket nem vettem figyelembe a hipotézisek osztályozásánál. Az előbbi feltételezi, hogy az aszinkron inkubáció megvalósulásának közvetlen energiakényszerei lehetnek, míg az utóbbi az egyedek közti különbségekkel magyarázza a több fajon belül tapasztalt variációt.

Az aszinkron kelést adaptívnak tekintő hipotéziseket két nagy csoportra lehet elkülöníteni annak alapján, hogy feltételeznek-e a fészkalj-csökkenést vagy sem. Ha a fészkalj-csökkenés csak szűk táplálék-készlet esetén jellemző, az Adaptív fészkalj-csökkentés hipotézis vagy az Ivararány-változtatás hipotézis lehet érvényes attól függően, hogy van-e a nemek között jelentős méretbeli eltérés. Ha a fészkalj-csökkenés mindig bekövetkezik, a Biztonsági tartalék hipotézis ad legjobb magyarázatot. Ha az elpusztult fiókat testvérei

elfogyasztják, az Éléskamra hipotézis érvényesülhet. Ebbe a csoportba sorolható még a Jó minőségű fióka hipotézis, ekkor viszont a fészkalj-csökkenés csak a kirepülés után valósulhat meg.

A fészkalj-csökkenést nem adaptívnak tekintő hipotéziseket két alcsoportra lehet bontani attól függően, hogy idő- vagy energiabefektetés csökkentést feltételeznek-e. Az időcsökkentés csoportba 3 alcsoport tartozik összesen 7 hipotézissel.

A korai inkubáció előnyös lehet, mert csökkenti a tojásrakási időszak hosszát, s így védelmet nyújthat a predátorokkal (Tojásvédelem hipotézis), kedvezőtlen időjárással (Tojáséletképesség hipotézis), fajon belüli és fajon kívüli fészekparazitákkal (Fészekparazitizmus hipotézis) valamint a fajtársak fészekfoglalási törekvéseivel (Korlátozott fészkelőhely hipotézis)

szemben. A tojásrakási valamint a kirepülési időszak predációs kockázatának egymáshoz való viszonya (Fészekpusztulás hipotézis) valamint a szülőt fenyegető predációs kockázat mértéke a tojásrakás illetve a kotlás idején (Szülői predáció hipotézis) meghatározhatja, hogy a szinkron vagy az aszinkron stratégia kedvezőbb-e. Végül az aszinkron kelés a teljes költési időszak csökkentése révén növelheti a fiókák túlélési esélyeit, ha a táplálékkészlet gyorsan fogy a költési időszak előrehaladtával (Sietés hipotézis).

Az energiabefektetés csökkentés alcsoportba 4 hipotézis sorolható. A Csúcsigény-csökkentés hipotézis szerint ugyan nem csökken a fészekalj felnevelésének össz energiagigénye, viszont egyenletesebben oszlik el, s így kisebb terhet ró a szülőkre, mintha mindegyik fióka azonos korú lenne. Ehhez hasonlóan a különböző korú fiókák táplálékgigénye is szélesebb spektrumú, így nincs arra szükség, hogy a szülők csak bizonyos típusú táplálékot gyűjtsenek (Táplálékdiverzitás hipotézis). A Testvérharc-csökkentés hipotézis feltételezi, hogy csökken a fészekalj felnevelésének energiagigénye, mivel az aszinkron kelés stabil rangsort alakít ki a fiókák között, s így csökkenti a felesleges versengést a testvérek között. Az Ivári konfliktus hipotézis pedig azt mondja ki, hogy a tojó csökkentheti saját energiabefektetését a hím rovasára azzal, hogy a fiókák korábban kelnek ki.

A hipotézisek érvényessége és szintézise

A felsorolt hipotézisek egyike sem általános érvényű és több közülük nem is zárja ki egymást. Az aszinkron kelés, pontosab-

ban az ahhoz vezető aszinkron inkubáció általános elterjedtsége a fészeklakó madárrendekben egy közös élettani folyamatra utal. Az aszinkron inkubáció egyébként a szinkron kelésű fészekhagyó rendekre is jellemző, ott azonban a szelekció különböző módokon - például az embriók közötti hangjelekkel (Drendt 1973) vagy az utolsó, kisebb fióka gyorsabb fejlődése által (Vince 1964, Davis & Cooke 1983) - előnyben részesíti a szinkron kelést. A fészeklakóknál viszont különböző szelekciós nyomások a költési ciklus különböző fázisaiban az aszinkron stratégia fennmaradását eredményezik.

Már korábban történtek kísérletek a különféle hipotézisek összekapcsolására. Clark és Wilson (1981) szerint a megfigyelt kelési mintázatok két stratégia, a táplálékkészlet ingadozásait követő fészekaljcsökkentés és a predációs kockázatot csökkentő fészekalj túlélés (lásd Fészekpusztulási hipotézis) eredőjeként alakulnak ki.

Mock és Parker (1986) az utolsó fiókának mind fészekaljcsökkentő, mind biztonsági tartalék szerepet tulajdonít attól függően, hogy milyen a környezeti táplálékkészlet, illetve hogyan alakul az idősebb fiókák túlélése.

Arnold és munkatársai (1987) a tojások életképességének és a predációs kockázatnak a fészekaljméretre gyakorolt együttes hatását vizsgálták. Magrath (1988) a szülői predáció kockázatát építette be a fészekpusztulási modellbe. Forbes (1991) a fészekaljcsökkentés és a biztonsági tartalék stratégiákat modellezte változó környezetben, míg Konarzewski (1993) modelljében a keléssiker, tojás- és fiókapredáció valamint a környezeti variabilitás együttes hatását vizsgálta a fészekalj és az aszinkron kelés evolúciójára.

Mock és Forbes (1994) a fészekaljcsökkenés szülői túlélésre gyakorolt hatását modellezték - ezt a kapcsolatot később kísérletesen is bizonyították (Hörak 1995), vagyis összekapcsolták az aszinkronitás evolúcióját az életmenet-evolúcióval.

Végül Stoleson és Beissinger (1995) egy olyan stochasztikus modellt állított fel, amely a kotláskezdés hatását vizsgálja a tojásrakástól a kirepülésig a különböző fázisok túlélésére és végeredményben a teljes költéssikerre.

Köszönetnyilvánítás. Köszönöm A. Gosler, T. Slagsvold és Vanicsek L. megjegyzéseit a kézi-rat egy korábbi angol nyelvű változatához.

Irodalomjegyzék

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-384.
- Amundsen, T. & J. N. Stockland. 1988. Adaptive significance of asynchronous hatching in the Shag: a test of the brood reduction hypothesis. – *J. Anim. Ecol.* 57: 329-344.
- Amundsen, T. & T. Slagsvold. 1991. a Hatching asynchrony: facilitating adaptive or maladaptive brood reduction? – *Proc. XX IOC* pp. 1707-1719.
- Amundsen, T. & T. Slagsvold. 1991. b Asynchronous hatching in the pied flycatcher: an experiment. – *Ecology* 72: 797-804.
- Anderson, D. J. 1989. The role of hatching asynchrony in siblicidal brood reduction of two booby species. – *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 25: 363-368.
- Anderson, D. J. 1990. Evolution of obligate siblicide in boobies. I. A test of the insurance-egg hypothesis. – *Am. Nat.* 135: 334-350.
- Arnold, T. W., Rohwer, F. C. & T. Armstrong. 1987. Egg viability, nest predation and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. – *Am. Nat.* 130: 643-653.
- Balen, J. N. van 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit (*Parus major*) in different habitats. – *Ardea* 61: 1-93.
- Bancroft, G. T. 1985. The influence of total nest failures and partial losses on the evolution of asynchronous hatching. – *Am. Nat.* 126: 495-504.
- Beissinger, S. R. & J. R. Waltmann. 1991. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a neotropical parrot. – *Auk* 108: 863-871.
- Bollinger, P. B., Bollinger, E. K. & R. A. Malecki. 1990. Tests of three hypotheses of hatching asynchrony in the Common Tern. – *Auk* 107: 696-706.
- Bortolotti, G. R. 1986. Influence of sibling competition on nestling sex ratios of sexually dimorphic birds. – *Am. Nat.* 127: 495-507.
- Bortolotti, G. R., Wiebe, K. L. & W. M. Iko. 1991. Cannibalism of nestling American Kestrels *Falco sparverius*. – *Orn. Scan.* 24: 41-47.
- Braun, B. M. & G. L. Hunt Jr. 1983. Brood reduction in black legged kittiwakes. – *Auk* 100: 469-476.
- Briskie, J. V. & S. G. Sealy. 1989. Nest-failure and the evolution of hatching asynchrony in the Least Flycatcher. – *J. Anim. Ecol.* 58: 653-665.
- Bryant, D. M. 1978. Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. – *Ibis* 120: 271-283.
- Bryant, D. M. & A. Gardiner. 1979. Energetics of growth in house martins (*Delichon urbica*). – *J. Zool. London* 189: 275-304.
- Bryant, D. M. & P. Tatner. 1990. Hatching asynchrony, sibling competition and siblicide in nestling birds: studies of swifts and bee-eaters. – *Anim. Behav.* 39: 657-671.
- Burke, V. E. M. & L. H. Brown. 1970. Observations on the breeding of the pink-backed pelican *Pelecanus rufescens*. – *Ibis* 112: 499-512.
- Burley, N. 1986. Sex-ratio manipulation in color-banded populations of Zebra Finches. – *Evolution* 40: 1191-1206.
- Camper, P. M. & W. H. Burke. 1977. The effects of prolactin on the gonadotropin induced rise in serum estradiol and progesterone of the laying turkey. – *Gen. Comp. Endocrinol.* 32: 72-77.
- Cash, K. J. & R. M. Evans. 1986. Brood reduction in the American white pelican. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 413-418.
- Clark, A. B. & D. S. Wilson. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. – *Quart. Rev. Biol.* 56: 253-277.
- Courtney, P. 1979. Seasonal variation in intra-clutch hatching intervals among Common Terns *Sterna hirundo*. – *Ibis* 121: 425-429.
- Davies, J. C. & F. Cooke. 1983. Intraclutch hatch synchronisation in the Lesser Snow Goose. – *Can. J. Zool.* 61: 1398-1401.
- Dawson, A. & A. R. Goldsmith. 1982. Prolactin and gonadotropin secretion in wild Starlings (*Sturnus vulgaris*) during the annual cycle and in relation to nesting, incubation and rearing young. – *Gen. Comp. End.* 48: 213-221.

- Dawson, A., Follett, B. K., Goldsmith, A. R. & T. J. Nicholls. 1984. Hypothalamic gonadotropin-releasing hormone and plasma FSH and prolactin during photostimulation and photorefractoriness in intact and thyroidectomized starlings (*Sturnus vulgaris*). – *J. Endocr.* 105: 71-77.
- Dorward, D. F. 1962. Comparative biology of the white booby and the brown booby *Sula spp.* at Ascension. – *Ibis* 103: 174-200.
- Drendt, R. H. 1970. Functional aspects of incubation in the Herring Gull. – *Behaviour (Suppl.)* 17: 1-125.
- Dunlop, E. 1910. On incubation. – *British Birds* 4: 137-145.
- Evans, R. M. & S. C. Lee. 1991. Terminal-egg neglect: brood reduction strategy or cost of asynchronous hatching? – *Proc. XX IOC* pp. 1734-1740.
- Fisher, R. A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. – Oxford, Univ. Press. London U.K.
- Forbes, L. S. 1991. Insurance offspring and brood reduction in a variable environment: the costs and benefits of pessimism. – *Oikos* 62:325-332.
- Forbes, L. S. 1994. The good, the bad and the ugly: Lack's brood reduction hypothesis and experimental design. – *J. Avian Biol.* 25: 338-343.
- Fujioka, M. 1985. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the Cattle Egret. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 67-74.
- Gargett, V. 1977. A 13-year study of the black eagles in the Matopos, Rhodesia, 1964-1976. – *Ostrich* 48: 17-27.
- Gibb, J. 1950. The breeding biology of the Great and Blue Titmice. – *Ibis* 92: 507-539.
- Goldsmith, A. R. 1982. Plasma concentrations of prolactin during incubation and parental feeding throughout repeated breeding cycles in canaries (*Serinus canarius*). – *J. Endocr.* 94: 51-59.
- Goldsmith, A. R. 1983. Prolactin in avian reproductive cycles. Pp. 375-387. In: Balthazart J., E. Pröve & R. Gilles (eds). *Hormones and Behavior in Higher Vertebrates*. – Springer-Verlag, Berlin.
- Grieg-Smith, P. 1985. Weight differences, brood reduction and sibling competition among nestling Stonechats *Saxicola torquata* (Aves; Turdidae). – *J. Zool. Lond.* 205: 453-465.
- Hahn, D. C. 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. – *Anim. Behav.* 28: 421-427.
- Hall, M. R. & A. R. Goldsmith. 1983. Factors affecting prolactin secretion during breeding and incubation in the domestic duck (*Anas platyrhynchos*). – *Gen. Comp. Endocrinol.* 49:270-276.
- Harper, R. G., Juliano, S. A. & Ch. F. Thompson. 1992. Hatching asynchrony in House Wren *Troglodytes aedon*: test of the brood-reduction hypothesis. – *Behav. Ecol.* 3: 76-83.
- Harper, R. G., Juliano, S. A. & Ch. F. Thompson. 1994. Intrapopulation variation in Hatching synchrony in House Wrens: test of the individual-optimization hypothesis. – *Auk* 111: 516-524.
- Haydock, J. & J. D. Ligon. 1986. Brood reduction in the chihuahuan raven: an experimental study. – *Ecology* 67: 1194-1205.
- Hébert, P. N. & R. M. Barclay. 1986. Asynchronous and synchronous hatching: effect on early growth and survivorship of Herring Gull, *Larus argentatus* chicks. – *Can. J. Zool.* 64: 2357-2362.
- Hébert, P. N. & S. G. Sealy. 1992. Onset of incubation in Yellow Warblers: a test of the hormonal hypothesis. – *Auk* 109: 249-255.
- Hébert, P. N. & S. G. Sealy. 1993. Hatching asynchrony and feeding rates in yellow warblers: a test of the Sexual conflict hypothesis. – *Am. Nat.* 142: 881-892.
- Hiatt, E., Goldsmith, A. R. & D. S. Farner. 1987. Plasma levels of prolactin and gonadotropins during the reproductive cycle of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). – *Auk* 104: 208-217.
- Hillström, L. & K. Olsson. 1994. Advantages of hatching synchrony in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. – *J. Avian Biol.* 25:205-214.
- Howe, H. F. 1976. Egg size, Hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. – *Ecology* 57: 1195-1207.
- Howe, H. F. 1978. Initial investment, clutch size, and brood reduction in the Common Grackle (*Quiscalus quiscula* L.). – *Ecology* 59: 1109-1122.
- Hussel, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in Arctic passerines. – *Ecol. Monogr.* 42: 317-364.
- Hussel, D. J. T. 1985. Optimal hatching asynchrony in birds: comments on Richter's critique of Clark and Wilson's model. – *Am. Nat.* 126: 123-128.
- Ingram, C. 1959. The importance of juvenile cannibalism in the breeding biology of certain birds of prey. – *Auk* 76: 218-226.
- Kendra, P. E., Roth, R. R. & D. W. Tallamy. 1988. Conspecific brood parasitism in the House Sparrow. – *Wilson Bull.* 100: 80-90.
- Kepler, C. B. 1969. Breeding biology of the blue-faced booby *Sula dactylatra personata* on Green Island, Kure Atoll. – *Publ. of Nuttall Ornith. Club* No. 8.
- Konarzewski, M. 1993. The evolution of clutch size and hatching asynchrony in altricial birds: the effect of environmental variability, egg failure and predation. – *Oikos* 67: 97-106.

- Krebs, J. R. & R. H. McCleery. 1984. Optimisation in behavioural ecology. Pp.91-121. In: Krebs, J. R. & N. B. Davies (eds). Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. – Blackwell Scientific, Oxford
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. – Oxford Univ. Press, Oxford.
- Lamey, T.C. & D. W. Mock. 1991. Nonaggressive brood reduction in birds. – Proc. XX. IOC. pp. 1741-1751.
- Lamey, T.C. & C. S. Lamey. 1994. Hatch synchrony and bad food years. – Am. Nat. 143:734-738.
- Lessels, C. M. & M. I. Avery. 1989. Hatching asynchrony in the European bee-eaters *Merops apiaster*. – J. Anim. Ecol. 58: 815-835.
- Lombardo, M. P., Power, H. W., Stouffer, P. C., Romagnano, L. C. & A. S. Hoffenberg. 1989. Egg removal and intraspecific parasitism in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). – Behav. Ecol. Sociobiol. 24: 214-223.
- Lundberg, A. & R. V. Alatalo 1992. The Pied Flycatcher. – Poiser, London.
- Magrath, R. D. 1988. Hatching asynchrony in altricial birds: nest failure and adult survival. – Am. Nat. 131: 893-900.
- Magrath, R. D. 1989. Hatching asynchrony and reproductive success in the blackbird. – Nature: 339: 536-538.
- Magrath, R. D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. – Cambr. Biol. Rev. 68: 587-622.
- Magrath, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. – J. Anim. Ecol. 60: 335-351.
- Magrath, R. D. 1992. Roles of egg mass and incubation patterns in establishment of hatching hierarchies in the Blackbird (*Turdus merula*). – Auk 109: 474-487.
- Mead, P. S. & M. L. Morton 1985. Hatching asynchrony in the Mountain White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriantha*): a selected or incidental trait? – Auk 102: 781-792.
- Mock, D. W. 1984. Siblicidal aggression and resource monopolisation in birds. – Science 225: 731-733.
- Mock, D. W. 1994. Brood reduction: narrow sense, broad sense. – J. Avian Biol. 25: 3-7.
- Mock, D. W. & L. S. Forbes. 1994. Life-history consequences of avian brood reduction. – The Auk 111: 115-123.
- Mock, D. W. & G. A. Parker. 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction. – Evolution 40: 459-470.
- Mock, D. W. & B. J. Ploger. 1987. Parental manipulation of optimal hatching asynchrony in cattle egrets: an experimental study. – Anim. Behav. 35: 150-160.
- Mock, D. W. & P. L. Schwagmeyer. 1990. The peak load reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. – Evol. Ecol. 4: 249-260.
- Nelson, J. B. 1964. Factors influencing clutch size and chick growth in the North Atlantic gannet, *Sula bassana*. – Ibis 106: 63-77.
- Nilsson, J. A. 1993. Energetic constraints on hatching asynchrony. – Am. Nat. 141: 158-166.
- Nilsson, J. A. & E. Svensson. 1993. Energetic constraints and ultimate decisions during egg laying in the blue tit. – Ecology 74: 244-251.
- Nisbet, I. C. T. & M. E. Cohen. 1975. Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougalli*. – Ibis 117: 374-379.
- Nur, N. 1986. Is clutch size variation in the Blue Tit (*Parus caeruleus*) adaptive? An experimental study. – J. Anim. Ecol. 55: 983-999.
- O'Connor, R. J. 1978. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? – Anim. Behav. 26: 79-96.
- Osorno, L. J. & H. Drummond. 1995. The function of hatching asynchrony in the blue-footed booby. – Behav. Ecol. Sociobiol. 37: 265-273.
- Parsons, J. 1975. Seasonal variation in the breeding success of the herring gull: an experimental approach to pre-fledging success. – J. Anim. Ecol. 44: 553-574.
- Parsons, J. 1976. Factors determining the number and size of eggs laid by the Herring Gull *Larus argentatus*. – Condor 78: 481-492.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch size in the great tit *Parus major* L. – J. Anim. Ecol. 34: 601-647.
- Perrins, C. M. 1979. British tits. – Collins, London
- Pijanowski, B. C. 1992. A revision of Lack's brood reduction hypothesis. – Am. Nat. 139: 1270-1292.
- Pikula, J. 1971. Die Variabilität der Eier der Population *Turdus philomelos*, Brehm 1831 in der CSSR. – Zool. Listy 20: 69-83.
- Price, T. 1985. Reproductive responses to varying food supply in a population of Darwin's finches: Clutch size, growth rate and hatching synchrony. – Oecologia 66: 411-416.
- Richter, W. 1982. Hatching asynchrony: the nest failure hypothesis and brood reduction. – Am. Nat. 120: 828-832.
- Ricklefs, R. E. 1965. Brood reduction in the Curved-billed Thrasher. – Condor 67: 505-510.
- Ricklefs, R. E. 1993. Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period and lifespan in altricial birds. – Curr. Ornithol. 11: 199-276.
- Romanagno, L., A. S. Hoffenberg & H. W. Power 1990. Intraspecific brood parasitism in the European Starling. – Wilson Bull. 102: 279-291.

- Roskaf, E. & T. Slagsvold. 1985. Differential mortality of male and female offspring in experimentally manipulated broods of the rook. – *J. Anim. Ecol.* 54: 261-266.
- Ryden, O. 1978. Egg weight in relation to laying sequence in a South Swedish urban population of the Blackbird *Turdus merula*. – *Orn. Scan.* 9: 172-177.
- Seddon, P. J. & Y. M. van Heezik. 1991 a. Effects of hatching order, sibling asymmetries and nest site on the survival: analysis of Jackass Penguin chicks. – *Auk* 108: 548-555.
- Seddon, P. J. & Y. M. van Heezik. 1991 b. Hatching asynchrony and brood reduction in the jackass penguin: an experimental study. – *Anim. Behav.* 42: 347-356.
- Sharp, P.J. 1980. Female reproduction. Pp. 435-454. In: Epplé, A. & M. H. Stetson (eds). *Avian endocrinology*. – Academic Press, New York
- Shaw, P. 1985. Brood reduction in the blue-eyed shag *Phalacrocorax articeps*. – *Ibis* 127: 476-494.
- Silverin, B. & A. R. Goldsmith. 1983. Reproductive endocrinology of free-living pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): Prolactin and FSH secretion in relation to incubation and clutch size. – *J. Zool. (Lond.)* 200: 119-130.
- Simmons, R. 1980. Offspring quality and the evolution of cannibalism. – *Ibis* 130: 339-357.
- Skagen, S. K. 1987. Hatching asynchrony in American Goldfinches: an experimental study. – *Ecology* 68: 1747-1759.
- Skagen, S. K. 1988. Asynchronous hatching and food limitation: A test of Lack's hypothesis. – *Auk* 105: 78-88.
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size, nest size, and hatching asynchrony in birds: experiments with the Fieldfare (*Turdus pilaris*). – *Ecology* 63: 1389-1399.
- Slagsvold, T. 1985. Asynchronous hatching in passerine birds: influence of hatching failure and brood reduction. – *Orn. Scan.* 16: 81-87.
- Slagsvold, T. 1986. a. Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. – *J. Anim. Ecol.* 55: 1115-1134.
- Slagsvold, T. 1986. b. Hatching asynchrony: interspecific comparisons of altricial birds. – *Am. Nat.* 128: 120-125.
- Slagsvold, T. & J. Lifjeld. 1989 a. Constraints on hatching asynchrony and egg size in pied flycatchers. – *J. Anim. Ecol.* 58: 837-849.
- Slagsvold, T. & J. Lifjeld. 1989 b. Hatching asynchrony in birds: the hypothesis of sexual conflict over parental investment. – *Am. Nat.* 134:239-253.
- Slagsvold, T., Amundsen, T. & S. Dale. 1994. Selection by sexual conflict for evenly spaced offspring in blue tits. – *Nature* 370: 136-138.
- Slagsvold, T., Amundsen, T. & S. Dale. 1995. Costs and benefits of hatching asynchrony in Blue Tits *Parus caeruleus*. – *J. Anim. Ecol.* 64: 563-578.
- Slagsvold, T., Husby, M. & J. Sandvik. 1992. Growth and sex ratio of nestlings in two species of crow: how important is hatching asynchrony? – *Oecologia* 90: 43-49.
- Slagsvold, T., Sandvik, J., Rofstad, G., Lorentsen, Ö. & M. Husby. 1984. On the adaptive value of intraculch egg-size variation in birds. – *Auk* 101: 685-697.
- Smith, J. N. M. 1978. Division of labour by song sparrows feeding fledged young. – *Can. J. Zool.* 56:187-191.
- Stamps, J., Clark, A., Kus, B. & P. Arrowood. 1987. The effects of parent and offspring gender on food allocation in Budgerigars. – *Behav.* 94: 1-40.
- Stanback, M. T. & W. D. Koenig. 1992. Cannibalism in birds. Pp. 276-298. In: Elgar M. A. & B. J. Crespi (eds). *Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa*. – Oxford University Press, Oxford
- Stinson, C. H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. – *Evolution* 34:1219-1225.
- Stoleson, S. H. & S. R. Beissinger. 1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited: when is the critical period? – *Curr. Ornith.* 12: 191-270.
- Stouffer, P. C. & H. W. Power. 1990. Density effects on asynchronous hatching and brood reduction in European Starlings. – *Auk* 107:359-366.
- Tanaka, K., Kamiyoshi, M. & Y. Tanabe. 1971. Inhibition of premature ovulation by prolactin in the hen. – *Poultry Sci.* 50:63-66.
- Temme, D. M. & E. Charnov. 1987. Brood size adjustment in birds: economical tracking in a temporally varying environment. – *J. Theor. Biol.* 126:137-148.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-1179. In: Campbell, B. (ed.). *Sexual selection and descent of man 1871-1971*. – Aldine, Chicago.
- Tyrvainen, H. 1969. The breeding biology of the Redwing (*Turdus iliacus* L.). – *Ann. Zool. Fenn.* 6:1-46.
- Veiga, J. P. 1992. Hatching asynchrony in the House Sparrow: a test of the egg-viability hypothesis. – *Am. Nat.* 139:669-675.
- Veiga, J. P. & J. Vinuela. 1993. Hatching asynchrony and hatching success in the House Sparrow: evidence for the egg-viability hypothesis. – *Ornis Scan.* 24:237-242.
- Vince, M. A. 1964. Social facilitation of hatching in the Bobwhite Quail. – *Anim. Behav.* 16: 332-335.

- Wiklund, C. G. 1985. Fieldfare *Turdus pilaris* breeding strategy: the importance of asynchronous hatching and resources needed for egg formation. – Orn. Scan. 16:213-221.
- Williams, A. J. 1980. Offspring reduction in macaroni and rockhopper penguins. – Auk 97:754-759.
- Wiley, R. H. & M. S. Wiley. 1980. Spacing and timing in the nesting Ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments. – Ecol. Monogr. 50: 153-178.
- Wingfield, J. C. & A. R. Goldsmith 1990. Plasma Levels of Prolactin and Gonadal Steroids in Relation to Multiple-Brooding and Renesting in Free-Living Populations of the Song Sparrow, *Melospiza melodia* – Horm. & Behav. 24:89-103.
- Zach, R. 1982. Hatching asynchrony, egg size, growth and fledging in tree swallows. – Auk 99: 695-700.

Received: July 08 1996, accepted: Sept 24 1996.