

Józef Hordowski

Gniazda i lęgi ptaków Polski

BIOLOGIA LĘGOWA PTAKÓW



Gniazda i lęgi ptaków Polski

BIOLOGIA LĘGOWA PTAKÓW

Fascykuł 7

JÓZEF HORDOWSKI



ŻURAWICA 2023

RECENZENT

prof. dr hab. Piotr Tryjanowski

ADIUSTACJA JĘZYKOWA I REDAKCJA

Jakub Dolatowski

Anna Dolatowska

PROJEKT OKŁADKI I SKŁAD

Józef Hordowski

RYSUNEK NA OKŁADCE (bekasik *Lymnocyptes minimus*)

Tomasz Cofta

RYSUNEK NA STRONIE TYTUŁOWEJ

Jadwiga Hordowska

DOBÓR FOTOGRAFII I ILUSTRACJI, WYKONANIE TABLIC OOLOGICZNYCH

Józef Hordowski

Zdjęcie na ostatniej stronie okładki pochodzi ze zbiorów Narodowego Archiwum Cyfrowego, fot. Grażyna Rutowska (sygn. 40–9–301–1).

Biogram Leopolda Pac-Pomarnackiego opracowano na podstawie: Kacprzak P. 2015. *Leopold Pac-Pomarnacki – ptasznik i nemrod z Kresów i Radomia*. Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Radomiu, Radom.

Wydawnictwo zostało zrealizowane dzięki pomocy finansowej następujących osób i instytucji:

Mariusz Ostański

Nadleśnictwo Bircza – Lasy Państwowe

Biuro Urządzania Lasu i Geodezji Leśnej, oddział w Przemyśle

Nadleśnictwo Krasiczyn z siedzibą w Przemyśle – Lasy Państwowe

Gminny Ośrodek Kultury w Żurawicy

e-mail: j.hordowski@gmail.com

Copyright ©by Józef Hordowski 2023

All rights reserved

Wszystkie materiały są chronione (bez ograniczeń czasowych i/lub terytorialnych) prawem autorskim i/lub prawami pokrewnymi. Zabronione jest wykorzystywanie, kopiowanie, modyfikowanie części i/lub całości materiałów bez zgody autora, do jakichkolwiek celów.

ISBN 978–83–957561–2–2

BIOLOGIA ROZRODU

Systemy rozrodcze	5
Struktura wiekowa populacji lęgowej	13
Stałość związków	14
Nielęgowe ptaki	14
Dojrzałość płciowa	15
Fenologia lęgów	16
Liczba lęgów	16
Okres rozrodczy	17
Terytorializm	18
Kolonie gniazdowe	20
Plama lęgowa	21
Zaloty i toki	22
Usuwanie skorupki	25
Zachowanie rodziców przy gnieździe	25
Kopulacja	27
Ogólna charakterystyka środowiska przyrodniczego	
Polski	28

LĘG

Wielkość zniesienia	35
Pasożytnictwo wewnątrz- i międzygatunkowe	36
Początek wysiadywania	38
Udział płci w wysiadywaniu	38
Wysiadywanie	39
Obracanie jaj i ich orientacja	41
Odstępy w znoszeniu jaj	43
Okres wysiadywania	43
Przedłużone wysiadywanie	43
Przerwy w wysiadywaniu	44
Temperatura inkubacji jaj	44
Wydatek energetyczny produkcji lęgu	45

GNIAZDO

Klasyfikacja ogólna gniazd	50
Opis gniazda	53
Typy gniazd	59
Położenie gniazd	62
Konstrukcja gniazd	67
Rodzaj materiałów użytych do konstrukcji gniazd	71
Techniki konstruowania gniazd	75
Czas budowy	76
Udział płci w budowie	77
Długotrwałość wykorzystania gniazd	77
Wybór miejsca gniazdowania	79
Nietypowe miejsca gniazdowania	81
Orientacja gniazd i mikroklimat	81
Maskowanie gniazd	83
Warunki sanitarne w gnieździe	84
Ektopasożyty a ptaki	85
Rośliny aromatyczne i inne	87
Ile energii potrzeba na budowę gniazda?	88
Pomocnicy	88
Wykorzystanie gniazd przez inne gatunki ptaków	89
Sublokatorzy	90
Identyfikacja lęgu	91

JAJO

Narządy rozrodcze	95
Fizjologia formowania jaja	96
Budowa ogólna jaja	98

Pory	98
Kształty jaj	101
Wzorcowe kształty jaj	101
Współczynniki kształtu e oraz k	103
Współczynnik redukcji φ oraz kształtu c	104
Anormalne kształty	104
Tekstura	105
Połysk i prześwit	105
Skorupka	107
Grubość skorupki	108
Masa skorupki	108
Ubarwienie i rysunek skorupki	109
Forma plamek	109
Głębokość osadzenia plamek	109
Gęstość rysunku	111
Charakter rozmieszczenia plamek na	
powierzchni skorupki	111
Nietypowe ubarwienie jaj	111
Barwa	112
Wymiary liniowe długość i szerokość	116
Masa jaja	117
Objętość jaja	117
Zmienność wymiarów jaj	118
Obwód duży i mały jaja	119
Powierzchnia jaja	120
Stosunek masy jaja do masy samicy	120
Stosunek masy skorupki do masy jaja	121
Stosunek masy lęgu do masy samicy	121
Zmiany fizykochemiczne treści jaja	
w procesie starzenia	121
Zmniejszenie się grubości skorupki w wyniku	
chemicznego skażenia środowiska	122
Ocena wieku zarodka w jaju	125
Drapieżnictwo jaj	125

PISKŁĘ

Typy rozwojowe piskląt	132
Klucie	133
Ząb jajowy i mięsień pisklęcy	134
Głosy piskląt w jaju	135
Opieka rodzicielska	136
Karmienie piskląt	139
Żebranie o pokarm	140
Liczba przylotów z pokarmem do gniazda	144
Wzrost i rozwój piskląt	145
Embriogeneza	146
Przygotowanie do pierwszego lotu	149
Ubarwienie piskląt	150
Okrycie puchowe	150
Pterylioza	151
Żłobki	153
Efektywność lęgowa	154
Określanie wieku piskląt	156
Drapieżnictwo gniazdowe	157
Straty gniazdowe	157
Śmiertelność piskląt	157
Zabijanie piskląt	158
Konkurencja między pisklętami	158
Bezpieczeństwo przy lęgu	159

Niniejsze opracowanie – siódmy zeszyt – omawia ogólne aspekty związane z biologią lęgową ptaków. Zeszyt ten jest uzupełnieniem wcześniej wydanych fascykułów (zeszyty 1–6, www.jozefhordowski.pl) i jest swego rodzaju kompilacją zawierającą podstawowe dane o biologii rozrodu ptaków. Tom ten powinien ukazać się jako pierwszy, ale z przyczyn niezależnych od autora ukazuje się dopiero teraz.

Omawiając szerzej niektóre problemy, pragnąłem rzucić nieco światła na rzadko poruszane aspekty jak np. wymiary jaj oraz równania alometryczne.

Dołożyłem wszelkich starań, aby zeszyt bogato zilustrować, co ułatwi analizę wielu procesów biologicznych, a zwłaszcza odpowiednią ich interpretację.

Pragnę podziękować prof. Piotrowi Tryjanowskiemu za rady i wszelką pomoc merytoryczną.

Z całego serca dziękuję Annie i Jakubowi Dolatowskiemu za pomoc w przeprowadzeniu żmudnych korekt oraz za wsparcie redakcyjne.

Za wspaniałe rysunki dziękuję Tomkowi Cofcie.

W niniejszej publikacji znajduje się szereg fotografii udostępnionych przez różnych fotografików na licencji Creative Commons (CC), czyli z uznaniem autorstwa i w sytuacji wykorzystania w celach niekomercyjnych. Każde w ten sposób pozyskane zdjęcie jest podpisane zgodnie z zaleceniami odpowiednich stron internetowych. Szczególnie chciałbym podziękować polskim fotografom za użyczenie wielu wspaniałych zdjęć, osoby te to:

Michał Baran, Arkadiusz Buczyński, Tomasz Chodkiewicz, Adrian Ciechanowski, Jacek Drozda, Artur Gerersdorf, Grzegorz Hebda, Cezary Korkosz, Mateusz Matysiak, Marcin Polak, Michał Radziszewski, Arek Sikora, Janusz Stępniewski, Maciej Szymański, Piotr Świętochowski, Tomasz Wilk.

Chciałbym podziękować także pozostałym osobom, które użyczyły swoich fotografii. Są to:

Agnieszka Parapura, Aimagina Hikari, Alex E. Proimos, Allan Hopkins, Andrew Redling, Andrey Bokotey, Arnstein Rønning, Cano Vaarl, Chili_bob, Christophe Gouraud, CJ Berry, Damian i Anna Nowak, Darrel Birkett, David Berliner, Den is, Dominique Tissier, Dong Beckers, Duncan, Eduardo Hildt, Ekaterina Papchinskaya, Elizabeth Oliver, Erin i Lance Willett, Florida Fish and Wildlife, Frank Hocker, Graham Canny, J.M.Garg, James K. Lindsey, Jesús Rodríguez Fernández, Jimmy Smith, Jonathan Bliss, Jurgenz, Ken Mattison, Laurent Demongin, Liam Quinn, Loz (L.B. Tettenborn), Maciej Turzański, Mario Caffi, Mark Kilner, Mark Peck, Martha de Jong-Lantink, Matthew Paulson, Melissa Gabrielson, Miguel A. Monjas, Mike Prince, Mirosław Rzępała,

MyFWCmedia, Nottsexminer, Poerandrea Brichetii, Romate, Runesm, Sergey A. Kouzov, Sergey Yeliseev, Similar shot, Steve Babb, Tambako Thomas Grimm, Thue, Trachemys, Víðir Örn Jónsson, Yannick Turbe.

Pozostałe osoby, którym niezmiennie dziękuję, wymieniałem w zeszycie pierwszym, dostępnym w wersji elektronicznej (www.jozefhordowski.pl).

Wdzięczny jestem Mariuszowi Ostańskiemu za bezinteresowne finansowe wsparcie publikacji. Gdyby nie jego pomoc, nie udałooby się jej wydać. Słowa podziękowania kieruję do pozostałych sponsorów: Zbigniewa Kopczaka – Nadleśniczego Nadleśnictwa Bircza, Bogusława Dąbka – dyrektora Biura Urządzania Lasu i Geodezji Leśnej w Przemysłu, Przemysław Włodka – Nadleśniczego Nadleśnictwa Krasieczyn. Dziękuję wójtowi Gminy Żurawica Tomaszowi Szleszczukowi i dyrektor Gminnego Ośrodka Kultury w Żurawicy Marioli Czurze za pomoc w organizacji druku książki.

Na końcu składam podziękowanie, mojej żonie, za wytrwałość i wsparcie, gdyż dzięki temu prace nad książką mogły być prowadzone w komfortowych warunkach.

Publikację przygotowano z myślą o tym, by służyła ornitologom, studentom biologii, jak również nauczycielom. Jeżeli książka poszerzy czytelnikowi wiedzę na temat ptaków, cel będzie osiągnięty.

Wszystkie błędy i nieścisłości zawarte w książce obciążają wyłącznie osobę autora.

SKRÓTY I JEDNOSTKI MIARY

Oznaczenia i jednostki miary stosowane w zeszycie:

A – długość jaja
B – szerokość jaja
G – masa jaja
g – masa skorupki
d – grubość skorupki
V – objętość jaja
Rg – stosunek masy skorupki do masy jaja
RG – stosunek masy jaja do masy samicy
RW – stosunek masy średniego lęgu do masy samicy
n – liczebność próby
n.p.m. – nad poziomem morza (wysokość)
p – par

SYSTEMY ROZRODCZE

Samce, jak i samice, starają się optymalizować indywidualny sukcesu reprodukcyjny, w tym możliwości kojarzenia się i najlepszego inwestowania w jakość potomstwa. W pierwszym rzędzie polega to na wyborze partnera. Samice mogą wykorzystywać wyszukane pokazy zalotów i upierzenie samców do oceny ich kondycji, ale te pokazy i ubarwienie mogą również pomóc samcom w osiągnięciu dominacji i dostępu do samic (Oring 1985, Gill i Prum 2019). Więzy par u ptaków są różne – od krótkotrwałych do trwałych wzajemnych związków seksualnych. U wielu gatunków wychowanie młodych wymaga dużego i wyczerpującego wysiłku dwóch lub większej liczby dorosłych ptaków. Samce i samice mogą dzielić się wysiłkiem rodzicielskim w stopniu równym lub nierównym. Mogą także dzielić swój czas na kilka lęgów (za lęg uważa się gniazdo, w którym zostało złożone co najmniej 1 jajo).

Różnorodność systemów kojarzenia ptaków jest głęboko zakorzeniona w ewolucji i filogenezie taksonów. Zdolności każdej płci do kontrolowania odpowiednich zasobów reprodukcyjnych i przyciągania partnerów – jednego lub wielu determinują występowanie głównych systemów kojarzenia ptaków, które są niezwykle zróżnicowane, z różnymi formami monogamii, poliandrii i poligynii.

MONOGAMIA – system kojarzeń, w którym samiec i samica tworzą względnie trwałą parę, na jeden lub wiele sezonów rozrodczych, czasami na całe życie. Uważa się, że około 90% ptaków to gatunki monogamiczne (Lack 1968). Podsumowanie badań Griffitha et al. (2002) wykazało, że ptaki rzadko są całkowicie monogamiczne, a około 80–90% badanych dotychczas gatunków z rzędu Passeriformes miało potomstwo ze stosunków pozapartnerskich. Te odkrycia doprowadziły do ukształtowania nowej terminologii, w tym takich pojęć jak: monogamia genetyczna czyli pełny związek samca i samicy; monogamia socjalna czyli wspólny związek samca i samicy w celu reprodukcji, ale dopuszczający wychowanie potomstwa obcego; kopulacje i zapłodnienia pozapartnerskie („extra-pair copulation” i „extra-pair fertilization” – EPC i EPF) (Wink i Dyrce 1999).

- monogamia ochronna – samiec kojarzy się z samicą, aby uniemożliwić jej kojarzenie się z innymi samcami.
- monogamia wspomagająca partnera – samiec łączy się z samicą, aby pomóc jej zwiększyć liczbę potomstwa odchowywanego w sezonie rozrodczym.
- monogamia wymuszona przez samice – samce łączą się z samicą, która jest w stanie powstrzymać swojego partnera przed szukaniem innych partnerek.

POLIGAMIA (wielonożność) – każdy system kojarzenia obejmujący wielu partnerów płci przeciwnej.

Poligynia – to dłużej trwająca więź rozrodcza między jednym samcem a dwiema lub więcej samicami. Spotykana u 2% zbadanych gatunków ptaków (np. u trzciniaaka *Acrocephalus arundinaceus*).

Poligynia terytorialna – samce kontrolują terytoria lęgowe z odpowiednimi zasobami, aby przyciągnąć wiele samic do gniazdowania w ich rewirach. W zależności od liczby samców, utrzymywanych przez nie terytoriów i czasowego rozkładu kojarzenia się z samicami wyróżnia się kilka typów poligynii terytorialnej.

Poligynia symultaniczna – samiec równocześnie kojarzy się z wieloma samicami (u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca*).



Samiec potrzosa *Schoeniclus schoeniclus* – gatunku u którego często występuje monogamia socjalna (©Mark Kilner/Flickr/com)

Poligynia sekwencyjna – ma miejsce wówczas, gdy samiec kojarzy się kolejno z różnymi samicami (np. u słonki *Scolopax rusticola*).

Poligynia tokowiskowa – jest szczególnym przypadkiem poligynii sekwencyjnej, występuje u mniej niż 0,5% gatunków ptaków. Opieka rodzicielska u gatunków kojarzących się według tego systemu spada wyłącznie na samice. Polega zwykle na grupowych (wizualnych i wokalnych) popisach samców na tokowiskach; samce pozostają na tokowisku bardzo długo, a samice bardzo krótko i znikają po kilku minutach/godzinach. Samice są rozproszone na bardzo dużym obszarze, samce konkurują ze sobą o wysoką pozycję socjalną i tym samym o centralne miejsce tokowania gwarantujące to, że większość samic wybiera właśnie ich. W tym systemie samiec nie wyszukuje receptywnych samic, ale to one odwiedzają kolejno samca na tokowisku, a opieka rodzicielska spada wyłącznie na samice (Stempniewicz 1996). Tu np. batalion *Calidris pugnax*, cietrzew *Lyrurus tetrrix*, głuszec *Tetrao urogallus*, drop *Otis tarda*.

Poligynia fakultatywna – dotyczy między innymi takich gatunków ptaków jak trzcinia *Acrocephalus arundinaceus*, trzciniczek *A. scirpaceus*, wodniczka *A. paludicola*, białorzytka *Oenanthe oenanthe*, świstunka leśna *Rhadina sibilatrix*, pierwiosnek *Phylloscopus collybita*, strzyżek *Troglodytes troglodytes* (Stempniewicz 1996).

Poligynandria – w której samce łączą się z więcej niż jedną samicą, a samice z więcej niż jednym samcem, np. u pokrzywnicy *Prunella modularis*.



Płatkonóg płaskodzioby *Phalaropus fulicarius* – gatunek poliandryczny, gdzie samiec wychowuje młode (©Mark Peck/Flickr.com)

Swoistą mieszaniną poligynii i poliandrii jest promiskuityzm, w postaci obligatoryjnej spotykany skrajnie rzadko. U południowoamerykańskiego nandu *Rhea americana* samiec gromadzi harem składający się z 3–15 samic, które po złożeniu jaj do wspólnego gniazda (przeciętnie 28, maksymalnie do 62) przenoszą się do następnego samca, gdzie przebieg wydarzeń się powtarza (Stempniewicz 1989).

Warianty poligynii:

- oparta na oszustwie – samce nakłaniają drugorzędne samice do kopulacji, zachowując się tak, jakby były monogamiczne.
- obronna samic – samce bronią i monopolizują grupy potencjalnych partnerek przed rywalizującymi samcami.



Sójka *Garrulus glandarius* gatunek monogamiczny (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)

- obrony zasobów – samce bronią i utrzymują monopol na cenne zasoby, które przyciągają do nich kilka samic.

POLIANDRIA (wielomęstwo) – to dłużej trwająca więź rozrodcza jednej samicy z dwoma lub większą liczbą samców, przy czym wysiadywanie jaj i opieka nad potomstwem przypada w udziale wyłącznie samcowi. Spotykana jest u 0,6% zbadanych gatunków ptaków, głównie wśród chruścieli Rallidae i siewkowych Charadriiformes z siedlisk podmokłych, bogatych w pokarm, zapewniających łatwe i szybkie gromadzenie energii przez samice produkujące wiele jaj (Stempniewicz 1996).

Poliandria symultaniczna – samica kojarzy się równocześnie z więcej niż jednym samcem, spośród tych, które przebywają na wspólnym terytorium (np. u myszołowa galapagoskiego *Buteo galapagoensis*). Gdy poszczególne samce posiadają odrębne terytoria, ale w granicach dużego terytorium samicy, to wówczas jest to poliandria wieloterytorialna (np. u długoszpona *Jacana* sp., Stempniewicz 1996). To unikalne zachowanie reprodukcyjne jest ciekawym przykładem ewolucyjnych strategii reprodukcyjnych wśród zwierząt.

Poliandria sekwencyjna – Samica kojarzy się kolejno z kilkoma samcami, często powierzając ich opiece jaja, które składa w krótkich odstępach czasu. Typowa poliandria pociąga za sobą



Wodniczka *Acrocephalus paludicola* gatunek, u którego kopulacja może trwać kilkadziesiąt minut (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)



Schematyczne rozmieszczenie terytoriów myszołowa *Buteo buteo* w Lasach Parczewskich (Buczek et al. 2007)

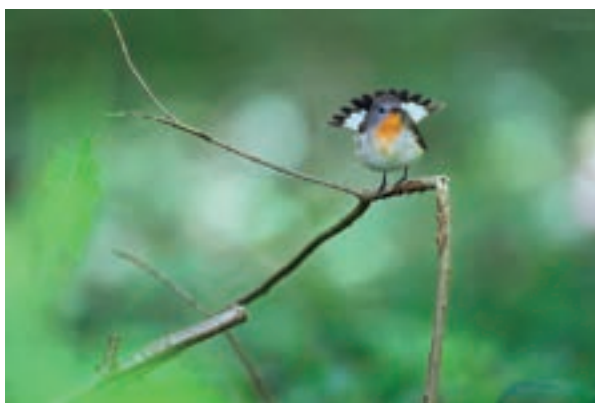


Dzięciół zielony
Picus viridis –
walczące samice
(©Cezary Korkosz/
Cezarykorkosz.pl)

w mniejszym lub większym stopniu odwrócenie ról płci (długoszpony, płatkonogi Phalaropidae, mornel *Eudromias morinellus*, kuliczek plamisty *Actitis macularius*).

Poliandria, jak i inne tego typu systemy kojarzenia występuje bowiem:

- jest „wygodna” – samice kojarzą się z więcej niż jednym samcem, ponieważ koszty odrzucenia innych zalotników są zbyt wysokie.
- korzyści materialne – samice kojarzą się z więcej niż jednym samcem, aby zapewnić potomstwu dostęp do zasobów pokarmowych lub opiekę rodzicielską, rozmaitych partnerów jednej samicy.
- zapewnienie płodności – samice kojarzą się z więcej niż jednym samcem, aby zmniejszyć prawdopodobieństwo, że partner socjalny jest nieplodny.
- korzyści genetyczne – samice kopulują z więcej niż jednym samcem, aby zapewnić sobie wyłącznie korzyści genetyczne, takie jak bar-



Muchołówka mała *Ficedula parva* tokujący samiec (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

dziej zgodne kombinacje genów u potomstwa lub większą heterozygotyczność potomstwa.

Nowoczesne techniki molekularne oparte na badaniu DNA zrewolucjonizowały nasze spojrzenie na systemy rozrodcze ptaków. Od dawna wiadomo, że ptaki często przyjmują mieszane strategie reprodukcyjne (Trivers 1972). W związku z tym w niniejszym opracowaniu ograniczono się do przedstawienia tylko najważniejszych wariantów kojarzenia ptaków. Zarówno samce, jak i samice szukają zazwyczaj kopulacji pozapartnerskich, które mogą dostarczyć świeżego materiału genetycznego. Określenie pokrewieństwa na podstawie technik molekularnych wykazało, że nawet 90% osobników z niektórych populacji tworzy związki pozapartnerskie. „Prawdziwa” monogamia występuje jedynie u mniej niż 25% gatunków, zaś u pozostałych 75% pisklęta z kontaktów pozapartnerskich stanowią średnio 11%, a u wróblowych nawet 25%. W jednym gnieździe może być wychowywane potomstwo pochodzące od kilku samców. Bardziej „niewierne” są np. potrzosy *Schoeniclus schoeniclus* – 55% piskląt w niektórych populacjach pochodzi spoza związku socjalnego, a takie przypadki stwierdzono aż w 86% gniazd (Dixon et al. 1994, Griffith et al. 2002). U modraszki *Cyanistes caeruleus* w 40% lęgów przynajmniej jedno pisklę pochodziło z kojarzenia pozapartnerskiego (Westneat i Stewart 2003). Partner socjalny samicy może wychowywać pisklęta, które nie są jego potomkami, samica zaś może uzyskać pomoc samca niesocjalnego, zabezpieczyć się przed nieplodnością partnera socjalnego i mieć jak największe korzyści genetyczne w po-



Kolonia pingwinów królewskich *Aptenodytes patagonicus* na Falklandach (©Graham Canny/Flickr.com)



Kolonia oknówki *Delichon urbicum* w warunkach naturalnych (©Thomas Grimm)

staci „dobrych genów”. Możliwe, że kojarzenia pozapartnerskie wynikają z silnego nacisku selekcyjnego na samce, by przekazały swoje geny jak największej liczbie samic poza własną parą (Westneat i Stewart 2003). Z drugiej strony ptaki narażone są na większy stres, spotykają się z agresją ze strony partnerów socjalnych, a duże ilości energii zużywane są na szukanie okazji do kopulacji, co może doprowadzić do zmniejszenia opieki nad własnym potomstwem lub utraty gniazda; istnieje także ryzyko zarażenia pasożytami lub innymi chorobami (Seress et al. 2007).

Dzierzba czarnoczelna *Lanius minor* to bliski krewniak srokosza *Lanius excubitor*, który używa pożywienia jako prezentu w trakcie zalotów. Wtargnięcia na terytorium przez samce, które aktywnie poszukiwały EPC, były siedmiokrot-

nie częstsze w okresie płodności samicy. W tym okresie samiec rezydent prawie nie odstępował partnerki, spędzając prawie 80% czasu w promieniu do 50 metrów od niej. Był też szczególnie agresywny wobec samców-intruzów, atakując ich i przeganiając (Valera et al. 2003). Badacze ci przeprowadzili inny eksperyment – schwytali samice w okresie płodności i usunęli je z ich terytoriów na godzinę. Następnie wypuszczali je na sąsiednie terytorium, tak aby po powrocie do socjalnego samca wydawało się, że odwiedziły sąsiada. Samce reagowały na tę pozorną niewierność karząc partnerkę, atakując ją, a w wielu przypadkach agresywnie wymuszając kopulację. Nie miało to jednak miejsca, jeśli samice usuwano poza okresem płodnym (na przykład podczas inkubacji lub wychowywania piskląt).



Cietrzew *Lyrurus tetrix* tokujący samiec (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

Ochrona przez samce i „karanie” samic jest skuteczną strategią w przypadku tego gatunku, lęgi bowiem o mieszanym ojcostwie są niezwykle rzadkie (Valera et al. 2003).

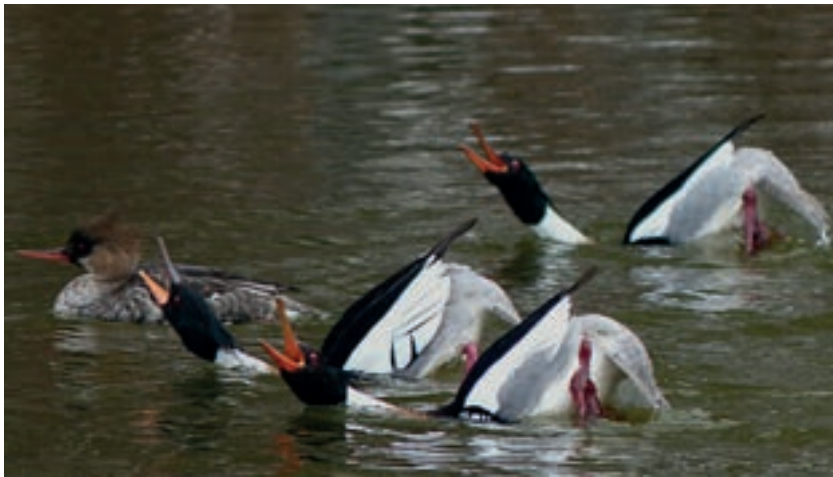
W obrębie jednej populacji pokrzywnicy *Prunella modularis* możliwe jest istnienie monogamii genetycznej, monogamii socjalnej, poligynii, poliandrii, a nawet poligynandrii. Głównym czynnikiem zaistnienia któregoś z tych systemów jest konflikt płciowy, tj. konflikt interesów samców i samic. Płci utrzymują niezależne, ale zachodzące na siebie terytoria w zależności od ilości dostępnego pokarmu. Schemat nakładania się terytoriów definiuje zróżnicowanie więzi w parach. Tam gdzie pokarmu jest wiele, rewir samca może nachodzić na mniejsze terytorium jednej (monogamia) lub dwóch (bigamia) samic. Jednak w rewirach gdzie pokarmu jest niewiele i samce nie są w stanie zapewnić samicom i ich pisklętom odpowiednich warunków, samice zajmują duże terytoria, które pokrywają się z terytoriami dwu (niesparowanych) samców. Takie samice wychowują średnio najwięcej piskląt, gdyż pomagają im dwa samce. Samice takie zabiegają o kopulacje obu samców, zwiększając zaangażowanie każdego z nich w opiekę nad pisklętami. Bardziej złożone grupy mogą składać się z dwóch lub więcej samic oraz dwóch lub więcej samców, w zależności od układu ich terytoriów żerowiskowych. Przyjmując monogamię genetyczną i socjalną jako punkt wyjścia, samce i samice odnoszą równe korzyści – wychowują w obu przypadkach po 5 młodych. Jednak samica może poprawić tę sytuację, jeśli przekona drugiego samca do dołączenia do grupy

poliandrycznej – wychowa wówczas średnio 6,7 pisklęcia, a drugi samiec także skorzysta, gdyż zamiast nie mieć żadnego, spłodzi 3 pisklęta. Samice pokrzywnicy regularnie zalecają się do samców, próbując w ten sposób odnieść korzyści. Jednak taki układ wyraźnie nie jest korzystny dla samca alfa; zamiast wychować 5 piskląt, wychowa on średnio ich tylko 3,7. Samce alfa za wszelką cenę starają się zatem odpędzić inne samce. Podobny stan rzeczy ma miejsce w przypadku samców, które mogą osiągnąć znacznie lepsze wyniki, jeśli przekonają inną samicę do przyłączenia się do grupy poligynicznej, a jeśli poliandria jest nieunikniona, to próbują przyciągnąć jeszcze inną samicę, co zmieniłoby grupę poligyniczną w poligynandryczną; w tej sytuacji samiec przynajmniej nic nie traci (Gill i Prum 2019).

Samice kuliczka plamistego *Actitis macularius* są większe o 25%, bardziej jaskrawo ubarwione i bardziej agresywne od samców. Konkuruje o terytoria, na które zwabiają kolejne samce, które utrzymują małe rewiry w obrębie terytorium samicy i opiekują się lęgiem. Samice bronią swych dużych terytoriów lęgowych i walczą o wolne samce. Początkowo samice łączą się w pary monogamiczne i wiele z nich (ale nie wszystkie) dzieli się obowiązkami rodzicielskimi. W miarę jak na tereny lęgowe przybywają kolejne samce, samice zaczynają o nich konkurować. Sukces reprodukcyjny samicy wzrasta wraz z jej zdolnością do pozyskiwania dodatkowych, nawet 5, samców. Każdy samiec przejmuje większość opieki rodzicielskiej. Inkubuje swój lęg i broni terytorium przed innymi samcami oraz opiekuje się potomstwem. Jedna samica składa



Żuraw *Grus grus* – tokująca para ptaków (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)



Zaloty tracza nurogęsi *Mergus merganser* (©Ken Mattison/Flickr.com)

po 4 jaja do 5 gniazd, po kopulacji z 3 samcami w ciągu 43 dni; masa tych jaj czterokrotnie przewyższyła masę jej ciała. Sporadycznie ostatnim lęgiem może zajmować się samica (Stempniewicz 1996). Ojcostwo pozapartnerskie dotyczy około 10% młodych kuliczek. Mieszane ojcostwo jest wynikiem zapłodnienia przez spermę, którą samice przechowują od swoich innych partnerów. Mogą przechowywać spermę nawet przez miesiąc i używają jej do zapłodnienia niektórych jaj z późniejszych zniesień.

U piecuszka *Phylloscopus trochilus* przy wysokich zagęszczeniach częstotliwość kojarzeń

pozapartnerskich była wyższa nawet o 33% niż w latach o optymalnym zagęszczeniu (Neudorf 2004). U kolonialnych alczyków *Alle alle* stwierdzono, iż 60% ptaków jest zaangażowanych w pozamałżeńskie próby kopulacji, ale tylko 10% samców podjęło kopulację, a jedynie u 2% doszło do faktycznej kopulacji (Wojczulanis-Jakubas et al. 2008). Sójki syberyjskie *Perisoreus infaustus* żyją w grupach rodzinnych, jak i niespokrewnionych ptaków, co stwarza warunki do kopulacji pozapartnerskich. Badając dużą liczbę piskląt, bo aż 1029, nie stwierdzono ani jednego pisklęcia pochodzącego z kontaktów pozamałżeńskich.



Dubelt *Gallinago media* – tokujący samiec (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)



Głuszczyk *Tetrao urogallus* – to-
kujący samiec (©Mateusz Ma-
tysiak/Fotomatysiak.pl)

Takie wyniki spotykano także u innych gatunków z rodziny Corvidae (Gienapp i Merila 2010).

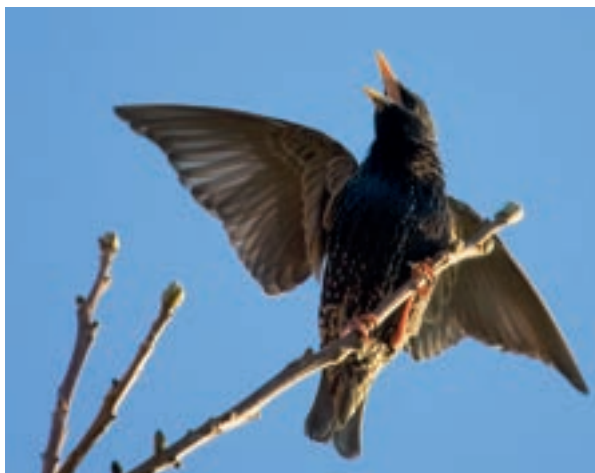
U wróbla *Passer domesticus* tylko 8–10% piskląt pochodziło z zapłodnień pozapartnerskich, zaś u mazurka *Passer montanus* było to 9–10% piskląt, a w 21–25% zniesień przynajmniej jedno pisklę miało ojca spoza pary socjalnej (Seress et al. 2007); u skowronka *Alauda arvensis* do 20% piskląt pochodzi z kopulacji pozapartnerskich – takie przypadki stwierdzono w 27% zniesień (Hutchinson i Griffith 2008); u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca* było to 16% (Sheldon i Ellegren 1999).

Do najważniejszych czynników sprzyjających kojarzeniom pozapartnerskim należą (Gienapp i Merila 2010): wysokie zagęszczenie lokalnej populacji, stadny system rozrodczy, synchronizacja lęgów. Poza tym znaczącą rolę odgrywa wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo, np. u kaczek, które obejmować może do 40% zniesień (Stawarczyk 1995).

Systemy rozrodcze są zróżnicowane nawet w obrębie najbliższych spokrewnionych gatunków. Analiza przeprowadzona przez Dyrca (1986) oraz Dyrca i Borowiec (2006) wykazała w obrębie niewielkiej grupy – 31 gatunków z rodzaju



Rybitwa wielkodzioba *Hydroprogne caspia* (©Andrew Redling/Flickr.com). Samiec karmiący samicę to jeden z elementów zachowania przedkopulacyjnego lub trakcie kojarzenia się pary.



Śpiewający szpak *Sturnus vulgaris* (©Jurgenz/Flickr.com). Wzrost ilości testosteronu samców powoduje wiosną zmianę koloru dzioba z czarnego na żółty oraz silnie pobudza do śpiewu (Ridder et al. 2002)



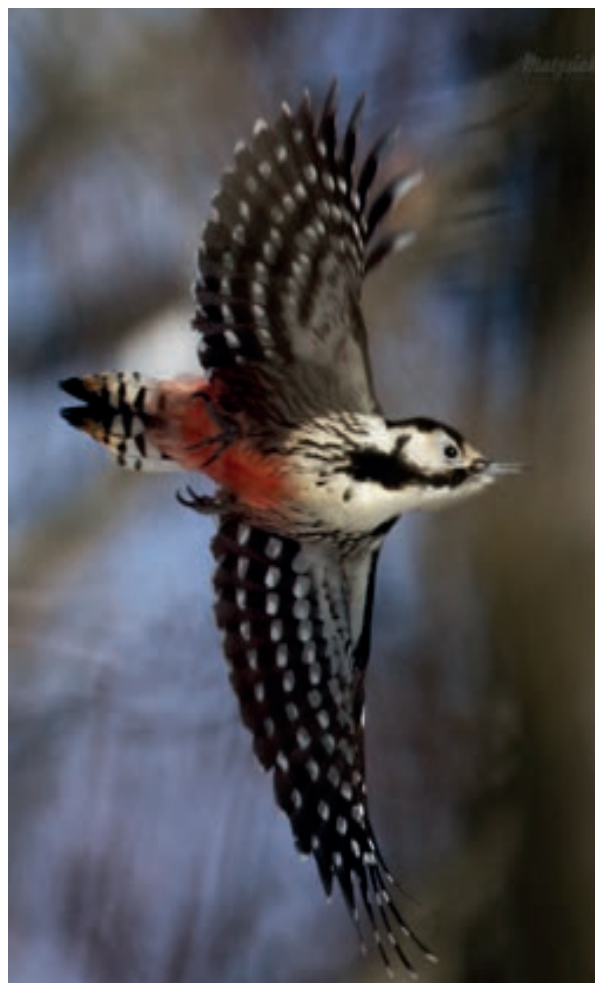
Śpiewający kos *Turdus merula* (©Duncan/Flickr.com)

Acrocephalus (rodzina Sylviidae) – całą gamę systemów rozrodczych: od monogamii genetycznej po promiskuityzm. U trzcinniczka *Acrocephalus scirpaceus* stwierdzono zdecydowaną monogamię i tylko 6% piskląt mogło pochodzić z kopulacji pozapartnerskich; samiec pilnuje jednak samicy, nie odstępując jej „ani na krok”. U trzciniaaka *Acrocephalus arundinaceus* stwierdzono wysoki udział związków poligicznych (zwykle 2, rzadko 3 samice), który może obejmować do 40% wszystkich samców w lokalnej populacji. Samiec pomagał w karmieniu piskląt pierwszej samicy, rzadko – i to w bardzo małym stopniu – w gnieździe drugiej samicy. U wodniczki *Acrocephalus paludicola* system rozrodczy jest unikatowy w świecie ptaków, jest to swoista odmiana promiskuityzmu; samce nie biorą ogóle udziału w cyklu lęgowym, a wszystkie czynności, włącznie z obroną terytorium, spadają na samice. Spośród 64 badanych gniazd w 78% piskląta miały więcej niż jednego ojca, z tego w 4 gniazdach aż po pięciu różnych ojców. Samce także mają wiele partnerek i mogą w sezonie spłodzić do 8 piskląt.

U osobników ponad 150 gatunków zaobserwowano pewne formy zalotów do tej samej płci (MacFarlane et al. 2010). U większości tych gatunków takie zaloty są rzadkością, ale albatrosy ciemnonocice *Phoebastria immutabilis*, lęgające się na Oahu i innych wyspach Hawajów, są tu wyjątkiem: ponad 30% gniazd zajmuje wyłącznie para dorosłych samic (Young et al. 2008). Pary samic mogą pozostawać ze sobą przez długi okres, przy czym rekord osiągnęły dwie samice, które były związane przez co najmniej 19 kolejnych lat.

STRUKTURA WIEKOWA POPULACJI LĘGOWEJ

U ptaków wróblowych, ze względu na znaczną śmiertelność, możliwości wyboru partnera



Dzięcioł białogrzbisty *Dendrocopos leucotos* w okresie lęgowym (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl). Dzięki urządzeniom GPS ustalono, że w Pirenejach młode mogą przebywać w grupach rodzinnych nawet 22 tygodnie po opuszczeniu gniazda (Campion et al. 2020), czego do tej pory nie obserwowano.

w innym wieku niż własny są stosunkowo ograniczone, choć np. u kłaskawki *Saxicola rubicola* na wyspie Jersey – z 7 kontrolowanych par, 4 były parami ptaków równoletnich (Johnson 1971). U gatunków żyjących dłużej różnice wiekowe są większe, np. u mewy trójpalczastej *Rissa tridactyla* – 52% par to pary w równym wieku, u 20% par wiek samca i samicy różnił się o jeden rok (Coulson 1972). U bogatki *Parus major* 68% jednorocznych samic tworzyło parę z jednorocznym samcem; zaś u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca* 62% jednorocznych samców i 54% jednorocznych samic tworzy pary z jednorocznym partnerem, ponadto 40% dwuletnich samców i 41% dwuletnich samic tworzy związki z dwuletnim partnerem. Średnio w badanej populacji 40% par tworzyły ptaki w tym samym wieku, 35% – samce z starszymi samicami i 25% samice z starszymi samicami (Berndt i Sternberg 1971). Stare, 12–18-letnie mewy kalifornijskie *Larus californicus* produkują 1,5 młodych rocznie, natomiast młodsze – tylko 0,8 młodych/rok (Pugesek 1981).

STAŁOŚĆ ZWIĄZKÓW

W powszechnej opinii niektóre gatunki ptaków tworzą związki, które trwają przez całe życie, ale u większości gatunków pary często

rozpadają się między sezonami lęgowymi lub nawet w ich trakcie. U wielu gatunków stwierdzono monogamię socjalną trwającą wiele lat z rzędu, np. u bociana białego *Ciconia ciconia*, łabędzia niemego *Cygnus olor*, ostrygojada *Haematopus ostralegus*, rycyka *Limosa limosa*. U gołębia skalnego *Columba livia* w Manchesterze pary trzymały się zawsze razem, a zmiana partnerów następowała dopiero po śmierci partnera; u języka *Apus apus* 65 par tworzyło związek przez 2–4 lata, a 27 par przez 5–12 lat, zaś u kominiarczyka amerykańskiego *Chaetura pelagica* jeden samiec w ciągu 10 lat tworzył parę z 6 różnymi samicami (Payevsky 1985). U gatunków wróblowych dłuższe związki, ze względu na dużą śmiertelność, są rzadkie, ale związki dożywotnie notowano u mazurka *Passer montanus*, wieloletnie – u sikory bogatki *Parus major* (Gill 2007).

U gatunków wyprowadzających więcej niż jeden lęg w sezonie do zmiany partnera między lęgami dochodzi zwłaszcza wtedy, gdy pierwszy lęg uległ zagładzie. W takiej sytuacji najczęściej rozpadają się związki ptaków młodych.

NIEŁĘGOWE PTAKI

W każdej populacji lęgowej występuje pewna frakcja niełęgowych osobników, które utrzymują jednak terytorium i wykazują zachowanie



Kopulująca para żołą *Merops apiaster* (©Artur Gerersdorf). Kopulacje rozpoczynają się kilka dni po skojarzeniu pary, zwykle na gałęzi. Samica kładzie się prawie poziomo na gałęzi, sam akt trwa do 10 sekund. Częstotliwość karmienia samicy gwałtownie wzrasta po wykopaniu nory, tj. na kilka dni przed rozpoczęciem składania jaj, rzadko utrzymują się dłużej niż 2 dni po złożeniu ostatniego jaja. Jednak silna więź między parą trwa przynajmniej do początku jesiennej migracji.



Modraszka *Cyanistes caeruleus* – samiec z intensywnie ubarwionym czubkiem (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

rozrodcze. Uchwycenie wielkości takiej frakcji jest niezwykle trudne (Lenda et al. 2012 i zawarty tam przegląd literatury). W populacji bogatki *Parus major* pod Sankt Petersburgiem na początku sezonu rozrodczego było 3–4% bezzennych osobników, ale w drugiej połowie sezonu już 40–60%, pochodzących spośród tych ptaków, które nie przystąpiły do drugiego lęgu, lub których partner stracił życie (Payevsky 1985). U bocianów białych *Ciconia ciconia* frakcja osobników niełęgowych wynosi do 19% całej lokalnej populacji (Mrugasiewicz 1972); u puszczyka uralskiego *Strix uralensis* niesparowane osobniki, zwłaszcza w lata bez gryzoni, mogą stanowić nawet 87% populacji, ale w „zwykłe” lata nie gniazduje jedynie około 35% populacji (Lundberg 1981); u zięby *Fringilla coelebs* tylko 3,4% samic na Mierzei Kurońskiej nie miało plamy lęgowej (Payevsky 1985), zaś u skowronka *Alauda arvensis* około 10% samców to osobniki niesparowane (Deliuss 1965).

Jako niełęgowe wiele częściej notuje się samce, które z reguły są osobnikami pierwszorocznymi. U krogulca *Accipiter nisus* południowej Szkocji prawie wszystkie osobniki niełęgowe były ptakami jednorocznymi; u kani czarnej *Milvus migrans*, średni wiek ptaków niełęgowych wynosił 2,4 roku, ptaków terytorialnych 6,8 roku. Ptaki niełęgowe, w porównaniu do ptaków terytorialnych, są bardziej mobilne, mają rozległe rewiry i penetrują różnorodne siedliska (Lenda et al. 2012).

DOJRZAŁOŚĆ PŁCIOWA

Większość gatunków europejskich ptaków rozpoczyna rozmnażanie mniej więcej w rok po urodzeniu, tj. następnej wiosny, a pisklęta pojawiają się dokładnie w rok po urodzeniu się rodziców. Duże ptaki generalnie dojrzewają po kilku latach, a albatrosy, kondory, niektóre pingwiny po raz pierwszy rozmnażają się dopiero 8–12 latami po urodzeniu, np. albatros królewski *Diomedea epomophora* najwcześniej gniazduje w 11 roku życia (Skutch 1976).

Sokoły wędrowne *Falco peregrinus*, które zwykle lęgną się w 3 roku, tylko rzadko przystępują do lęgu już w pierwszym roku życia. Jednoroczne samice, gdy stworzą parę ze starszym, doświadczonym samcem, mają szansę wyprowadzić młode, ale gdy połączą się z młodym, para z reguły nie notuje sukcesu gniazdowego (Gill 2007). Bywa, że samce w pierwszym roku życia są gotowe do rozrodu, ale z jakichś przyczyn nie tworzą par i muszą czekać kilka lat, zanim znajdą samicę. „Opóźnione” dojrzewanie notowano powszechnie wśród amerykańskich gatunków ptaków wróblowych (Gill 2007). Badania nad szpakami *Sturnus vulgaris* prowadzone w Belgii wykazały, że jednoroczne samce z reguły nie próbują przystępować do rozmnażania, ale 68% jednorocznych samic podejmuje takie próby (Verheyen 1969).

Liczba lęgów

W strefie umiarkowanej ptaki o dużej masie ciała wyprowadzają jeden lęg w roku; ptaki wróblowe zwykle 2–3 lęgi, bardzo rzadko 4 – np. szczygły *Carduelis carduelis*, makolągwy *Linaria cannabina*, wróble *Passer domesticus*. Sporadycznie, np. u zimorodka *Alcedo atthis*, stwierdzono 5 prób lęgów, w tym w trzech przypadkach ptaki wyprowadziły młode, w dwóch lęg uległ zniszczeniu (łącznie samica zniosła w ciągu jednego sezonu 33 jaja). Taki wysiłek reprodukcyjny jest niezwykle wymagający dla rodziców i silnie wpływa na kondycję ptaków. Zazwyczaj osobniki takie nie dożywają następnego sezonu rozrodczego (Rubáčová i Melišková 2020).

Aby wyprowadzić w sezonie jak najwięcej potomstwa, lęgi niektórych gatunków „zachodzą” na siebie. U mysikrólika *Regulus regulus* samiec samotnie buduje już drugie gniazdo, kiedy samica zajmuje się jeszcze lęgiem w pierwszym. Po wykluciu pierwszych piskląt samica przenosi się do drugiego gniazda, gdzie składa i wysiaduje jaja, a w tym samym czasie samiec opiekuje się pisklętami z pierwszego lęgu. Zdarza się, że w obu gniazdach znajdują się pisklęta, ale samiec prawie zawsze opiekuje się starszymi młodymi. Gdy pisklęta z pierwszego lęgu uzyskają samodzielność, samiec w pełni uczestniczy w wychowaniu piskląt z drugiego zniesienia (Cramp i Simmons 2004).

Liczba lęgów uzależniona jest od szerokości geograficznej. U śpiewaka *Turdus philomelos* między 40–45 stopniem szerokości geograficznej północnej notuje się 2–3 lęgi, zaś między 60–65° tylko 1–2 lęgi, ale między 67–70° już tylko jeden lęg (Haartman 1971). U rodzimej jaskółki dymówki *Hirundo rustica*, ponad 65% par przystępuje do drugiego lęgu, a do trzeciego tylko 1–3% par (Turner 2010). Ptaki gatunków pojawiających się późno zwykle wyprowadzają jeden lęg, np. wilga *Oriolus oriolus*, ale kapturka

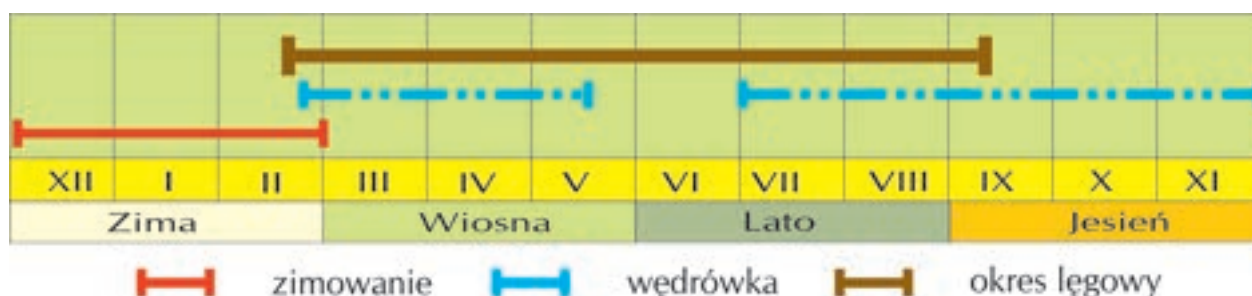
Sylvia atricapilla czy cierniówka *Curruca communis* w tym samym okresie wyprowadzają po dwa lęgi (Cramp i Simmons 2004).

Do drugiego lęgu przystępują nie wszystkie pary. Normalnie tylko 5–11% trzciniaków *Acrocephalus arundinaceus* i trzcinniczek *Acrocephalus scirpaceus* przystępuje u nas do drugiego lęgu (Dyrz 1981). U bogatki *Parus major* w Holandii, w lasach liściastych, drugi lęg złożyło 16–45% par, zaś w drzewostanach iglastych – 27–100% par (Kluijver 1951); na Mierzei Kurońskiej od 5 do 44% (Payevsky 1985).

Większość ptaków zakłada lęgi po utracie pierwszych, jednakże wiele gatunków składających 1 lub 2 jaja nie złoży ich ponownie, jeśli wykluły się już pisklęta. Mewy składają jaja zastępcze tylko wtedy, gdy zniesienie zostanie zniszczone, zanim samica zdąży złożyć dwa lub więcej jaj. Ptaki szponiaste powtarzają lęgi tylko wtedy, gdy jaja ulegną zniszczeniu we wczesnej fazie ich inkubacji. Kuropatwa *Perdix perdix* może powtarzać lęg kiedy straci nawet całe zniesienie.

Różnice występują również w sposobie, w jaki różne ptaki określają, że złożyły „kompletne” lęgi; niektóre gatunki zdają się przy „liczeniu” jaj polegać na wzroku, gdy inne na dotyku (plama lęgowa) (Gill i Prum 2019). Złożenie lęgu zastępczego wymaga, by system hormonalny samicy ponownie przestawił się na tryb składania jaj, a to u większości wróblowych wymaga 5–8 dni, a u ptaków o większej masie ciała jeszcze dłuższego czasu.

W Czechach w ostatnim stuleciu przyspieszeniu uległ o 3–4 dni termin rozrodu u gąsiorka *Lanius collurio*, co koreluje z wzrostem temperatury w maju (Husek i Adamik 2008), choć w Polsce jeszcze nie stwierdzono takiego procesu (Tryjanowski 2002). U nurzyka polarnego *Uria lomvia*, pomimo iż w trakcie 20 lat nastąpił wzrost temperatury w miejscu zajmowanym przez kolonię tych ptaków, który powoduje przyspieszenie pęknięcia lodu o 17 dni, to termin składania jaj przyspieszył u tego gatunku tylko



Ogólny schemat cyklu życia ptaków w Polsce



Śpiewak *Turdus philomelos* (©Artur Gerersdorf)

o 5 dni. Badania te wspierają ideę, że niedopasowanie cykli lęgowych ptaków do szczytów obfitości pokarmu jest ważną konsekwencją globalnych zmian klimatycznych (Gaston et al. 2009).

Dokarmiane samice pustulki *Falco tinnunculus* składały jaja o 10 dni wcześniej od samic z grupy kontrolnej. Jednak analiza tego zjawiska na przestrzeni kilku sezonów połączona z analizą naturalnej dostępności pokarmu wykazała, że efekt przyspieszenia obserwowany u par podlegających eksperymentowi nie jest stały. Wahał się on aż od 21 dni, w latach „najgorszych” pokarmowo do niezauważalnego w szczycie liczebności gryzoni (Meijer et al. 1988). Wśród mew wyniki takich eksperymentów nie są jednoznaczne i w większości przypadków dokarmianie nie miało wpływu na przyspieszenie rozpoczęcia sezonu lęgowego (Różycki 2014).

Okres rozrodczy

Większość ptaków rozmnaża się w ściśle określonym czasie. Głównym czynnikiem powodującym rozpoczęcie rozrodu u ptaków jest długość dnia, czyli działa tu fotoperiodyzm. Poprzez wyszukany łańcuch zmian fizjologicznych w ciele ptaka, długość dnia „informuje” większość ptaków o porze roku. Jednak bodźcem startowym dla większości ptaków do przystąpienia do rozrodu jest odpowiednia obfitość pokarmu.

W cyklu rocznym w strefie umiarkowanej to w okresie lęgów ptaki potrzebują największej ilości pożywienia. Ptaki synchronizują okres składania jaj i karmienia piskląt z okresowym występowaniem maksymalnej obfitości pokarmu w danym regionie, np. jaskółki karmią młode późną wiosną i latem, zaś wiele gatunków ptaków szponiastych buduje gniazda już pod koniec zimy, aby zdążyć z karmieniem piskląt wczesnym latem, kiedy są w obfitości ssaki i ptaki, służące za pokarm. Ponadto młode mają czas, aby uzupełnić zapasy tłuszczu przed nadchodzącą wędrówką i zimą. Wiele gatunków gniazdujących w suchych środowiskach, takich jak afrykański wikłacz czerwono-nodzioby *Quelea quelea*, pobudzają do rozrodu obfite deszcze (Cheke et al. 2007).

W Polsce okres rozrodczy ptaków trwa od marca do końca sierpnia, ale największe nasilenie lęgów przypada na maj i czerwiec. Jednak najwcześniejsze lęgi można znaleźć już w lutym (np. u kruka *Corvus corax*, puszczyka *Strix aluco*) lub jeszcze pod koniec września (np. u szczygła *Carduelis carduelis*).

Większość gatunków tropikalnych ma znacznie dłuższy sezon lęgowy niż gatunki ze strefy umiarkowanej. Tropikalne ptaki lądowe często mogą składać jaja przez okres czterech lub więcej miesięcy (a czasami przez cały rok), podczas gdy w strefie umiarkowanej ptaki składają jaja



Krzyżodziób sosnowy *Loxia pytyopsittacus* (po lewej) i krzyżodziób świerkowy *Loxia curvirostra* (po prawej) – gatunki mogące rozmnażać się przez cały rok, bez względu na porę roku (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

zazwyczaj w okresie krótszym niż 2 miesiące, zaś arktyczne – zazwyczaj w okresie krótszym niż miesiąc.

Wśród ptaków morskich albatros wędrowny *Diomedea exulans* opiekuje się młodymi przez 278–303 dni, jeżeli do tego dodamy około 11 tygodni wysiadki i 2–3 tygodnie na budowę gniazda oraz zaloty, to cały cykl reprodukcyjny trwa sporo ponad 1 rok. Dlatego ptaki tego gatunku rozmnażają się co dwa lata, co jest rekordem wśród ptaków (Lindsey 2008).

Kilka gatunków ptaków odżywiających się nasionami wyewoluowało w ten sposób, aby uniknąć regularnych sezonów lęgowych. Chociaż rozmnażają się najczęściej wiosną i latem, to gołębie skalne *Columba livia* w wielu miastach na całym świecie mogą rozmnażać się przez cały rok, bazując na zróżnicowanej diecie złożonej z nasion i odpadków miejskich. Krzyżodzioby świerkowe *Loxia curvirostra* gniazdujące na półkuli północnej rozpoczynają rozmnażanie, gdy dostępne są zasoby zarodniczego pokarmu — nasiona sosny i świerka. Ponieważ dostęp do nasion tych gatunków jest bardzo zróżnicowany, w zależności od położenia wewnątrz zasięgów obu drzew i od roku, krzyżodzioby mogą rozmnażać się, gdy tylko znajdą odpowiednią ilość pożywienia (Hahn 1995), bez względu na porę roku. W związku z tym krzyżodzioby muszą ponosić koszty utrzymania swoich systemów rozrodczych przez cały rok. Natomiast większość ptaków, szczególnie tych żyjących w silnie sezonowych środowiskach, wyłącza swój system rozrodczy w okresie pozalęgowym. Amerykański czyżyk złotawy *Spinus tristis* karmi swoje młode prawie wyłącznie nasionami ostu, dlatego też gatunek ten odbywa lęgi w połowie lata, kiedy nasiona ostu dojrzewają, a nie wcześniej wiosną (Lovette i Fitzpatrick 2016).

TERYTORIALIZM

Praktycznie wszystkie ptaki w okresie lęgowym utrzymują terytorium, tj. obszar, którego bronią przed innymi osobnikami własnego gatunku, rzadziej – także innych gatunków. Można wyróżnić w sezonie rozrodczym terytorium gniazdowe, żerowiskowe, jak również terytorium, na którym odprawiane są gody i zaloty (np. u batalionów *Calidris pugnax*, cietrzewi *Lyrurus tetrix*). Rewir ma zapewnić wystarczającą ilość pożywienia, bezpieczeństwo, musi też mieć korzystny mikroklimat (temperatura, wilgotność, światło).

Mimo, że obrona terytorium jest kosztowna – wymaga czasu, energii, to korzyści płynące z tej obrony zwykle przewyższają nakłady. Wielkość zasobów pokarmowych w obrębie terytorium często wpływa na wybór jakiegoś samca i późniejszy sukces lęgowy. Dlatego samce wielu gatunków bronią dużych, bogatych w pokarm terytoriów, aby przyciągnąć jedną lub więcej samic i zapewnić wystarczającą ilość pokarmu do wychowania piskląt. Czasami ptaki niektórych gatunków, aby zdobyć sąsiadujący



Fragment kolonii gawronów *Corvus frugilegus* (©Józef Hordowski)



Kolonia głuptaka australijskiego *Morus serrator* – terytorializm ograniczony jest do obrony gniazda (©Follash/Wikimedia Commons)

rewir, posługują się wyrafinowanymi środkami przemocy. Strzyżyk błotny *Cistothorus palustris*, jak i strzyżyk śpiewny *Troglodytes aedon* systematycznie przebijają jaja konkurentów i innych potencjalnych oponentów w miejscu gniazdowania (Gill i Prum 2019).

Terytorium gniazdowe ogranicza się do pewnej przestrzeni wokół gniazda, którego ptaki ściśle bronią. W przypadku ptaków kolonijnych (np. u mew, rybitw, pingwinów) jest to obszar w najbliższym otoczeniu gniazda, w przypadku małych wróblowych może mieć powierzchnię 0,2–2 ha, zaś duże ptaki szponiaste czy bociany czarne *Ciconia nigra* bronią rewirów o powierzchni kilkudziesięciu kilometrów kwadratowych. W miejscach zasobnych w pokarm terytoria są znacznie mniejsze niż na terenach ubogich w pokarm.

Aby zminimalizować potrzebę kontaktu fizycznego w ramach obrony terytorium, ptaki wykształciły w trakcie ewolucji sygnały ostrzegające wobec potencjalnych intruzów. Do najbardziej znanych należą u ptaków terytorialnych, pieśni samców, którymi sygnalizują zajęcie terytorium. Jeżeli śpiew nie wystarcza do obrony rewiru, może dojść do pościgów, rzadko walki bezpośredniej. „Właściciele” terytoriów zwykle wygrywają spo-

tkania z intruzami. Puchacz *Bubo bubo* ostrzega ewentualnych konkurentów białą plamą na gardle, którą pokazuje w trakcie wydawania głosu, jak i wtedy, gdy jest zaniepokojony, ponadto zostawia ślady kału w miejscach widocznych, np. na słupach, suchych drzewach czy skałach, co jest typowym znakowaniem terytorium (Penteriani i Delgado 2008). Ptaki osiadłe często bronią rewirów także po sezonie rozrodczym, czynią tak np. bieliki *Haliaeetus albicilla*, orły przednie *Aquila chrysaetos*, myszołowy (Gill i Prum 2019).

Terytorium żerowiskowe jest zwykle znacznie większe od rewiru gniazdowego. Spotykane jest u ptaków szponiastych, np. u orła przedniego *Aquila chrysaetos*, orlika *Clanga pomarina*, czy u bociana czarnego *Ciconia nigra*. Ptaki tych gatunków mogą polować na obszarze kilkudziesięciu kilometrów kwadratowych

Ptaki bardzo często wracają na teren ubiegłorocznego rewiru. Dzięki znakowaniu ptaków wiadomo, że mewy siwe *Larus canus* są wysoce przywiązane do gniazdowania na tych samych wyspach, często w tych samych miejscach (Różycki 2014).

Oprócz samców monoterytorialnych występują także samce politerytoriałne (u europejskich gatunków do 40% to gatunki politerytoriałne), tj.

mające więcej niż jeden rewir. Większość gatunków, które są polityterytorialne, to długodystansowi migranci oraz ptaki gniazdujące w znacznym zagęszczeniu (Moller 1986). U cierniówki *Curruca communis*, jak i muchołówki małej *Ficedula parva*, niektóre samce mogą są polityterytorialne. Cierniówki takie wykazują wyższą aktywność głosową w porównaniu ze sparowanymi samcami, które na etapie karmienia piskląt śpiewają rzadko (Szymański 2010). W Puszczy Białowiejskiej w różnych latach udział polityterytorialnych samców muchołówki małej *Ficedula parva* wahał się od 0% do 13,6%, a odległość między terytoriami tego samego samca wahała się od 150 do 750 metrów (Mitrus i Soćko 2005).

Kolonie gniazdowe

Korzyści, jakie przynosi ptakom kolonijne gniazdowanie, mogą być następujące (Collias i Collias 1984): łatwiejsze wyszukiwanie źródeł pokarmu; wspólna obrona przed drapieżnikami; pełne wykorzystanie ograniczonego terenu do zbudowania gniazd; wyzwolenie społecznego bodźca do rozmnażania.

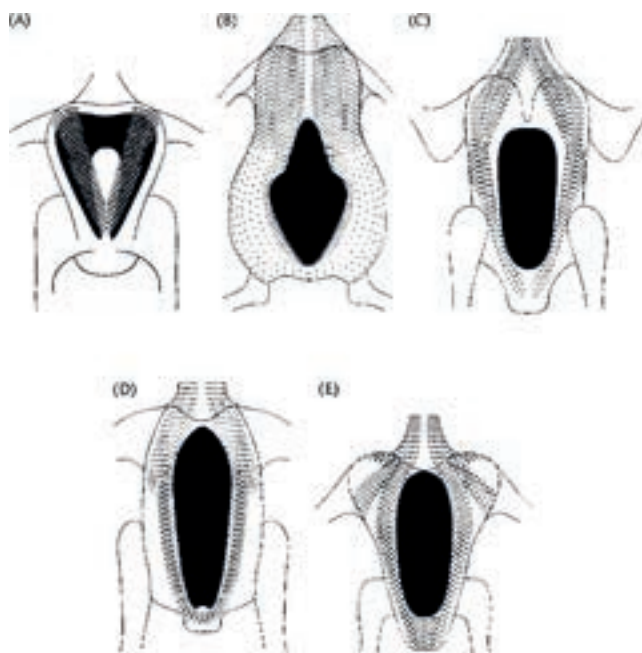
Synchronizacja lęgów umożliwia wyszukiwanie krótkotrwałych i pojawiających się w różnych miejscach źródeł pokarmu, w tym samym czasie przez wszystkie ptaki.

Gniazdowanie w kolonii zmusza ptaki do dalekich lotów w poszukiwaniu pokarmu. Gawrony

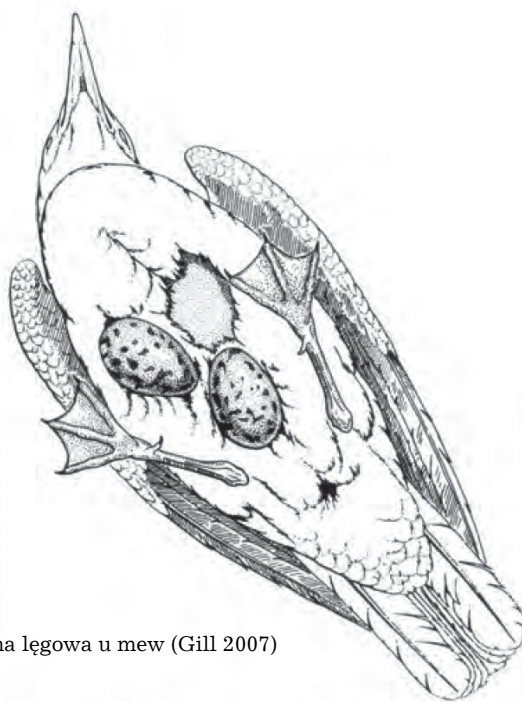
Corvus frugilegus z kolonii złożonej z kilkuset gniazd penetrują obszar w promieniu 4 km wokół niej (Hordowski 2009). Gatunki morskie zwykle latają do 30 km od kolonii, ale albatrosy lecą nawet kilkaset kilometrów. Większość ptaków, zwłaszcza wróblowych, zbiera pokarm w promieniu kilkudziesięciu metrów od gniazda.

Choć ze wspólnego gniazdowania płynie szereg korzyści, to jednocześnie wzrasta wewnątrzgatunkowa agresja, pasożytnictwo jaj, kradzież materiału gniazdowego, konkurencja o najlepsze miejsca do założenia gniazda, ponadto duże skupiska ptaków przyciągają drapieżniki (Collias i Collias 1984).

Spośród około 240 gatunków lęgowych stwierdzonych w Polsce, ponad 6% to gatunki gniazdujące prawie wyłącznie kolonijnie. Do najbardziej typowych należą: gawron *Corvus frugilegus*, śmieszka *Chroicocephalus ridibundus*, czapla siwa *Ardea cinerea*, kormoran *Phalacrocorax carbo*, rybitwy. Wielkość kolonii jest różna. U ptaków morskich sięga dziesiątków, a nawet setek tysięcy gniazd, zaś wśród śródlądowych co najwyżej kilka tysięcy gniazd, zwykle jednak – kilkaset, np. mewa śmieszka na jeziorze Trzebińskim w roku 1998 gniazdowała w kolonii założonej z 6000 par (Pakuła 2005). Z ptaków lądowych w ogromnych koloniach gniazduje obecnie kormoran *Phalacrocorax carbo*. W Kątach Rybackich ich kolonia w okre-



Plamy lęgowe u niektórych ptaków. (A) przepiór kalifornijski *Callipepla californica*; (B) perkoz rdzawoszyi *Podiceps grisegena*; (C) pasówka białobrewa *Zonotrichia leucophrys*; (D) gawron *Corvus frugilegus*; (E) błotniak zbożowy *Circus cyaneus* (Lea i Klandorf 2002)



Plama lęgowa u mew (Gill 2007)

się największego rozkwitu liczyła 11 500 gniazd (Buczma et al. 2011). Dawniej, tj. na początku XX w., znaleziono na Śląsku olbrzymią kolonię gawrona, gdzie naliczono 25 000 gniazd (Pax 1925). Jednakże w porównaniu do największych kolonii ptasich te spotykane w Polsce są niewielkie. Afrykański wikłacz czerwodzioby *Quelea quelea* gniazduje na sawannie w koloniach liczących 2–3 miliony par, na obszarze mniejszym niż 100 ha, zaś na peruwiańskim wybrzeżu kormoran peruwiański *Leucocarbo bougainvillorum* tworzy skupienia liczące do 4–5 milionów ptaków, a zagęszczenie wynosi lokalnie do 12 000 gniazd/0,4 hektara (Gill 2007). Zdarza się, że gatunki typowo kolonialne, jak np. gawron *Corvus frugilegus*, czy czapla siwa *Ardea cinerea*, zakładają gniazda samotnie i z powodzeniem wyprowadzają młode. I odwrotnie – czajka *Vanellus vanellus*, która na ogół lęgnie się samotnie, w odpowiednich warunkach gniazduje semikolonijnie, a gniazda znajdują się w odległości kilku/kilkunastu metrów od siebie. Łabędź niemy *Cygnus olor*, normalnie gniazdujący samotnie, na Jeziorze Łuknajno w roku 1955 – na wyspie o powierzchni 0,4 ha – utworzył kolonię, gdzie lęgło się aż 56 par; ptaki miały tu najmniejsze terytoria lęgowe w skali światowej (Mackowicz et al. 1984).



Kolonia rybitwy białoskrzydłej *Chlidonias leucopterus* w Wielkopolsce (©Michał Radziszewski)

PLAMA LĘGOWA

Charakterystycznym przystosowaniem ptaków do wysiadywania jaj jest rozwój plamy lęgowej. Plama ta stanowi pozbawiony piór fragment brzucha, zwykle silnie ukrwiony, wspomagający ogrzewanie jaj. Proces tworzenia plamy inicjowany jest w okresie budowy gniazda – skóra staje się 2–5 razy grubsza niż w okresie nielegowym, przez co staje się odporna na zranienie, tkanka łączna bardziej się uelastycznia, włókna mięśniowe ule-



Zaloty żolny *Merops apiaster* (©Artur Gerersdorf)

gają redukcji podobnie jak tkanka tłuszczowa; jednocześnie wzrasta ukrwienie; puch, a czasami i pióra wypadają. Rozmiar plamy jest różny u różnych gatunków i zależy od wielkości zniesienia. Różne grupy ptaków mają plamy odmiennych kształtów. Większość ptaków posiada jedną dużą powierzchnię na brzuchu (np. wróblowe), ale ptaki wodne, jak alki czy niektóre siewki, mają dwie plamy – po jednej na bokach brzucha, mewy mają aż trzy plamy (Lea i Klandorf 2002). Strusie czerwonoskóre *Struthio camelus* w ogóle nie mają plamy ani żadnych histologicznych zmian na brzuchu. Jeżeli oboje rodzice wysiadują, plama rozwija się u obojga płci (Gill i Prum 2019).

U niektórych gatunków, jak gęsi oraz kaczek, właściwa plama lęgowa nie występuje. U tych ptaków przed składaniem jaj rozwija się szczególnie obfity puch, który ptak sobie wyrывa i mości nim gniazdo; jest to doskonały środek zapobiegający wychłodzeniu jaj. Głuptaki także nie mają plamy, a jaja ogrzewają szerokimi płetwami nóg (Morgan et al. 2003).

Wielkość plamy jest zazwyczaj skorelowana z liczbą jaj w lęgu. Jeżeli usuniemy złożone jaja, które stymulowałyby obszar nagiej skóry, zatem zabranie impulsu neurologicznego hamującego znoszenie jaj, samica składa jaja bez ustanku. Systematyczne podbieranie jaj sprawia, że wróbel *Passer domesticus* może złożyć do 50 jaj, a jaskółka dymówka *Hirundo rustica* do 19 jaj (Birkhead 2012). U gatunków znoszących stałą liczbę jaj, np. u czajki *Vanellus vanellus*, wielkość plamy lęgowej ani podbieranie jaj nie ma wpływu na wielkość lęgu.

Kiedy ptaki wracają na gniazdo, aby wznowić inkubację, wykonują za każdym razem charakterystyczne ruchy, celem jak najlepszego dopasowania plamy do powierzchni jaj.

ZALOTY I TOKI

Zaloty to czynności wykonywane w celu nawiązania kontaktu z osobnikami płci przeciwnej, utrzymania tego kontaktu oraz ułatwienia kopulacji i wychowania potomstwa (Busse red. 1991). Toki to szczególna forma zalotów, występująca u ptaków, których samce i samice nie tworzą w okresie lęgowym stałych związków oraz u ptaków poligamicznych (np. kuraki, batalion *Calidris pugnax*, drop *Otis tarda*, strepet *Tetrax tetrax*). Toki odbywają się na tzw. tokowisku, gdzie ptaki wykonują tańce i zrytualizowane pokazy. Prawie zawsze to samica wybiera samca (Busse red. 1991).

Większość gatunków ptaków łączy się w pary przed rozpoczęciem sezonu rozrodczego. Do formowania par dochodzi często na zimowiskach, tak jak to ma miejsce u kaczek lub nurów, rzadziej podczas wiosennej wędrówki i po przylocie na lęgowiska. Niektóre gatunki, zwłaszcza o dużej masie ciała, jak ptaki szponiaste, bociany, gęsi gęgawy *Anser anser* czy łabędzie, trwają w związku przez cały rok, a zachowania godowe u nich ma na celu podkreślenie istniejących już między partnerami więzi, a także ich umocnienie.

Wyróżnia się kilka zasadniczych zachowań godowych:

- śpiew – jest jednym z najpowszechniejszych sposobów pozyskania partnera. Ogólnie rzecz



Kopulacja sieweczki rzecznej *Charadrius dubius* (©Artur Gerersdorf)

biorąc, samice preferują taki śpiew samców, który jest trudny do skomponowania. Gdy samce zeberek *Taeniopygia guttata* śpiewają w obecności samicy, mają tendencję do tworzenia piosenek szybszych i bardziej urozmaiconych niż te, które śpiewają, gdy w pobliżu nie ma samic (Woolley i Doupe 2008). Samice kulczyka *Serinus serinus* preferują samce, które wydają głosy o wyjątkowo wysokiej częstotliwości (Cardoso i Mota 2007).

- pokaz – charakterystyczne demonstrowanie, zwykle kontrastowo ubarwionych, fragmentów upierzenia, skóry, jak też przyjmowanie odpowiednich póz i modyfikowanie kształtu ciała; zmiana intensywności odbijania promieniowania ultrafioletowego od pewnych fragmentów upierzenia. U remiza *Remiz pendulinus* samice wybierają częściej samce z większymi ciemnymi paskami przechodzącymi przez oczy niż mające jedynie skromniejszy rysunek. W rezultacie samce z dużymi paskami łączą się w pary szybciej niż mniej ubarwieni rywale (Pogány i Székely 2007). Europejskie samice jaskółki dymówki *Hirundo rustica* za najbardziej atrakcyjne uważają samce z wyjątkowo długimi i symetrycznymi zewnętrznymi sterówkami (Møller 1988). Samce i samice modraszki *Cyanistes caeruleus* wyglądają dla ludzkiego oka prawie tak samo, ale nie dla siebie nawzajem (Anders-

son et al. 1998, Hunt et al. 1998); upierzenie obu płci silnie odbija promienie ultrafioletowe, co sprawia, że ptaki bardziej rzucają się w oczy na tle barw lasu, w którym żyją. Samce mają ponadto błyszczącą fioletową plamę na czubku głowy i podczas zalotów eksponują tę plamę, szczególnie we wczesnoporannym świetle. Zgodnie z procesem doboru płciowego samice preferują samce z najjaśniejszymi plamami na czubku głowy. Najbardziej jaskrawe samice wybierają samce najjaśniej odbijające ultrafiolet. Intensywność koloru plam na głowie wskazuje na vitalność samca, prognozując jego przeżycie do następnego sezonu lęgowego (Sheldon i Ellegren 1999). Co jeszcze bardziej zaskakujące, w lęgu rośnie liczba samców proporcjonalnie do zdolności odbijania promieniowania UV jaką wykazują ich partnerzy. Samice zaburzają tym samym równowagę płci u swoich młodych, aby faworyzować najlepsze samce. Eksperymentalne maskowanie „korony” samic eliminuje tendencję do faworyzowania męskiego potomstwa (Foerster et al. 2003, Hegyi et al. 2007).

- taniec godowy – popisy taneczne polegające na wykonywaniu rytualnych ruchów, podskoków, rozkładaniu skrzydeł itd. Cietrzewie *Lyrurus tetrix* zbierają się na tokowiskach, gdzie rywalizują o jak najlepsze miejsce do zaprezentowania swoich walorów. Na jednym tokowisku może



Loty godowe rycyków *Limosa limosa* (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

przebywać 10–20 samców, których najbliżsi są oddaleni od siebie o zaledwie kilka metrów. Samce różnią się aktywnością. Kiedy samice odwiedzają tokowisko, zazwyczaj zrazu obserwują samce, które prezentują swoje walory, by później skierować się ku wybranemu samcowi. Gdy samica zbliża się do samca, ten odpowiada wyszukanyymi zalotami, często łączącymi zarówno elementy wizualne, jak i akustyczne. Kilka samic wybiera często tego samego samca, podczas gdy ich większość pozostaje na tokowisku „odrzucona”. Największy sukces reprodukcyjny odnoszą te samce, które potrafią skutecznie dominować nad konkurentami oraz nie dopuszczają, by w czasie walki uszkodzeniu uległy pióra na ogonie. Zwykle są to również te samce, które zajmują centralne terytoria, co często wymaga wielu lat nauki i ćwiczeń (Höglund et al. 1994, Rintamäki et al. 2001). U preriokura ostrosternego *Centrocercus urophasianus* jeden lub dwa dominujące samce konsumują od 54 do 86% wszystkich związków, które mają miejsce na lęgowskich (Schroeder et al. 2020); jeden samiec cudowronki mniejszej *Paradisaea minor* prezentujący się w lesie wraz z sześcioma innymi samcami odbył 24 z 25 zaobserwowanych kopulacji (Beehler 1983).

Jednak samce niektórych gatunków wykształciły elastyczność behawioralną, dzięki której te o niskim statusie stosują alternatywne taktyki, które pomagają im kopulować z samicami. W Szwecji samce dubelta *Gallinago media*,



Spizarnia srokosza *Lanius excubitor* (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

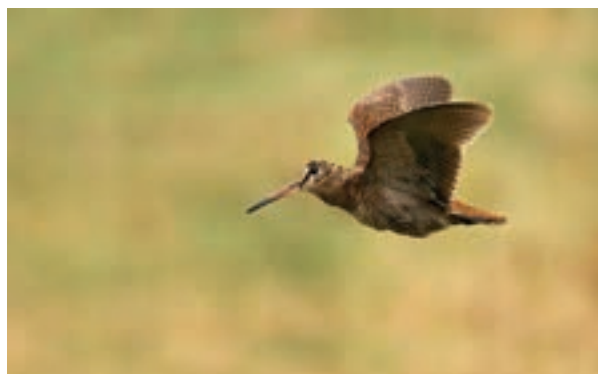
przeganiane z najlepszych rewirów przez dominujące i atrakcyjniejsze samce, zajmują czasami terytoria bezpośrednio przy rewirach dominujących samców. Te satelickie samce mają nadzieję kopulować z samicą zmierzającą w kierunku samca alfa, ku jego superterytorium, aby połączyć się z nim (Höglund i Lundberg 1987). Z drugiej strony, jeżeli z jakichś przyczyn supersamiec znika lub brak jego następców o podobnych cechach, wówczas tokowisko także zanika. Inna taktyka wykształciła się u bataliona *Calidris pugnax*, u którego aktywnie tokujące samce mają jaskrawo ubarwione kryzy (Höglund i Lundberg 1987). Niewielkiej części samców (około 1% lokalnej populacji) brakuje charakterystycznych kryz, czyli są ubarwione tak samo jak samice.



Dudek *Upupa epops* przy gnieździe (©Artur Gerersdorf)

Udając samice, samce te mogą mieć możliwość wejścia w domenę bardzo atrakcyjnego samca; nie posiadają terytorium i pozostają na obrzeżach, ale próbują kopulować z samicami, które przychodzą do najatrakcyjniejszych samców (Jukema i Piersma 2006).

- karmienie – najczęściej samiec dostarcza wybrance specjalny kasek (np. u rybitw są to rybki; u żołą duże owady), pokazując, że jest w stanie zapewnić pokarm dla niej, jak i potomstwa. Badania przeprowadzone na srokoszu *Lanius excubitor* (Tryjanowski i Hromada 2005, Antczak et al. 2005), wykazały, że jakość spiżarni samca jest jednym z kluczowych czynników branych pod uwagę przez samicę przy wyborze partnera. Samce, które oferują samicy z przyległego rewiru (EPC) okazały prezent w postaci np. sporych rozmiarów pisklęcia lub jaszczurki, mają większe szanse na to, że zostaną nagrodzone kopulacją. Często samiec dostarcza samicy ofiary ze spiżarni, na którą zwabił uprzednio „główną” samicę. Szacuje się, że prezenty te zaspokajają 66% dziennego zapotrzebowania „samicy” na pokarm (w porównaniu z 16%, które dostarczają swojej partnerce).
- budowa gniazd lub innych obiektów „miłosnych”. Samce niekiedy, by przyciągnąć samicę, budują gniazda jeszcze przed rozpoczęciem lęgów, dotyczy to również innych obiektów, w których mogą odbywać np. tańce godowe. Ilość i jakość materiałów świadczy o kondycji samca. U białorzytki żałobnej *Oenanthe leucura* samice składają więcej jaj, gdy ich partnerzy przyniosą wiele ciężkich kamieni w okresie budowania gniazda, podczas gdy samce, które nie przynoszą tak dużych kamieni do gniazda, mają średnio mniej prób kopulacji. Tak więc sukces reprodukcyjny samca wydaje się zależeć od decyzji jego partnerki, na które z kolei ma wpływ jego zachowanie (Soler et al. 1996). Ponadto samce, które no-



Słonka *Scolopax rusticola* na wiosennym ciągu – element toków (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)



Kraska *Coracias garrulus* (©Artur Gerersdorf)

są bardzo ciężkie kamienie, mają silniejszy system odpornościowy niż samce, które noszą tylko mniejsze (Soler et al. 1999).

Usuwanie skorupki

Rodzice prawie natychmiast po wykluciu piskląt wynoszą skorupkę daleko od gniazda, ale część gatunków zjada ją. Eksperyment Tinberga (za Gillem 2007) wykazał, że usunięcie skorupki z gniazda mewy srebrzystej *Larus argentatus* zmniejszało drapieżnictwo wron z 65% do zaledwie 22%.

ZACHOWANIE RODZICÓW PRZY GNIEZDZIE

Obrona gniazda może być czynna lub bierna. Wyróżnia się kilka sposobów obrony biernej (Busse red. 1991):

- wydawanie sygnału ostrzegawczego, po którym pisklęta rozbiegają się we wszystkie strony i następnie nieruchomią lub ratują się ucieczką, zaś pisklęta w gnieździe nieruchomią i przywierają do dna gniazda,
- wydawanie głosów odstraszających napastnika (spotykane często u sikor) lub brudzenie gniazda odchodami jak u edredona *Somateria mollissima*,
- aktywne odwodzenie od gniazda lub od piskląt przez symulowanie zranienia lub choroby. Aktywną obronę gniazda stwierdzono u ponad 110 gatunków holarktycznych siewek (Larsen et al. 1996),
- przenoszenie młodych przez rodziców w dziobie poza obręb niebezpieczeństwa (np. chruściele) lub nóg (słonka *Scolopax rusticola*), przez ptaki pływające na grzbiecie lub pod skrzydłem (np. perkozy, łabędzie) (Pac-Pomarnacki 1937, Gill 2007).

Obrona czynna polega na atakowaniu drapieżnika nogami, szponami, pazurami, dziobem lub skrzydłami, albo na lataniu nad jego głową

lub pozorowaniu ataków. Dość często tego typu zachowanie przeradza się w atak zespołowy, co szczególnie częste jest u mew i rybitw, poza tym u kwiczoła *Turdus pilaris*, czajki *Vanellus vanellus*, jak i wielu innych gatunków. Niekiedy ataki mogą być niebezpieczne nawet dla człowieka, np. atakujący łabędź niemy *Cygnus olor* może załamać kość ramienia, a puszczyk uralski *Strix uralensis* boleśnie zranić głowę.

Kwiczoły *Turdus pilaris* potrafią wspólnie tak intensywnie atakować drapieżnika, iż ten cały będzie oblepiony odchodami. Również człowiek zbliżający się do gniazd naraża się często na atak przez ptaki z kolonii. Przestraszone dudki *Upupa epops* wydzielają z gruczołu kuprowego ciecz o przykrym zapachu amoniaku, którą mogą wystrzelić na wysokość 50 cm; poza tym mogą strumień płynnego kału i zawartość jelit wyrzucić z kloaki. Kaczki i edredony *Somateria mollissima* przy gwałtownym spłoszeniu gniazda brudzą jaja ekskrementami. Ostatnio odkryto, że pisklęta krasiek *Coracias garrulus* wymiotują na siebie śmierdzącym, pomarańczowym płynem, który działa odstrasza. Niekóre gatunki petreli zalewają intruza oleistą zawartością żołądka. Przyczyna może być dwojaka, albo jest to obrona przed drapieżnikiem (np. śmierdzące pisklęta krasiek *Coracias garrulus* tracą w oczach drapieżników wartość jako przekąska), albo jest to wytrysk odchodów spowodowany stresem (Makatsch 1957). Ptaki o dużej masie ciała zwykle spokojnie odpływają z okolic gniazda (gęsi, łabędzie) lub odlatują z gniazda (bieliki, sowy).

Jednym ze sposobów ochrony przed drapieżnikami jest zakładanie gniazd w pobliżu kolonii lęgowych lub gniazd dużych ptaków. Zjawisko to obserwowane jest u wielu holarktycznych kaczek, które gniazdują w koloniach różnych gatunków mew i rybitw (Blomqvist i Elander 1988, Stawarczyk 1995). W miejscach takich ich sukces reprodukcyjny jest większy niż gdzie

indziej (Swennen 1989). Na Morzu Bałtyckim w pobliżu kolonii rybitwy popielatej *Sterna paradisaea* chętnie gniazdują czernice *Aythya fuligula*, zausznik *Podiceps nigricollis* czy kamusznik *Arenaria interpres*. W kolonii mewy srebrzystej *Larus argentatus* i w jej najbliższym otoczeniu gniazduje niekiedy edredon *Somateria mollissima*. Badania wykazały, że w gniazdach położonych z dala od kolonii drapieżniki niszczyły ich 43%, zaś spośród leżących w kolonii mewy – jedynie 13%. Mimo korzyści jakie daje wspólne gniazdowanie, przynajmniej dla jednego gatunku, niekiedy ptaki wpadają w pułapkę. W stanie Alberta w Kanadzie, w jednej z kolonii mewy delawarskiej *Larus delawarensis* tworzącej wspólną kolonię z mewą kalifornijską *Larus californicus*, ptaki tak skutecznie nauczyły się polować na kaczki gniazdujące w ich sąsiedztwie, że ich populacja mogła się utrzymać jedynie poprzez imigrację z zewnątrz. Podobnie w Holandii, gdzie edredony *Somateria mollissima* chętnie gniazdują w pobliżu kolonii mew srebrzystych. Mimo dużej liczby wyklutych piskląt, stopniowo prawie wszystkie były wyłapywane przez polujące mewy (Swennen 1989).

Większość gatunków ptaków wijących gniazda otwarte z daleka ucieka przed zbliżającym się obserwatorem. Inne gatunki, np. dziuplaki, wysiadują twardo i czasami trudno je wypłoszyć z dziupli. Wysiadujący krętogłów *Jynx torquilla*, gdy otworzymy budkę lęgową, często trwa na gnieździe i stoszy pióra, przybierając przy tym oryginalne pozy. Czajka *Vanellus vanellus* lub drop *Otis tarda* uciekają z gniazda pieszo i to już gdy intruz lub drapieżnik jest jeszcze w znacznej odległości, by dopiero na końcu zerwać się do lotu. Zaskoczone przez drapieżnika ptaki niekiedy symulują zranienie (kalectwo). Kaczka krzyżówka *Anas platyrhynchos* sunie piersią po ziemi, ciągnie skrzydło jakby było złamane i nie oddala się, ale przebywa w pewnej „bezpiecznej”



Skowronek *Alauda arvensis* – udający zranionego (©Maciej Szymański)



Samica siewnicy *Pluvialis squatarola* odwodząca napastnika (©Mark Peck/Flickr.com)



Pokrzywnica *Prunella modularis* (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl). Gatunek o wyjątkowo skomplikowanym systemie rozrodczym.

odległości od drapieżnika. Jednakże gdy drapieżnik spróbuje ją złapać, natychmiast odskakuje i nie pozwala się pojmać. Gdy wreszcie uzna, że znajduje się dostatecznie daleko od piskląt lub gniazda, nagle znika lub podrywa się do lotu i okrężną drogą powraca na gniazdo. Krzyżówka reaguje w ten sposób zazwyczaj wtedy, gdy atakowana jest od strony otwartego lustra wody, rzadko zaś gdy niebezpieczeństwo pojawia się od strony lądu (Sokołowski 1973). Zjawisko symulowania zranienia potęguje się w miarę wysiadywania, a przybiera najintensywniejszą formę, gdy w gnieździe są pisklęta.

Niektóre gatunki, jak kszczyk *Gallinago gallinago* czy przepiórka *Coturnix coturnix* potrafią poderwać się do lotu spod samych nóg nadchodzącego człowieka. Zdarzało się, że rycyka *Limosa limosa* zaobrączkowano, gdy wysiadywał jaja na gnieździe (Makatsch 1957). Zachowanie takie spotyka się dość często u gatunków zasie-

dlających strefy podbiegunowe. U wróblowych tak wytrwale wysiadywanie zdarza się rzadko, choć np. skowronki *Alauda arvensis* dopuszczają obserwatora do samego gniazda.

Zachowanie poszczególnych par i osobników jest wśród ptaków bardzo zróżnicowane. W miejscach, gdzie drapieżnictwo jest powszechne, ptaki uciekają, gdy intruz jest jeszcze daleko, zaś w miejscach „spokojniejszych” wytrzymują na gnieździe dłużej.

KOPULACJA

U większości ptaków brak zewnętrznych narządów płciowych, a wyjątki są nieliczne. Kontakt z samicą jest ograniczony do kilku sekund, kiedy następuje tzw. buziak kloak.



Samica sieweczki krzykliwej *Charadrius vociferus* symulująca zranienie – zachowanie antydrapieżnicze (©Mark Peck/Flickr.com)



Kwiczoly *Turdus pilaris* przeganiające wronę siwą *Corvus corone* (©Cano Vaarl/Flickr.com)

Podczas kontaktu następuje wytrysk spermy do narządów rozrodczych samicy. U kur średnie stężenie plemników wynosi 3 500 000 na milimetr sześcienny nasienia, w jednym wytrysku samiec przekazuje 1,7–3,5 miliarda plemników (Gill 2007). U wodniczki *Acrocephalus paludicola* w pęcherzykach nasiennych gromadzi się nawet 250 000 000 plemników (Schulze-Hagen et al. 1995). Ptaki niektórych gatunków, jak jerzyk *Apus apus*, kopulują w powietrzu, podczas gdy większość – na wodzie lub ziemi, drzewie itp.

Do wyjątków należy kopulacja u wodniczki *Acrocephalus paludicola*. Narządy płciowe samca tego ptaka są wyjątkowo duże w porównaniu z narządami samców innych gatunków; kopulacja u wodniczek przeciąga się zatem do 25 minut. Samce posiadają olbrzymie jądra i wielkie zbiorniki nasienne, a w czasie kopulacji wprowadzają nasienie do układu rozrodczego samicy nawet siedem lub osiem razy. Kopulacja odbywa się na ziemi. Zajmowanie samicy przez tak długi czas ma dać samcowi pewność, że inny samiec nie będzie ojcem jej dzieci. Po rozłączeniu się partnerów samica powraca do budowanego przez siebie gniazda i w ciągu kilku godzin składa w nim pierwsze jajo. Następnego dnia udaje się na poszukiwanie innego samca. Takie zachowanie kontynuuje codziennie, aż do złożenia wszystkich jaj w lęgu. Dlatego prawie

dwie trzecie lęgów u wodniczek zawiera gniazda, gdzie znajdują się pisklęta od więcej niż jednego ojca (Dyrz i Borowiec 2006, Dyrz 2020).

Liczba kopulacji jest różna, u płochacza halnego *Prunella collaris* dochodzi w sezonie do ponad 120 kopulacji; u ostrzygojada *Haematopus ostralegus* dochodzi nawet do 700 razy, ale zbliżenie traktują te ptaki jako rodzaj demonstracji siły i dominacji (Heg et al. 1993). Wszystko to sprawia, że samce muszą produkować olbrzymią ilość spermy. U innych gatunków kopulacji jest znacznie mniej (Nakamura 1990). Samica mazurka *Passer montanus* po częstotliwości zbliżeń, które inicjuje partner, ocenia jego zaangażowanie w związek, a tym samym gwarantuje on wychowanie 1–2 młodego więcej niż w przeciętnym lęgu (Birkhead 2010).

OGÓLNA CHARAKTERYSTYKA ŚRODOWISKA PRZYRODNICZEGO POLSKI

Ptaki zasiedlają prawie wszystkie środowiska spotykane w Polsce, ale niektóre gatunki, jak np. rybitwa czarna *Chlidonias niger*, buduje gniazda tylko nad wodami – nigdy w lesie, zaś dzięcioł białogrzbiety *Dendrocopos leucotos* zawsze lęgnię się w lasach, nigdy zaś na łące czy polach. Wygodnie jest zatem wyróżnić poszczególne typy środowisk, celem ich powiązania z wy-



Para zimorodków *Alcedo atthis* (©Artur Gerersdorf)



Dolina Biebrzy – jedno z ostatnich prawie naturalnych mokradeł w Europie Środkowej (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

stępowaniem ptaków. Jednakże dużą trudność w uzyskaniu syntetycznego obrazu określającego siedliska zajmowane przez dany gatunek ptaka stanowią rozbieżne metody wyróżniania i opisywania wymagań dotyczących środowiska, jak również wewnętrznie niespójna klasyfikacja typologiczna roślinności. Stosowana w krajowym piśmiennictwie ornitologicznym terminologia opisująca środowisko zajmowane przez ptaki jest nadzwyczaj niespójna. Pobieżna analiza wskazuje, że przy objaśnieniu konkretnych środowisk korzystano z terminologii pochodzącej wielu dziedzin nauki: fitosocjologii (Matuszkiewicz 2002, Matuszkiewicz 2005), ekologii krajobrazu (Cymerman et al. 1992, Richling i Solon 2002), geografii (Kondracki 2002), kształtowania krajobrazu (Buchwald i Engelhardt 1975), geobotaniki (Szafer i Zarzycki 1977), urządzania lasu (Instrukcja urządzania lasu 2021), z rzadka, używano także potocznego języka, podając takie określenia jak np. „zarośnięte zbiorniki” itp. Wydaje się, że większość autorów przedstawiała siedliska, jako tzw. kartograficzne jednostki roślinności (Faliński 1990), czyli pewien typ zbiorowiska roślinnego bez względu na jego rangę systematyczną (Solon 2002). Dlatego w niniejszej pracy, o ile tylko było to możliwe, uży-

wano terminologii stosowanej w fitosocjologii (Matuszkiewicz 2005) i *Poradniku Natura 2000* (Gromadzki red. 2004), np. ilekroć jest mowa o buczynie lub o lasach bukowych, autor ma na myśli krajowe drzewostany z dominacją buka, niekiedy z udziałem jodły lub świerka.

Jedynie w książce *Siedliska ptasie – przedmiot ochrony w obszarach Natura 2000* autorzy podjęli próbę wyznaczenia jednoznacznych i łatwych do weryfikacji kryteriów oceny jakości siedlisk ptaków. Podkreślają także, że obecnie nie istnieje spójny system identyfikacji siedlisk, w związku z tym opisy siedlisk opierają się na intuicji poszczególnych badaczy (Zawadzka et al. 2013).

Środowisko przyrodnicze w Polsce należy do najbogatszych w Europie. Położenie naszego kraju w rejonie nakładania się zasięgów zbiorowisk roślinnych subatlantyckich i subkontynentalnych z jednej strony oraz śródziemnomorskich i borealnych z drugiej, sprzyja dużej różnorodności przyrodniczej i krajobrazowej.

Skutecznym sposobem charakterystyki ekosystemów jest także czterostopniowa karta opisu siedlisk stosowana w Monitoringu Pospolitych Ptaków Lęgowych ([www. https://otop.org.pl/wp-content/uploads/2020/03/mppl_karta_opisu_siedlisk_2020-1.pdf](http://www.otop.org.pl/wp-content/uploads/2020/03/mppl_karta_opisu_siedlisk_2020-1.pdf)).



Bukowe Berdo – połonina w Bieszczadzkim Parku Narodowym (©Józef Hordowski)



Grąd nizinny w Puszczy Białowieskiej (©Józef Hordowski)

Ekosystemy naturalne i półnaturalne		
	Ekosystemy wodne	
		Jednostki roślinne
		Morza
		Śłodkowodne: jeziora (lobeliowe, dystroficzne, eutroficzne) rzeki i inne ciek starorzecza oczka wodne
	Ekosystemy lądowe	
		Jednostki roślinne
		Leśne – lasy iglaste, liściaste i mieszane
		Nieleśne: murawy kserotermiczne połoniny wrzosowiska wydmy nadmorskie i śródlądowe plaże, łachy i mielizny torfowiska obszary podmokłe i bagienne
Ekosystemy rolnicze i antropogeniczne		
	Ekosystemy wodne	
		Jednostki roślinne
		Zbiorniki zaporowe
		Stawy, stawy śródleśne
	Sadzawki	
	Rowy melioracyjne	
	Kanały	
	Zbiorniki powyrobowiskowe – glinianki, żwirownie pokopalniane	
Ekosystemy lądowe		
		Jednostki roślinne
		Pola uprawne
		Łąki i pastwiska
		Nieużytki
		Ogrody przydomowe i działkowe
		Żywopłoty
		Parki, cmentarze
		Nasadzenia ochronne
		Zadrzewienia śródpolne
		Wały ochronne i nasypy kolejowe
		Kamieniołomy, hałdy
		Drogi, linie kolejowe
		Sady
		Zabudowa miejska i wiejska, przemysłowa, lotniska, porty

Uproszczony podział głównych typów ekosystemów spotykanych w Polsce, który można wykorzystać przy opisie ptasich siedlisk



Piętra drzewostanów leśnych

W Polsce dominującą formą użytkowania terenu są użytki rolnicze (krajobraz rolniczy), a obszary rolnicze zajmowały roku 2020 – 56,5% powierzchni kraju, w tym grunty orne – 43,5%, łąki – 7,1%, pastwiska – 5,0%, sady – 0,9% (Głębocki i Kacprzak 2020). Ekosystemy leśne zajmują 29,6% powierzchni kraju, są to lasy strefy umiarkowanej. Dominują lasy zagospodarowane i ukształtowane przez zabiegi hodowlane. Sosna stanowi ponad 59% powierzchni drzewostanów. Drzewostany trójgatunkowe lub bogatsze należą do rzadkości. Systematyka krajowych zbiorowisk roślinnych obejmuje ponad 485 zespołów roślinnych (Matuszkiewicz 2002).

Ekosystemy torfowiskowe i bagienne składają się z około 49 500 torfowisk, zajmujących 3,7% powierzchni kraju oraz niewielką liczbą różnego rodzaju zabagnień. Torfowiska najliczniej występują w północno-wschodniej części kraju. Występują trzy typy torfowisk: niskie, wysokie i przejściowe, różniące się typem zasilania w wodę i biogeny. Torfowiska niskie stanowią 92,4% całkowitej powierzchni torfowisk w Polsce, torfowiska przejściowe – 3,3% torfowiska wysokie – 4,3%.

Ekosystemy słodkowodne i morskie stanowią 2,1% powierzchni kraju. W Polsce jest prawie 9300 jezior o powierzchni większej niż 1 ha. Ponad 1000 jezior ma powierzchnię większą niż 50 ha. Łączna długość rzek wynosi około 21 000 km. Stawy rybne zajmują powierzchnię około 70 000 ha. Na rzekach, przez spiętrzenie wód, utworzono ponad 80 zbiorników zaporowych.



Jezioro Łuknajno – ostoją łabędzia niemego *Cygnus olor* (©Józef Hordowski)

Wybrzeże morskie liczy 528 km i obejmuje plaże oraz wydmy, tylko niewielka część ma charakter klifowy. W zachodniej części wybrzeża występują zbiorowiska słonoroślne.

Tereny całkowicie zabudowane i zurbanizowane stanowią niecałe 5,0% powierzchni kraju; zaliczane są tutaj tereny mieszkaniowe, komunikacyjne i użytki kopalniane.

Ekosystemy wysokogórskie występują powyżej górnej granicy lasu i obejmują nieliczne szczyty. Wyróżnia się tu wiele zbiorowisk trawistych na halach i połoninach.

Ze względu na dominującą rolę w krajobrazie Polski szerzej omówiono krajobraz rolniczy i ekosystemy leśne, które łącznie zajmują ponad 85% powierzchni kraju.



Puszcza Augustowska – samica gągoła *Bucephala clangula* (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)



Tokujący kszczyk *Gallinago gallinago* (©Thomas Grimm)

Krajobraz rolniczy jest rezultatem trwających od wieków antropogenicznych przekształceń środowiska naturalnego. Rolnictwo i związane z nim osadnictwo wywierało i w dalszym ciągu ma ogromny wpływ na elementy środowiska przyrodniczego: wody, klimat, gleby, roślinność; tworzy siedliska dla wielu organizmów żywych (Tryjanowski et al. 2009). Trzeba jednocześnie zaznaczyć, że w krajobrazie rolniczym dominują siedliska silnie przekształcone, co jest skutkiem nadrzędnej dla nas roli, jaką ten krajobraz pełni – miejsca produkcji żywności. Krajobraz rolniczy jest głównym elementem krajobrazu kulturowego, w skład którego wchodzi także krajobraz miejski i wiejski, przemysłowy itp. Jest to więc krajobraz, który został przekształcony antropogenicznie w takim stopniu, że trwałe jego istnienie może zapewnić jedynie stałe działanie człowieka utrzymujące odpowiedni jego stan.

Tryjanowski et al. (2009) zaproponował następującą typologię zgrupowań ptaków w krajobrazie kulturowym:

- Antropocenozy – wsie, miasta,
- Agrocenozy – pola uprawne, sady, plantacje, winnice, ogródki działkowe, chmielniki, uprawy wikliny, nieużytki,
- Pratocenozy – łąki (różnego typu) i pastwiska,
- Arbocenozy – zadrzewienia śródpolne, aleje, zadrzewienia pasowe, parki, cmentarze,
- Cenozy wodne i przywodne – śródpolne zbiorniki wodne, rowy melioracyjne i kanały.

Wiek drzewostanu opisywany jest przy zastosowaniu następujących terminów:

- młodniki – drzewostany poniżej 20 lat,
- drągowiny – wiek 20–40 lat,
- drzewostany dojrzałe 60–120 lat,
- starodrzewy – powyżej 120 lat.

LITERATURA

- Andersson S., Ornborg J., Andersson M. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. London B*, 265: 445–450.
- Antczak M., Hromada M., Tryjanowski P. 2005. Spatio-temporal changes in Great Grey Shrike *Lanius excubitor* impaling behaviour: from food caching to communication signs. *Ardea* 93, 1: 101–107.
- Beehler B.M. 1983. Lek behavior of the Lesser Bird of Paradise. *Auk* 100: 993–995.
- Berndt R., Sternberg H. 1971. Paarbildung und Partneralter beim Trauerschnapper (*Ficedula hypoleuca*). *Vogelwarte* 26: 136–142.
- Birkhead T.R. 2010. How stupid not to have thought of that: post-copulatory sexual selection. *Journal Zoology* 281: 78–93.
- Birkhead T. 2012. *Sekrety ptaków. Galaktyka*.
- Blomqvist S., Elander M. 1988. King Eider (*Somateria spectabilis*) nesting in association with long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus*). *Arctic* 41: 138–142.
- Buchwald K., Engelhardt W. 1975. *Kształtowanie krajobrazu a ochrona przyrody*. Państw. Wyd. Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- Buczek T., Keller M., Różycki A.Ł. 2007. Lęgowe ptaki szponiaste Falconiformes Lasów Parczewskich – zmiany liczebności i rozmieszczenia w latach 1991–1993 i 2002–2004. *Not. Orn.* 48: 217–231.
- Buczma A., Goc M., Kosmowski W. 2011. Zróżnicowanie fenologii lęgów kormorana *Phalacrocorax carbo sinensis* w największej europejskiej kolonii w Kątach Rybackich (Mierzeja Wiśłana, północna Polska). *Ornis Polonica* 52: 231–246.
- Busse P. (red.) 1991. *Mały słownik zoologiczny. Ptaki*. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- Cardoso G.C., Mota P.G. 2007. Female and male Serins (*Serinus serinus*) respond differently to derived song traits. *Behavioral Ecology Sociobiology* 61: 1425–1436.
- Cheke R.A., Venn J.F., Jones P.J. 2007. Forecasting suitable breeding conditions for the Red-billed Quelea *Quelea quelea* in southern Africa. *J. Appl. Ecol.* 44: 523–533.
- Collias N.E., Collias E.C. 1984. *Nest building and bird behavior*. Princeton University Press.
- Coulson J.C. 1972. The significance of the pair bond in the Kittiwake. [w:] *Proceedings of the XVth International Ornithological Congress. The Hague, the Netherlands, Aug. 30–Sept. 5, 1970.*, Voous K.H. (ed.), ss. 424–433. Leiden, the Netherlands: E.J. Brill.
- Cramp S., Simmons K.E.L. 2004. *BWPi: The Birds of the Western Palearctic on interactive DVD-ROM*. Oxford: BirdGuides Ltd and Oxford University Press.
- Cymerman R., Falkowski J., Hopfer A. 1992. *Krajobrazy wiejskie (klasyfikacja i kształtowanie)*. Wyd. ART, Olsztyn.
- Delius J.D. 1965. A population study of Skylarks *Alauda arvensis*. *Ibis* 107: 466–492.
- Dixon A., Ross D., O'Malley S.L.C., Burke T. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371: 698–700.
- Dyrz A. 1981. Breeding ecology of Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* and Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* at fish-ponds in SW Poland and lakes in NW Switzerland. *Acta Orn.* 18: 307–334.
- Dyrz A. 1986. Factors affecting facultative polygyny and breeding results in Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *J. Orn.* 127: 447–461.
- Dyrz A. 2020. *Wodniczka, monografie przyrodnicze*. Wydawnictwo Klubu Przyrodników, Świebodzin.
- Dyrz A. 2023. *Biologia ptaków*. Wyd. Sorus, Poznań.
- Dyrz A., Borowiec M. 2006. *Pomiędzy monogamią a promiskuitą — jak ekologia behawioralna tłumaczy różnorodność systemów rozrodczych ptaków*. *Kosmos* 55, 1: 83–93.
- Faliński J.B. 1990. *Kartografia geobotaniczna. Cz. 2. Kartografia fitosocjologiczna*. PPWK, Warszawa–Wrocław.
- Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjeld J.T., Kempenaers B. 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature* 425: 714–717.
- Gaston A.J., Gilchrist H.G., Mallory M.L., Smith P.A. 2009. Changes in seasonal events, peak food availability, and consequent breeding adjustment in a marine bird: a case of progressive mismatching. *Condor* 111: 111–119.

- Gienapp P., Merila J. 2010. High Fidelity – no evidence for Extra-Pair Paternity in Siberian Jays (*Perisoreus infaustus*). *PLoS ONE* 5, 8: e12006. doi:10.1371/journal.pone.0012006.
- Gill F.B. 2007. Ornithology, 3 ed. Freeman, New York.
- Gill F.B., Prum R.O. 2019. Ornithology. 4 ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Głębocki B., Kacprzak E. 2020. Użytki rolne w strukturze użytkowania ziemi w Polsce w XXI wieku. *Studia Obszarów Wiejskich* 57: 51–66.
- Griffith S.C., Owens I.P.F., Thuman K.A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* 11: 2195–2212.
- Gromadzki M. (red.) 2004. Ptaki. Poradniki ochrony siedlisk gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Ministerstwo Środowiska, Warszawa. t. 7 (część I), ss. 314, t. 8 (część II), ss. 447.
- Haartman L. 1971. Population dynamics. [w:] Farner D.S., King J.R. (eds) *Avian biology*, vol I. Academic Press, New York, ss. 391–459.
- Hahn T.P. 1995. Integration of photoperiodic and food cues to time changes in reproductive physiology by an opportunistic breeder, the Red Crossbill, *Loxia curvirostra* (Aves: Carduelinae). *Journal Experimental Zoology* 272: 213–226.
- Heg D., Ens B.J., Burke T., Jenkins L., Kruijt J.P. 1993. Why does the typically monogamous oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour* 126: 247–289.
- Hegyi G., Szigeti B., Torok J., Eens M. 2007. Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in Great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 30: 698–708.
- Höglund J., Lundberg A. 1987. Sexual selection in a monomorphic lek-breeding birds: correlates of male mating success in the Great Snipe *Gallinago media*. *Behavioral Ecology Sociobiology* 21, 4: 211–216.
- Höglund J., Alatalo R.V., Lundberg A., Ratti O. 1994. Context-dependent effects of tail-ornament damage on mating success in black grouse. *Behavioral Ecology* 5: 182–187.
- Hordowski J. 2009. Gawron *Corvus frugilegus* na Podkarpaciu. Monografia gatunku i znaczenie gospodarcze. Arboretum i Zakład Fizjografii, Bolestraszyce.
- Hunt S., Bennett T.D., Cuthill I.C., Grioths R. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proc. R. Soc. London B*, 265: 451–455.
- Husek J., Adamík P. 2008. Long-term trends in the timing of breeding and brood size in the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in the Czech Republic, 1964–2004. *J. Orn.* 149, 1: 97–103.
- Hutchinson J.M.C., Griffith S.C. 2008. Extra-pair paternity in the Skylark *Alauda arvensis*. *Ibis* 150: 90–97.
- Instrukcja urządzania lasu. 2021. Część I. Instrukcja sporządzania projektu planu urządzania lasu dla nadleśnictwa. PGL LP, Centrum Informacyjne LP, Warszawa.
- Johnson E.D.H. 1971. Observations on a resident population of Stonechats in Jersey. *Bird Study* 64: 201–203; 267–279.
- Jukema J., Piersma T. 2006. Permanent female mimics in a lekking shorebird. *Biology Letters* 2: 161–164.
- Kluijver H.N., 1951. The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39: 1–135.
- Kondracki J. 2002. Geografia regionalna Polski. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- Lack D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. London: Methuen.
- Larsen T., Sordahl T.A., Byrkjedal I. 1996. Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic waders. *Biological Journal Linnean Society* 58: 409–439.
- Lea R.B., Klandorf H. 2002. The Brood Patch. [w:] *Avian Eggs and Incubation*. Deeming C.D. (ed.), Oxford University Press.
- Lenda M., Maciusik B., Skórka P. 2012. Evolutionary, ecological and behavioural consequences of the presence of floaters in bird populations. *North-Western Journal Zoology* 8: 394–408.
- Lindsey T. 2008. Albatrosses. Csiro Publishing.
- Lovette I.J., Fitzpatrick J.W. 2016. Handbook of Bird Biology. 3 ed. Cornell Laboratory of Ornithology. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, Ltd.
- Lundberg A. 1981. Population ecology of the Ural Owl *Strix uralensis* in Central Sweden. *Ornis Scand.* 12: 111–119.
- MacFarlane G.R., Blomberg B.P., Vasey P.L. 2010. Homosexual behaviour in birds: frequency of expression is related to parental care disparity between the sexes. *Animal Behaviour* 80: 375–398.
- Mackowicz R., Klarowski R., Sławińska K. 1984. The Mute Swan *Cygnus olor* (GMELIN 1789) on Lake Luknajno (North-eastern Poland). *Acta Zool. Cracov.* 27, 11: 187–206.
- Makatsch W. 1957. Ptak i gniazdo, jajo, pisklą. PWN, Warszawa.
- Matuszkiewicz J.M. 2002. Zespoły leśne Polski. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- Matuszkiewicz W. 2005. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- Meijer T., Daan S., Dijkstra C. 1988. Female condition and reproduction: effects of food manipulation in free-living and captive Kestrels. *Ardea* 76: 141–154.
- Mitrus C., Soćko B. 2005. Polyterritoriality and the first record of polygyny in the Red-breasted Flycatcher *Ficedula parva* in a primeval forest. *Acta Orn.* 40: 170–172.
- Moller A.P. 1986. Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128: 234–250.
- Morgan S.M., Ashley-Ross M.A., Anderson D.J. 2003. Foot-mediated incubation: Nazca Booby (*Sula granti*) feet as surrogate brood patches. *Physiological Biochemical Zoology* 76: 360.
- Mrugasiewicz A. 1972. Bocian biały *Ciconia ciconia* (L.) w powiecie miłickim w latach 1959–1968. *Acta Orn.* 13, 7: 241–278.
- Nakamura M. 1990. Cloacal protuberance and copulatory behavior of the Alpine Accentor (*Prunella collaris*). *Auk* 107: 284–295.
- Neudorf D. 2004. Extrapair paternity in birds: understanding variation among species. *Auk* 121, 2: 302–307.
- Oring L.W. 1985. Avian polyandry. *Current Ornithology* 3: 309–351.
- Pakula B. 2005. The nesting parameters of the Black-headed gull in various habitat types within a colony. *Berkut* 14: 193–200.
- Pax F. 1925. Wirbeltierfauna von Schlesien. Faunistische und tiergeographische Untersuchungen im Odergebiet. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Payevsky V.A. 1985. Demografiya ptits. Leningrad, Nauka.
- Penteriani V., Delgado M. 2008. Owls may use faeces and prey feathers to signal current reproduction. *PLoS One* 20; 3(8):e3014.
- Pac-Pomarnacki L. 1937. Obrona potomstwa u ptaków. Warszawa.
- Pogány A., Székely T. 2007. Female choice in the penduline tit *Remiz pendulinus*: the effects of nest size and male mask size. *Behaviour* 144: 411–427.
- Pugesek B.H. 1983. Increased reproductive effort with age in the California Gull (*Larus californicus*). *Science* 212: 822–823.
- Richling A., Solon J. 2002. Ekologia krajobrazu, Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- de Ridder E., Pinxten R., Mees V., Eens M. 2002. Short- and long-term effects of male-like concentrations of testosterone on female European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Auk* 119: 487–497.
- Rintamäki P.T., Höglund A., Alatalo R.V., Lundberg A. 2001. Correlates of male mating success on black grouse (*Tetrao tetrix* L.) leks. *Annales Zoologici Fennici* 38: 99–109.
- Różycki A.Ł. 2014. Fenologia rozrodu i produkcja jaj mew: uwarunkowania i konsekwencje w warunkach środkowej Wisły. Rozprawa doktorska. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok.
- Rubáčová L., Melišková M. 2020. Extreme breeding effort of Common Kingfisher (*Alcedo atthis*). *Tichodroma* 32, 1: 43–46.
- Schroeder M.A., Young J.R., Braun C.E. 2020. Greater Sage-Grouse (*Centrocercus urophasianus*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole and F. B. Gill, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.saggro.01>.
- Schulze-Hagen K., Leisler B., Birkhead T.R., Dyrce A. 1995. Prolonged copulation, sperm reserves and sperm competition in the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ibis* 137: 85–91.
- Seress G., Szabo K., Nagy D., Liker A., Penzes Z. 2007. Extra-pair paternity of Tree Sparrow (*Passer montanus*) in a semi-urban population. *Tiscia* 36: 17–21.
- Sheldon B.C., Ellegren H. 1999. Sexual selection resulting from extrapair paternity in Collared Flycatchers. *Animal Behaviour* 57: 285–298.
- Skutch A.F. 1976. Parent birds and their young. Austin, Univ. Texas Press.
- Sokołowski J. 1973. Kaczka krzyżówka. Nasza Księgarnia, Warszawa.
- Soler M., Martín-Vivaldi M., Marin J.M., Moller A.P. 1999. Weight lifting and health status in the Black Wheatear. *Behavioral Ecology* 10: 281–286.
- Soler M., Soler J.J., Moller A.P., Moreno J., Lindén M. 1996. The functional significance of sexual display: stone carrying in the Black Wheatear. *Animal Behaviour* 51: 247–254.

- Solon J. 2002. Ocena różnorodności krajobrazu na podstawie analizy struktury przestrzennej roślinności. *Prace Geograficzne* 185.
- Stawarczyk T. 1995. Strategia rozrodu kaczek w warunkach wysokiego zagęszczenia na stawach milickich. *Acta Universitatis Wratislaviensis* nr 1790. *Prace Zoologiczne* 31: 1–110.
- Stempniewicz L. 1989. Życie intymne ptaków. *Wiad. Ekol.* 35, 3–4: 219–234.
- Stempniewicz L. 1996. Systemy rozrodcze kręgowców ze szczególnym uwzględnieniem ptaków i ssaków. *Kosmos* 45, 2–3: 467–486.
- Swennen C. 1989. Gull predation upon Eider *Somateria mollissima* ducklings: destruction or elimination of the unfit? *Ardea* 77: 21–44.
- Szafer W., Zarzycki K. (red.) 1977. Szata roślinna Polski. t. 1 i 2, PWN, Warszawa.
- Szymański P. 2010. Liczebność i rozmieszczenie cierniówki *Sylvia communis* w krajobrazie rolniczym południowo-zachodniej Wielkopolski w latach 1998–2008. *Ornis Polonica* 51: 14–20.
- Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. [w:] *Sexual selection and the descent of man*, Campbell B. (ed.), ss. 136–179. Aldine Press, Chicago.
- Tryjanowski P. 2002. long-term comparison of laying date and clutch size in the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in Silesia, southern Poland. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 48: 101–106.
- Tryjanowski P., Hromada M. 2005. Do males of the great grey shrike, *Lanius excubitor*, trade food for extrapair copulations? *Animal Behaviour* 69: 529–533.
- Tryjanowski P., Kuźniak S., Kujawa K., Jerzak L. 2009. Ekologia ptaków krajobrazu rolniczego. Bogucki Wyd. Nauk. Poznań.
- Turner A. 2010. *The Barn Swallow*. T&AD Poyser, London.
- Valera F., Hoi H., Kristín A. 2003. Male shrikes punish unfaithful females. *Behavioral Ecology* 14: 403–408.
- Verheyen R.F. 1969. Le choix du nichoir chez l'Etourneau *Sturnus vulgaris* L. *Gerfaut* 59, 2: 239–259.
- Westneat D.F., Stewart I.R.K. 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 365–396.
- Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D., Oigarden T., Lifjeld J. 2008. Extrapair copulations are frequent but unsuccessful in a highly colonial seabird, the little auk, *Alle alle*. *Animal Behaviour*, doi:10.1016/j.anbehav.2008.10.019.
- Wink M., Dyrce A. 1999. Mating systems in birds: a review of molecular studies. *Acta Orn.* 34: 91–109.
- Woolley S.C., Doupe A.J. 2008. Social context-induced song variation affects female behavior and gene expression. *Public Library of Science Biology*, 6, e62.
- Young L.C., Zaun B.J., VanderWerf E.A. 2008. Successful same-sex pairing in Laysan Albatross. *Biology Letters* 4: 323–325.
- Zawadzka D., Ciach M., Figarski T., Kajtoch Ł., Rejt Ł. 2013. Materiały do wyznaczania i określania stanu zachowania siedlisk ptasich w obszarach specjalnej ochrony ptaków Natura 2000. GDOŚ, Warszawa.



Czapla siwa *Ardea cinerea* – młode tuż przed wylotem z gniazda (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)

WIELKOŚĆ ZNIESIENIA

Wielkość zniesienia jest jedną z najlepiej poznanych cech z zakresu biologii lęgowej ptaków. Obecnie już u ponad 6000 gatunków poznano wielkość lęgu (Jetz et al. 2008), ale gdy chodzi o inne parametry, jak np. czas inkubacji, czas przebywania w gnieździe – nasza wiedza dotyczy tylko około 30% gatunków (Dyrz 2023). Liczba jaj w zniesieniu determinowana jest przez wiele czynników, przy czym do najważniejszych należy zaliczyć:

- ilość dostępnego pokarmu – ptaki składają tyle jaj, aby wyżywić wyklute młode. W miarę powiększania się dostępności pokarmu wzrasta zwykle liczba jaj w gnieździe (Lack 1947, Winkler i Walters 1983). Kiedy samice mogą w czasie składania jaj przewidzieć przyszłe warunki pokarmowe, mogą wówczas odpowiednio dostosować do tego wielkość lęgu. Sowy i ptaki drapieżne lęgające się w Arktyce składają więcej jaj, gdy pokarmu jest dużo, np. puchacz śnieżny *Bubo scandiacus* rozmnażające się w kanadyjskiej Arktyce składają 7–11 jaj w latach bogatych w lemingi i tylko 3–5 jaj w latach, kiedy ich brakuje (Holt et al. 2020); kormoran krasnolicej *Urile pelagicus* na Wyspach Farallon składa jaja tylko wówczas, gdy dostępny jest pokarm, w lata z ciepłą wodą morską, kiedy brak pokarmu, ptaki nie składały jaj (Hobson 2021).
- wiek – starsze samice z reguły składają więcej jaj niż te po raz pierwszy przystępujące do gniazdowania (Payevsky 1985),
- typ gniazda – gatunki gniazdujące w dziuplach składają więcej jaj niż ptaki lęgające się w siedliskach otwartych, być może ma na to

wpływ presja ze strony drapieżników (Slagsvold 1982). Pisklęta proszą o pokarm dość intensywnie się poruszając, co może zwabić drapieżniki, dlatego im mniej młodych jest w gnieździe, tym ryzyko przyciągnięcia drapieżników maleje. Gniazda w dziuplach mają większe lęgi, a pisklęta rozwijają się dłużej, podczas gdy w gniazdach otwartych zniesienia są stosunkowo mniejsze, a czas rozwoju piskląt jest krótszy.

- sezonowość – w strefie umiarkowanej wielkość zniesienia u części gatunków maleje w miarę upływu sezonu rozrodczego, zwłaszcza u gatunków wróblowych Passeriformes (Klomp 1970, Goławski 2006, Dyrz 2023), co tłumaczy się m.in. coraz mniejszą bazą pokarmową, gorszą kondycją fizyczną samic, a poza tym młodsze samice znoszą mniej jaj i przystępują później do lęgu, ale dokładne zrozumienie przyczyn tego zjawiska jest niezmiernie trudne (Winkler i Walters 1983); pokrzywnica *Prunella modularis* na początku sezonu znosi mniejsze lęgi, największe w połowie sezonu rozrodczego, a następnie stają się znowu mniejsze.
- położenie geograficzne – w wyższych szerokościach geograficznych u tego samego gatunku wielkość zniesienia będzie większa niż w okolicach równika (Lack 1947, Ricklefs 1980, Jetz et al. 2008). Na przykład strzyżyki śpiewne *Troglodytes aedon* składają średnio 7 jaj w lęgu w Saskatchewan (Kanada), ale średnio tylko 3,5 jaj w Kostaryce (Young 1994). Ashmole (1963) zaproponował hipotezę, która mówi, że różnice te wynikają z dostępności pokarmu i „dłuższego” dnia w okresie lęgowym, co potwierdzono u nadobniczki drzewnej *Tachycineta bicolor* (Dunn et al. 2000). Występują także różnice między populacjami wyspowymi



Lęg sowy błotnej *Asio flammeus* (©Mark Peck/Flickr.com)



Lęg siewki szarej *Pluvialis dominica* (©Mark Peck/Flickr.com)

a kontynentalnymi, np. wielkość zniesienia sikor na Korsyce jest mniejsza 30–40% niż w południowej Francji, zaś u modraszki *Cyanistes caeruleus* nawet o 250% mniejsza na Teneryfie niż we Francji (Blondel et al. 1987).

- karmienie przez samca. U rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* w okresie składania jaj samiec karmi samicę. Jakość tego pokarmu i jego ilość mają poważny wpływ na sukces reprodukcyjny (Nisbet 1977); podobne zachowanie obserwowano u zimorodka *Alcedo atthis* – zaloty polegają między innymi na wzajemnych gonitwach. Samiec stara się zaimponować samicy zdolnościami łowieckimi, przynosząc jej dziesiątki „zaręczynowych ryb” (Kucharski 2015).

W pojedynczym zniesieniu samica może złożyć od 1 do 22 jaj. Po jednym jaju znajduje się w gnieździe kondorów, petreli, niektórych pingwinów; po 2 jaja znoszą gołębie, lelki, niektóre kolibry; 3–4 jaja – mewy, rybitwy, siewki. Ptaki wodne, bażanty, chruściele, kuropatwy i wiele zagniazdowników składa dużo jaj, nawet do 22 w jednym lęgu. Ptaki wróblowe składają zwykle 6–7 jaj, choć sikory nawet do 19. W obrębie gatunku liczba jaj również się zmienia, np. u sikory modraszki *Cyanistes caeruleus* waha się od 8 do 19.

W grupie siewkowców, która liczy około 210 gatunków, samice prawie zawsze znoszą 4 jaja, np. brodziec krwawodzioby *Tringa totanus* czy biegus zmienny *Calidris alpina*. Eksperymentalne zwiększanie liczby jaj w lęgu powodowało zwiększenie wydatków energetycznych, jakie musieli podjąć rodzice, co skutkowało mniejszym sukcesem reprodukcyjnym. Dodatkowe koszty

związane z wysiadywaniem powodowały także – w następnym roku – zajmowanie gorszych rewirów (Lengyel et al. 2009).

Podbierając codziennie jaja można zmusić ptaki do dalszego ich znoszenia. Takim sposobem krętogłów *Jynx torquilla* w ciągu 62 dni zniósł tyleż jaj (Alderson 1897, Sokołowski 1950). Riviere (1897) wątpił w możliwość nieprzerwanego składania tylu jaj argumentując, że w jego eksperymentach samica krętogłowa składała zawsze „normalną” liczbę jaj, a kolejne zносиła dopiero po kilku dniach przerwy. Północnoamerykański dzięcioł różowoszyi *Colaptes auratus* w ciągu 73 dni złożył aż 71 jaj (Phillips 1887, Salomonsen 1939). Rey (1905) podbierając jaja dwóm samicom wróbla *Passer domesticus*, w czasie od 8 V do 13 VIII, zmusił jedną do złożenia 41 jaj, a drugą, między 21 IV a 31 VII, aż 49 jaj. Najwięcej jaj w ciągu roku znoszą kury domowe, które regularnie produkują 250–300 jaj, a rekord pobiła nioska rasy Leghorn, która zniosła aż 351 jaj (Sokołowski 1950), ale jedna z kur monitorowana przez 9 lat złożyła łącznie 1515 jaj (Dyrzcz 2023). Przegląd literatury dokonany przez Davisa (1955) wykazał, że nie ma dowodu na to, że samice znoszą jaja bez ograniczeń. Tylko w kilku wymienionych wyżej przypadkach samice zniosły więcej jaj. Dla zdecydowanej większości gatunków wielkość zniesienia jest „zaprogramowana”.

PASOŻYTNICTWO WEWNĄTRZ- I MIĘDZYGATUNKOWE

Pasożytnictwo lęgowe ptaków, czyli składanie jaj w obcym gnieździe, to strategia reprodukcyj-



Wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo lęgowe – zniesienie rybitwy rzecznej *Sterna hirundo*; trzy jaja należą do gospodarzy gniazda, jedno do innej samicy (©Arkadiusz Buczyński)



Międzygatunkowe pasożytnictwo lęgowe – lęg śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* z jednym jajem rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* (©Arkadiusz Buczyński)

na, w której pasożyty przerzucają koszty wychowania potomstwa na innego osobnika, żywiciela.

Wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo lęgowe polega na składaniu jaj do gniazd innych ptaków, ale tego samego gatunku. Pasożytnicze samice szybko, podczas ich nieobecności, składają jaja do gniazd gospodarzy; czasami zajmuje im to zaledwie 15 sekund. Pasożytnictwo lęgowe przypadkowe lub świadome spotykane jest u niektórych gatunków ptaków wodnych, dość często, np. u kaczek (Stawarczyk 1995). W polskich warunkach co najmniej u 5 gatunków odnotowano przypadki wychowywania młodych przez inne gatunki kaczek. Na Stawach Milickich znaleziono gniazdo głowienki *Aythya ferina* z 53 jajami, które leżały na sobie w kilku warstwach (Stawarczyk 1995). Spotykane jest to także u mew z rodzaju *Larus* (Duda 2005). Samice szpaka *Sturnus vulgaris*, którym nie powiodło się zdobycie dziupli – podrzucają jaja do

różnych gniazd (Yom-Tov et al. 1974). Zjawisko to jest u szpaka powszechne, a częstotliwość jego występowania w pierwszych lęgach oszacowano na 15–33%. W lęgach powtórzonych po utracie i drugich pasożytnictwa jest rzadkością (Romagnano et al. 1990, Pinxten et al. 1991). Łącznie stwierdzono takie zachowanie u ponad 230 gatunków (Yom-Tov 2001).

Międzygatunkowe pasożytnictwo lęgowe ma miejsce pomiędzy odrębnymi gatunkami. Polega na podrzucaniu jaj przez jednego osobnika (pasożyta) do gniazda ptaka innego gatunku (gospodarza) i pozostawianiu ich pod jego opieką. Powszechnie znanym przykładem gatunku tak się zachowującego jest kukułka *Cuculus canorus*. Warto jednak nadmienić, że jest to tylko jeden ze 108 gatunków, u których międzygatunkowe pasożytnictwo lęgowe obserwuje się regularnie (MacWhirter 1989, Numerov 2003).



Gniazdo głowienki *Aythya ferina* z rozrzuconymi wokół niego jajami zniesionymi przez kilka samic (łącznie znaleziono 53 jaja) (Stawarczyk 1995)



Uszatka błotna *Asio flammeus* w trakcie wysiadywania (©Mark Peck/Flickr.com)



Nur pacyficzny *Gavia pacifica* w trakcie obracania jaj (©Mark Peck/Flickr.com)

POCZĄTEK WYSIADYWANIA

Stwierdzono dwie/trzy podstawowe taktyki inicjowania wysiadywania jaj:

- inkubacja po złożeniu ostatniego jaja,
- inkubacja po złożeniu pierwszego jaja,
- inkubacja po złożeniu połowy lęgu lub po zakończeniu ich zniesienia; polega na przerywanym i nieregularnym wysiadywaniu po złożeniu pierwszych jaj, zaś już nieprzerwanym po skompletowaniu zniesienia. Ta grupa jest dość często niewyróżniana albo włączana do grupy drugiej.

U nielicznych gatunków stwierdzono ciekawe zjawisko opóźniania początku inkubacji. Amerykański drozd wędrowny *Turdus migratorus* może opóźniać wysiadywanie nawet do 4 dni po złożeniu ostatniego jaja (Rowe i Weatherhead 2009). U innych samo rozpoczęcie „wysiadywania” następowało jeszcze przed złożeniem pierwszego jaja, jak np. u gawrona *Corvus frugilegus*, czy bociana białego *Ciconia ciconia*.

Większość gatunków opóźnia rozpoczęcie wysiadywania do czasu skompletowania lęgu. Takie zachowanie gwarantuje rozwój zarodków mniej więcej w tym samym czasie, a w konsekwencji – zsynchronizowane klucie. W stanie spoczynku

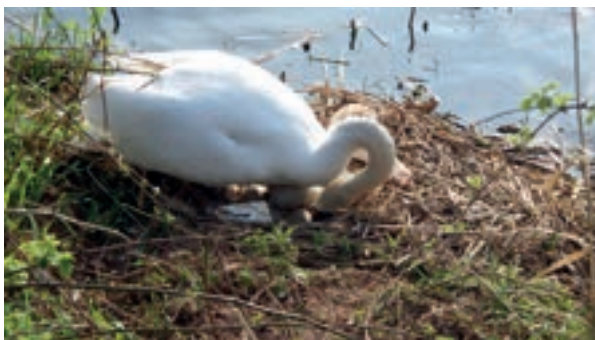
w przypadkach dużych lęgów, np. kuropatw, jaja mogą leżeć nawet przez 20–30 dni. Gołębie rozpoczynają wysiadywanie od złożenia pierwszego jaja, podobnie jak sowy, ptaki szponiaste, bociany, dudki, mewy. Powoduje to klucie asynchroniczne i w gnieździe pisklęta są różnych rozmiarów.

UDZIAŁ PŁCI W WYSIADYWANIU

Skutch (1957) przeprowadził klasyfikację sposobów wysiadywania na podstawie obecności i aktywności rodziców. W najprostszej formie pojawiają się dwie kategorie:

- wysiadują oboje rodzice,
- wysiaduje tylko samiec lub samica.

U około 50% wszystkich rodzin ptaków wysiadują oboje rodzice, u ponad 37% wysiaduje wyłącznie samica, zaś u 6% wysiaduje wyłącznie samiec. U wróblowych aż u 62% rodzin wysiaduje tylko samica (Deeming 2002). Ciekawy zwyczaj ma góropatwa czerwona *Alectoris rufa*, gdyż samica składa jaja do dwóch gniazd, a każdym opiekuje się z osobna tylko jedno z rodziców (Deeming 2002). Udział samca i samicy u sieweczki szarolicej *Charadrius modestus* jest mniej więcej jednakowy, ale w ciągu dnia siedzi prawie



Łabędź niemy *Cygnus olor* w trakcie obracania jaj (©Nott-sexminer/Flickr.com)



Samica pardwy mszarnej *Lagopus lagopus* na gnieździe (©Mark Peck/Flickr.com)

wyłącznie samiec, zaś w nocy tylko samica (Clair et al. 2010). W nocy u europejskich gatunków ptaków wysiaduje prawie wyłącznie samica.

Stosunek czasu spędzonego przez rodziców na gnieździe do czasu przebywania poza nim określany jest jako efektywny czas wysiadywania. Zwykle jeden z partnerów wysiaduje przez około 1–2 godziny, zaś samica wysiaduje nieprzerwanie przez całą noc, do 12 godzin. Ptaki pelagiczne zmieniają się co kilka dni, zaś u pingwinów cesarskich *Aptenodytes forsteri* samce pozbawione są pożywienia przez około 3 miesiące (Vleck i Vleck 2002). U części gatunków samce karmią samice podczas wysiadywania, np. u gawrona *Corvus frugilegus*, a skrajnym tego przykładem są dzioborożce, których samice zostają „zamurowane” w gnieździe i są całkowicie zależne od samców. U niektórych gatunków, kiedy samice opuszczają gniazdo, samiec go pilnuje i chroni przed drapieżnikami.

Kiedy wysiaduje jaja tylko jedna płeć, pojawia się problem jaką ilość czasu poświęcić na wysiadywanie a jaką na żerowanie. U kuropatnika *Ithaginis cruentus* gniazdującego w wysokogórskich lasach 3000 m n.p.m. zarodki tolerują niskie temperatury (poniżej 10°C przez 3,5 godziny dziennie), gdy samica opuszcza gniazdo. Hipotermia embrionalna jest więc powszechna, ale wskaźnik wykluwania wynosi powyżej 90%. Okres inkubacji, wynoszący 37 dni, był o 8–10 dni dłuższy niż w przypadku ptaków żyjących w niewoli (Jia et al. 2010).

Budowę gniazda zajmują się często osobniki tej płci, która później zajmuje się ogrzewaniem

jaj. U ptaków, u których wysiadują oboje rodzice, budowa gniazda jest również pracą wspólną, a gdy inkubacja jest „jednopłciowa”, to i budowa gniazda jest zazwyczaj pracą rodzica wysiadującego. U Turdidae zasiedlających Europę – u 28 z 30 gatunków – gniazda budują wyłącznie samce i u wszystkich 30 gatunków wysiadują samice, ale u europejskich gatunków rodziny Sylviidae budową gniazd i wysiadywaniem może zajmować się wyłącznie samica lub oboje partnerzy. Tylko 9 z 48 gatunków wykazuje odstępstwa od tego wzorca budowy gniazda i późniejszej inkubacji przez tą samą płć (Healy et al. 2015).

WYSIADYWANIE

Wysiadywanie to proces polegający na przeniesieniu ciepła rodziców do wnętrza jaj dla utrzymania stałej temperatury i rozwoju zarodka. Transfer ciepła reguluje przepływ krwi w płamie lęgowej. Dzięki elastyczności chalaz i zmniejszeniu gęstości żółtka w wyniku ciepła, wypływa ono powoli na „wierzch”. Ponadto mniejsza gęstość żółtka w okolicy tarczy zarodkowej powoduje, że tarcza zajmuje zawsze górne położenie, czyli najbliżej źródła ciepła.

Prawie wszystkie gatunki ptaków wysiadują swoje jaja, z wyjątkiem np. kukulek czy nogali. Krążąca we krwi prolaktyna „zmusza” ptaki do wysiadywania, u samców zaś hamuje zachowania seksualne. Poziom tego hormonu krążącego we krwi gwałtownie wzrasta na dzień przed rozpoczęciem inkubacji. Poziom prolaktyny we krwi odpowiada mniej więcej roli, jaką mają



Szlamnik zwyczajny *Limosa lapponica* (©Melissa Gabrielson/Flickr.com)

pełnić w procesie wysiadywania samiec i samica. Jeśli jedna z płci sprawuje większość opieki rodzicielskiej, ma ona stosunkowo wysoki poziom prolaktyny. Odwrotnie, hormon seksualny testosteron, który odpowiada za zachowania agresywne, hamuje przejawianie zachowań rodzicielskich u ptaków. Poziom testosteronu we krwi u samców wysiadujących lęg gwałtownie spada po rozpoczęciu składania jaj (Gill i Prum 2019).

W Finlandii gniazdująca w dziupli muchołówka żałobna *Ficedula hypoleuca* skracała czas przebywania na gnieździe, kiedy budka była sztucznie podgrzewana (Meidell 1961), zaś jaskółka dymówka *Hirundo rustica* przebywała w gnieździe znacznie dłużej w dni chłodne niż w okresie gorąca (Kendeigh 1952).

Ptaki inkubują swoje jaja dopiero po ich zniesieniu, z jedynym wyjątkiem: niektóre kukułki rozpoczynają inkubację już wewnątrz ciała przed ich złożeniem w gnieździe innego gatunku.

Wiele gatunków ptaków zmienia modele wysiadywania w odpowiedzi na zmiany bazy pokarmowej, istnienia drapieżnictwa gniazdowego, zmianę temperatury otoczenia czy zmniejszenie masy ciała. W siedliskach bogatych w pożywienie ptaki skracały wysiadywanie, jak to stwierdzono u epoletnika krasnoskrzydłego *Agelaius phoeniceus* (Zimmerling i Ankney 2005).

Wysiadujący ptak jest zazwyczaj bardzo spokojny, często wydaje się, że zasypia na długie minuty. Jedynie co jakiś czas wstaje na gnieździe, obraca jaja, poprawia konstrukcję gniazda. Kowalik *Sitta europaea*, zwykle hałaśliwy, staje się cichy i skryty w pobliżu gniazda.

Gatunki zakładające gniazda na ziemi czasami wysiadują bardzo wytrwale dopuszczając intruza do samego gniazda, a nawet pozwalają się dotykać, jak np. kszczyk *Gallinago gallinago*, rycyk *Limosa lapponica* i słonka *Scolopax rusticola*. Dzieje się tak zwykle niedługo przed kluciem piskląt, prawdopodobieństwo bowiem sukcesu lęgu zastępczego maleje wraz z postępem sezonu rozrodczego. Dlatego też ewolucyjnie uzasadnione jest to, że ptaki są bardziej skłonne do porzucania lęgów na początku cyklu rozrodczego niż po wykluciu się młodych.

Wiele ptaków morskich wysiaduje nieprzerwanie przez długi czas, podczas którego ani się nie odżywiają, ani nie piją. Pierwsza zmiana wysiadującego samca albatrosa ciemnoniebieskiego *Phoebastria immutabilis* trwa średnio 24,1 dnia (Awkerman et al. 2020). Grant i Whittow (1983) obliczyli, że po 10-dniowym poście albatros traci 243 g (9,6%) masy, w tym 144 g przypada na tkankę tłuszczową. Ptaki się nie odwadniają, ponieważ utratę wody z organizmu równoważy produkcja wody metabolicznej. Post samca pin-



Bączek *Ixobrychus minutus* (©Artur Gerersdorf)



Remiz *Remiz pendulinus*, samiec w okresie lęgowym (©Sergey Yeliseevr/Flickr.com)

gwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri* trwający 115 dni – łączenie się w pary, wysiadywanie i wychowywanie pisklęcia – powoduje utratę 40,5% masy ciała. Samiec inkubuje jajo przez cały 68-dniowy okres wysiadywania. Poziom lipidów w osoczu, głównego źródła energii podczas tego postu, jest wysoki podczas zalotów, spada podczas inkubacji, a następnie wzrasta do wartości maksymalnych podczas klucia (Groscolas 1982). U pingwinów złotoczubych *Eudyptes chrysolophus* poszczenie podczas inkubacji 34–36 dni powoduje spadek masy ciała o 30,9–34,1%; głównym źródłem energii są zapasy lipidów w organizmie (Gill i Prum 2019). Wyjątkiem jest tu remiz *Remiz pendulinus*. U tego gatunku obie płcie są w pełni zdolne do inkubacji, ale zwykle tylko jedno z rodziców podejmuje się tego obowiązku w danym gnieździe. Oboje rodzice wolą pozostawić wysiadywanie swojemu partnerowi, aby wykorzystać inne możliwości lęgowe, dlatego też silnie rywalizują. Samica ukrywa jaja w wyściółce gniazda, aby uniemożliwić samcowi odkrycie, że rozpoczęła składanie jaj, ponieważ pojawienie się prawie kompletnego lęgu może dać samcowi do zrozumienia, że jego udział w tym lęgu jest „zakończony” i najlepsza pora by „odejść”. Ukrywając jaja do czasu, gdy będzie gotowa oddać gniazdo pod opiekę samca, samica stwarza sobie możliwość, by opuścić gniazdo i poszukać okazji do lęgu w innym miejscu. W jednej z dobrze przebadanych austriackich populacji samice remiza kończyły

inkubację swojego pierwszego lęgu w około 50% przypadków. Choć samce wysiadywały lęgi w 20% przypadków, często mniej więcej 30% przypadków zdarzało się, że żadne z rodziców nie podejmowało wysiadywania. Na Stawach Milickich było 45% samotnie wysiadujących samic, 17% samotnie wysiadujących samców i 38% lęgów porzuconych przez obie płci. Ponadto ponad 40% samic i samców skojarzyło się więcej niż raz w czasie okresu lęgowego, a prawie 10% samców pozostało kawalerami. Mniej więcej połowa samców i ponad 40% samic miała zerowy sukces rozrodczy (Franz i Theiss 1983, Persson i Öhrström 1989, Franz 1991, Valera et al. 1996, Czyż et al. 2009, Czyż 2011, Pogany et al. 2012, Kruszewicz 2021).

Obracanie jaj i ich orientacja

Jaja ptaków muszą być systematycznie obracane, aby zarodki w nich nie zamarły (Ar i Sidis 2002), a proces ten jest integralną częścią inkubacji (Deeming 2002a). Jaja przekładane są przede wszystkim za pomocą dzioba, dodatkowo także za pomocą górnej części szyi, piersi oraz brzucha, a rzadko także nóg. Samica kokoszki *Gallinula chloropus* obraca jaja 5 razy na godzinę, zaś samiec 6 razy na godzinę; u zausznika *Podiceps nigricollis* samica – 0,6 raza a samiec – 0,82 raza; krzyżówki *Anas platyrhynchos* – 1,2 raza; gęgawa *Anser anser* – 0,78 raza; żuraw *Grus grus* – 1,15 raza; jarząbek *Tetrastes bonasia* – 1,38 raza; myszółów *Buteo buteo* – 3,87 raza; śmieszka

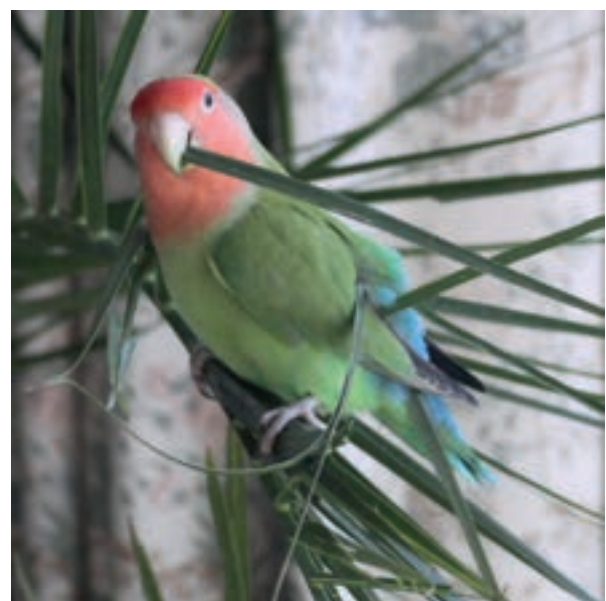


Ostrygojad *Haematopus ostralegus* – wysiadujący ptak (©John Haslam/Flickr.com)

Chroicocephalus ridibundus – 1,76 raza; płomykówka *Tyto alba* – 4,48 raza; modraszka *Cyanistes caeruleus* – 7,07 raza; szczygieł *Carduelis carduelis* – 6,2 raza. Częstotliwość obracania jaj zmienia się w zależności od stopnia zaawansowania wysiadki – u zausznika *Podiceps nigricollis* jaja w pierwszym tygodniu wysiadki były obracane 0,56 raza przez samca i 0,47 raza przez samicę; w drugim tygodniu odpowiednio 0,8 i 0,64 raza, zaś pod koniec wysiadki – jeden raz przez obie płci (Deeming 2002a). U sowy uszatej *Asio otus* stwierdzono 68 „obrotów” jaja w ciągu doby, tj. 2,8 raza na godzinę, mewa siwa *Larus canus* 60–70 obrotów na dobę; sroka *Pica pica* 43–50 obrotów; szpak *Sturnus vulgaris* do 264 razy (Bolotnikov et al. 1985).

Wysiadujący ptak układa jaja w gnieździe aktywnie i w odpowiedniej pozycji. Przeprowadzono wiele eksperymentów polegających na zaburzeniu wzorca i prawie za każdym razem ptaki korygowały pozycję jaja. U świergotka łąkowego *Anthus pratensis* jaja układane są ostrymi biegunami do środka gniazda. U dziwonii *Carpodacus erythrinus* w ciągu doby wysiadujący jaja ptak opuszczał gniazdo 11 razy, w tym czasie zanotowano 11 wariantów rozmieszczenia jaj, ale ułożenie jaj zawsze było jednakowe, a mianowicie – tępym biegunem na zewnątrz gniazda (Bolotnikov et al. 1985). Być może określona orientacja jaj umożliwia lepszą wymianę gazową. U kwiczoła *Turdus pilaris*

w centrum gniazda stężenie dwutlenku węgla było 5–9 razy wyższe niż na jego obrzeżu (Bolotnikov et al. 1985). Doświadczenia prowadzone nad sztucznym ułożeniem jaj w gnieździe wykazały, że z jaj zorientowanych ostrymi biegunami na zewnątrz wykluło się tylko 55% piskląt, zaś odwrotnie tępymi na zewnątrz aż 83% (grupa kontrolna, gdzie jaja regularnie obracano – 86%). Jedną z przyczyn zamierania embrionów było nieodpowiednie ich ułożenie tuż przed kluciem, uniemożliwiające uwolnienie dzioba spod skrzydła i przebicie skorupki jaja.



Nierozłączka czerwonoczelna *Agapornis roseicollis* z materiałem gniazdowym wkładanym pod pióra (<https://www.animal.photos>)

Ptaki gatunków, których zniesienie liczy 1–2 jaja, jak gołębie lub lelki, nie przywiązują większej uwagi do ich ułożenia.

Odstępy w znoszeniu jaj

W przeważającej liczbie przypadków ptaki składają jaja codziennie lub co 2 dni, rzadko co 3–5 dni. Ptaki wróblowe prawie zawsze składają jaja codziennie, ptaki o większej masie jak np. orlik *Clanga pomarina* co 3–4 dni, trzmielojad *Pernis apivorus* co 2–5 dni, bociany i czaple co 2 dni. Ostrygojad *Haematopus ostralegus* drugie jajo znosi zwykle po 24 godzinach, zaś następne co 2 lub nawet co 3 dni. Niektóre ptaki składają jaja z rzadka, np. w przypadku głuptaka maskowego *Sula dactylatra* dwa jaja pojawiają się w odstępie około 6 dni, ale sporadycznie nawet co 12–15 dni (Marchant i Higgins 1990). Zapewne jest to czas potrzebny na wyprodukowanie nowego jaja oraz konieczny dla utrzymania sprawności lotu przez samice. Kiwi *Apteryx* sp. składają jedno jajo w sezonie, ale w rzadkich przypadkach, gdy składają drugie, a nawet trzecie jajo, potrzebują na to aż 14–30 dni (Gill 2007). Czas, jaki zajmuje składanie jaja, jest dość zróżnicowany, generalnie im większe jajo, tym dłuższy proces jego składania. Jedynie kukułka *Cuculus canorus* potrafi złożyć jajo czasie krótszym niż 10 sekund (Seel 1973).

Większość gatunków ptaków składa kolejne jaja mniej więcej o tej samej porze dnia, zwykle wczesnym rankiem – choć niektóre czaplówate składają je w odstępach, które nie są wielokrotnością 24 godzin.

Okres wysiadywania

Okres inkubacji jest bardzo zmienny i trwa od 10 dni (np. u niektórych dzięciołów lub kukulek) do nawet 80–90 dni u albatrosów czy kiwi. U nogali jaja przebywają w kopcach nawet 99 dni (Gill 2007). W Polsce najdłużej na jajach siedzą łąbędzie nieme *Cygnus olor* – do 35 dni, kaczka krzyżówka *Anas platyrhynchos* – 28 dni, gęgawa *Anser anser* – 27–28 dni. Czas wysiadywania nie jest stały dla danego gatunku i zależy od wielu czynników, takich jak temperatury otoczenia, wilgotności, przerw w inkubacji jaj.

Przedłużone wysiadywanie

U części gatunków ptaków spotyka się tzw. przedłużone wysiadywanie. Przyczyny takiego zachowania są mało poznane, ale przypuszcza się, że ptaki w ten sposób wyrównują różnice w rozwoju zarodków (Huin 1997). Takie zachowanie stwierdzono np. u perkoza rdzawoszyjego *Podiceps grisegena*. Normalnie wysiadywanie jaj trwa około 24 dni (21–27), a wydłużone do 34–36 dni, ale wówczas nie ze wszystkich jaj wykluwają się pisklęta (Kłoskowski 1999). Niekiedy ptaki wysiadują niezależne jaja, u przepióra wirginijskiego *Colinus virginianus* stwierdzono wysiadywanie jaj nawet przez 75 dni, gdy normalny okres inkubacji wynosi 23–24 dni (Gill i Prum 2019). Również u ptaków morskich występuje okresowy brak opieki nad jajami. U nawałnika popielatego *Hydrobates furcatus* średni łączny czas pozostawienia lęgu bez opieki wynosi 11 dni,



Rybitwa rzeczna *Sterna hirundo* – wysiadywanie (©Artur Gerersdorf)

dlatego okres inkubacji waha się od 37 do 68 dni. Nieogrzewane jaja ochładzają się do temperatury około 10°C, nawet 0°C jak zanotowano u nurnika *Cepphus grylle*, co świadczy o wysokiej tolerancji na niskie temperatury. Rozwój embrionalny zostaje zawieszony nawet na 14 dni (Vleck i Kenagy 1980, Divoky i Harter 2010).

Przerwy w wysiadywaniu

Wysiadujące ptaki regularnie opuszczają gniazdo w celu zdobycia pokarmu lub uciekają z niego przed drapieżnikiem. Okresy wysiadywania i opuszczania gniazda są zmienne, ale takie cykle trwają od kilku/kilkunastu minut u gatunków wróblowych, do wielu dni, jak u pingwinów. U głuszca *Tetrao urogallus* w ciągu dnia samica wstawiała 16 razy, by obrócić jaja, i zwykle siedziała już potem skierowana w innym kierunku, poza tym do 30 razy gładziła pióra, 4 razy poprawiała gniazdo, a 2–3 razy opuszczała gniazdo (Deeming 2002).

U mewy śniadej *Larus heermanni* nieogrzewane nocą jaja mogą schłodzić się do temperatury, w której bicie serca piskląt ustaje, ale ryzyko nie jest śmiertelne, jeśli jaja będą ponownie ogrzewane (Bennett i Dawson 1979).

TEMPERATURA INKUBACJI JAJ

Temperatura w środku gniazda w naturalnych warunkach wynosi 32–38°C (Ar i Sidis 2002). Ekspozycja na temperatury powyżej 40,5°C jest zwykle śmiertelna, zaś poniżej 26°C następuje zatrzymanie rozwoju zarodka. Wąska tolerancja temperatury i uwodnienia embrionów wewnątrz

jaj wymaga rygorystycznej kontroli ze strony rodziców.

Ilość ciepła wytworzona przez zarodki jest bardzo niewielka, ale opóźnia oziębianie jaj, zwłaszcza gdy zarodki są już dojrzałe (Ar i Sidis 2002). Pijawnik *Pluvianus aegyptius* w ciągu dnia rutynowo zasypuje jaja kilkumilimetrową warstwą piasku. Wysiaduje jedynie w nocy, późnym wieczorem i wczesnym rankiem. Gdy temperatura otoczenia wzrośnie, ptaki zasypują jaja piaskiem, ale cały czas kontrolują jej wzrost. Po osiągnięciu poziomu krytycznego rodzice schładzają lęg przynosząc wodę na piórach piersi i brzucha, co schładza gniazdo do 37–39°C, kiedy tuż obok piasek rozgrzewa się do 50°C (Howell 1979).

Równie ważne, co ogrzewanie jaj, jest ich ocienianie. Jaja rybitwy czarnouchiej *Sterna forsteri* pozostawione na słońcu w ciągu 10 minut osiągają temperaturę 46°C, zaś po 25 minutach aż 50°C (Grant 1982). Podobny do ocienienia efekt daje zwilżanie gniazda i jaj. Ta praktyka jest powszechna wśród ptaków morskich, mew i rybitw oraz siewek. Czajka srokata *Vanellus armatus* podobnie, jak pijawnik *Pluvianus aegyptius* moczy pióra na piersi oraz brzuchu i tak transportuje wodę do gniazda, by schłodzić jaja lub młode. Zwilżanie jaj zaobserwowano także u rybitwy białoczelnej *Sternula albifrons* i mandarynki *Aix galericulata* (Deeming 2002).

Jaja wydrzyka antarktycznego *Stercorarius maccormicki*, lęgnącego się na Antarktydzie, pozostawione bez ogrzewania na gnieździe w ciągu 14 minut oziębiają się do 0°C. Nurzyk polarny *Uria lomvia* gniazdujący na półkach skalnych,



Sosnowka *Periparus ater* z materiałem gniazdowym (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

klifach bez jakiegokolwiek wyściółki, mimo że trzyma jaja między płetwami, to temperatura dolnej części jaja wynosi 0–1°C, podczas gdy górnej, przy płamie lęgowej – 39°C; tylko częste obracanie jaj zapewnia im równomierne ogrzewanie (Carey 2002). Szczególnie skrajne temperatury notowane na Antarktydzie powodują, że różnica temperatur między ogrzewanym jajem a otoczeniem zewnętrznym może wynosić 90°C; rekord ten zanotowano pingwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri* (Carey 2002).

W pewnych przypadkach, np. u strusi, biały kolor skorupki służy do efektywnej ochrony przed przegrzaniem (Bertram i Burger 1981). Najczęściej białe jaja spotykane są u gatunków zakładających gniazda w norach, dziuplach, gdzie jaja są mało widoczne, a koszt produkcji pigmentu byłby niepotrzebnym zużyciem energii. Ponadto białe jaja intensywniej odbijają promienie UV, które są widoczne dla ptaków, a tym samym jaja są znacznie lepiej zauważalne w słabo oświetlonej dziupli (Underwood i Sealy 2002, Aviles et al. 2006).

U gawrona *Corvus frugilegus* w miarę wzrostu temperatury na zewnątrz jaja, ciężar właściwy żółtka zmniejszał się i odwrotnie. Przy temperaturze około 0°C ciężar ten wynosił 1,037 g/cm³, zaś przy 40°C – 1,019 g/cm³ (Bolotnikov et al. 1985). Pod wpływem niskiej temperatury (około 10°C) żółtko pogrążało się w grubą warstwę białka, a przy temperaturze 0°C zajmowało sam środek jaja. Wraz z podnoszeniem się tempera-

tury do około 20°C żółtko wypływa wyżej. Jeżeli ciężar właściwy żółtka jest większy niż białka, to żółtko tonie w białku i na odwrót – jeżeli jest mniejszy, to wypływa. Stan równowagi – żółtko i białko – osiągają w temperaturze około 10°C. W ten sposób tworzy się mechanizm obronny przed przemarzaniem embrionów, co jest szczególnie istotne w przypadku gawrona, który rozpoczyna lęgi wczesną wiosną (Bolotnikov et al. 1985).

WYDATEK ENERGETYCZNY PRODUKCJI LĘGU

Zniesienie jaj to spory wydatek energetyczny dla samicy, w związku z tym rozpoczynają one wytwarzanie jaj wtedy, kiedy mają pewność, że w rewirze jest obfitość pożywienia. Ilość energii potrzebna do produkcji jaja wynosi 4,2 kJ/g u wróblowych do 8,4 kJ/g – dla bogatszych w tłuszcz jaj ptaków wodnych. Samica wróbla *Passer domesticus* musi zjeść 5 kJ pokarmu na każdy 1 kJ, który jest „transferowany” do jaj. Dzienny koszt produkcji jaj wynosi przeciętnie 45–60% podstawowego metabolizmu samicy, od 80 do 130% dla siewek, a powyżej 200% dla ptaków wodnych (Gill 2007). Jeżeli zasoby pokarmowe są w danej chwili mniejsze, samica uzupełnia braki z własnych rezerw. U płaskonosy *Spatula clypeata* rezerwy tłuszczu w trakcie składania jaj spadały o 0,72 g na każdy 1 g tłuszczu przeniesionego do jajek. Spadek rezerw tłuszczu i białek



Tokujące śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

u samicy w okresie wysiadywania wynosił około 26% (Ankney i Afton 1988).

Koszt produkcji jaj u karolinki *Aix sponsa* wynosił prawie 6000 kJ, w tym połowa to węglowodany i tłuszcze, prawie 1600 kJ to białko, ponad 1400 kJ to koszt innych procesów zachodzących w organizmie. Ponad 80% potrzebnej energii pochodzi ze zjadanych bezkręgowców (Drobney 1980). Samice rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* tracą do 16,8% masy ciała pomiędzy złożeniem pierwszego i drugiego jaja, w lęgach dwujajowych (Nisbet 1977).

Samice w trakcie składania jaj potrafią pobrać wapń potrzebny do budowy skorupki z własnych tkanek kostnych. Brakujący wapń starają się uzupełnić zjadaniem zębów gryzoni, muszli ślimaków, kosteczek znajdujących w rewirze. W przypadku kwaśnych deszczy, które rozpuszczają wapń, zdarzają się przypadki niedoboru wapnia. Stwierdzono, że w przypadku niskiej liczebności ślimaków lub ich braku spada sukces reprodukcyjny ptaków leśnych. Eksperymentalne podanie ptakom wapnia powodowało większe rozmiary jaj, wzrost grubości skorupki, jak również ogólną poprawę kondycji samicy i piskląt (Gill 2007). Samice rybitw rzecznych *Sterna hirundo* i rybitw czubatych *Thalasseus sandvicensis* wyszukiwały i połykały fragmenty muszli małży w okresie wytwarzania jaj (Nisbet 1977, Brenninkmeijer et

al. 1997). Znanym zjawiskiem jest również połykanie fragmentów kości i zębów lemingów przez gnieźdzące się na dalekiej północy gatunki siewek (Maclean 1974), a kości z odchodów drapieżnych ssaków przez dzięcioły (Repasky et al. 1991). Także w przypadku mewy siwej *Larus canus* eksperymenty z dokarmianiem pokazały, iż odpowiednia obfitość pokarmu przed składaniem jaj może przełożyć się na ich rozmiar, ale nie wszystkie grupy ptaków reagują w ten sposób (Różycki 2014).

Innym kosztem produkcji jaj jest zmniejszenie się mięśni piersiowych połączone ze wzrostem masy ciała, co skutkuje zmniejszoną zdolnością do lotu, np. samica modraszki *Cyanistes caeruleus* jest w tym czasie 14% cięższa, ale wyraźnie gorzej lata; samce nie wykazują takich zależności (Gill 2007).

Wiele gatunków nie musi korzystać z własnych rezerw, mimo produkcji dużej liczby jaj, np. starzykowi brunatnogłowemu *Molothrus ater*, który składa w sezonie do 36 jaj, na ich wykształcenie wystarczą tylko bieżące zasoby pokarmowe (Ankney i Scott 1980), zaś u wrony amerykańskiej *Corvus brachyrhynchos* stwierdzono zwiększenie tkanki tłuszczowej, która została częściowo wykorzystana w trakcie wychowywania młodych (Young 1989).

Podsumowując – ptaki na produkcję jaj mogą spożywać więcej pokarmu, zmniejszać wydatki



Rozlewiska w ujściu Warty (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)



Ostrzygojady *Haematopus ostralegus* w okresie lęgowym (©Mateusz Matysiak/Fotomaty-siak.pl). Na zdjęciu widać zachowanie ptaków ustalających hierarchię w grupie lęgowej.

energetyczne na inne cele, wykorzystywać własne rezerwy lub stosować dowolną kombinację tych mechanizmów.

Wśród niektórych ptaków wodnych przyjmuje się dwa modele ponoszenia kosztów reprodukcji (Ankney i Afton 1988):

- wiele gatunków gęsi i edredony z obszarów arktycznych i umiarkowanych wykorzystuje znaczne rezerwy (tłuszcze, białka, związki mineralne) w czasie produkcji jaj i w czasie wysiadywania. Potrzebne zasoby są uzupełniane na zimowiskach i w czasie wędrówki na lęgowiska.
- kaczki wykorzystują rezerwy tłuszczu, głównie w trakcie wysiadywania, natomiast białka i składniki mineralne pochodzą jedynie ze spożywanego pokarmu.

Najnowsze badania wykazują, że kwestia wykorzystania energii jest bardziej skomplikowana. Niektóre siewki w obszarach arktycznych wykorzystują prawie wyłącznie miejscowe zasoby, bez potrzeby uciekania się do rezerw (Gill 2007).

Pingwiny znoszą zwykle dwa jaja, ale drugie jajo jest 20–70% większe niż pierwsze i znoszone jest kilka dni później. Pierwsze z piskląt jest mniejsze i zwykle ginie w jakiś czas po narodzeniu. Wyjaśnienie może być takie, że pierwsze jajo jest jakby przeznaczone dla drapieżników lub może zostać stracone w walkach międzysąsiedzkich, zanim rodzice rozpoczną wysiadywanie, np. 54% par pingwinów złotoczubych *Eudyptes chrysolophus* traci pierwsze jajo zanim jeszcze samica zniesie drugie. Takie straty połączone z wysoką śmiertelnością podczas wysiadywania preferują zniesienie z 2 jaj, przy czym jedno jajo

jest „ubezpieczeniem”. Alternatywna hipoteza sugeruje, że pingwiny ewoluują ze zniesień 2-jajowych do 1-jajowych i właśnie jesteśmy tego świadkami (Gill 2007).

Zwiększona produkcja jaj w danym sezonie zmniejsza sukces rozrodczy w następnym roku. Eksperymentalne zwiększenie liczby jaj w lęgach mew żółtonogich *Larus fuscus* spowodowało obniżenie sukcesu reprodukcyjnego w roku następnym, mniejsza była również wielkość zniesienia (Nager et al. 2001).

LITERATURA

- Alderson H. 1897. Wonderful egg-producing powers of the Wryneck. *Zoologist* ser. 4, 1: 511–512.
- Ankney C.D., Afton A.D. 1988. Bioenergetics of breeding Northern Shovelers: diet, nutrient reserves, clutch size, and incubation. *Condor* 90: 459–472.
- Ankney C.D., Scott D.M. 1980. Changes in nutrient reserves and diet of breeding brown-headed cowbirds. *Auk* 97: 684–696.
- Ar A., Sidis Y. 2002. Nest micro-climate during incubation. [w:] Deeming D.C. (ed.). *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford, ss. 143–160.
- Ashmole N.P. 1963. The regulation of numbers of tropical ocean birds. *Ibis* 103: 458–473.
- Aviles J.M., Soler J.J., Perez-Contreras T. 2006. Dark nests and egg colour in birds: possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability. *Proc. Biol. Sci.* 273: 2821–2829.
- Awkerman J.A., Anderson D.J., Whittow G.C. 2020. Laysan Albatross (*Phoebastria immutabilis*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.layalb.01>.
- Bennett A.F., Dawson W.R. 1979. Physiological responses of embryonic Heermann's Gulls to temperature. *Physiological Zoology* 52: 413–421.
- Bertram B.C.R., Burger A.E. 1981. Aspects of incubation in ostriches. *Ostrich* 52: 36–43.
- Blondel J., Clamens A., Cramm P., Gaubert H., Isenmann P. 1987. Population studies on Tits in the Mediterranean Region. *Ardea* 75: 21–34.
- Bolotnikov A.M., Surakov A.I., Kamenski U.N., Dobrinski L.N. 1985. *Ekologia rannego ontogeneza ptic*. AN SSSR, Swierdłowski.
- Brenninkmeijer A., Klaassen M., Stienen E.W.M. 1997. *Sandwich Terns*



Samce batalionów *Calidris pugnax* w szacie godowej (©Frans Vandewalle/Flickr.com)

- Sterna sandvicensis* feeding on shell fractions. *Ibis* 139: 397–400.
- Carey C. 2002. Incubation in extreme environments. [w:] Deeming D.C. (ed.). *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford, ss. 238–253.
- Clair S.J.J., Kupper C., Herrmann P., Woods R., Szekely T. 2010. Unusual incubation sex-roles in the Rufous-chested Dotterel *Charadrius modestus*. *Ibis* 152: 402–404.
- Czyż B. 2011. Do female Penduline Tits *Remiz pendulinus* adjust parental decisions to their mates' behaviour? *Ardea* 99: 27–32.
- Czyż B., Persson O., Öhrström P. 2009. Male and female Penduline Tit *Remiz pendulinus* can reverse their desertion decisions. *Ornis Svecica* 19: 215–221.
- Davis D.E. 1955. Determinate laying in Barn Swallows and Black-billed Magpies. *Condor* 57: 1–87.
- Deeming D.C. 2002. Patterns and significance of egg turning. [w:] Deeming D.C. (ed.). *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford, ss. 161–178.
- Deeming D.C. 2002a. Behaviour pattern during incubation. [w:] Deeming D.C. (ed.). *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford, ss. 63–87.
- Divoky G.J., Harter B.B. 2010. Supernormal delay in hatching, embryo cold tolerance and egg-fostering in the Black Guillemot *Cephus grylle*. *Marine Ornithology* 38: 7–10.
- Drobney R.D. 1980. Reproductive bioenergetics of Wood Ducks. *Auk* 97: 480–490.
- Duda N. 2005. Wewnętrzne pasożytnictwo lęgowe u mew. *Wiad. Ekol.* 51, 4: 225–237.
- Dunn P.O., Thusius K.J., Kimber K., Winkler D.W. 2000. Geographic and ecological variation in clutch size of tree swallows. *Auk* 117: 211–215.
- Franz D. 1991. Paarungssystem und Fortpflanzungsstrategie der Beutelmeise (*Remiz p. pendulinus*). *J. Orn.* 132, 3: 241–266.
- Franz D., Theiss N. 1983. Brutbiologie und Bestandsentwicklung einer farbenberingten Population der Beutelmeise *Remiz pendulinus*. *Verh. Orn. Ges. Bayern* 23: 393–442.
- Gill F.B. 2007. *Ornithology*, 3 ed. Freeman, New York.
- Gill F.B., Prum R.O. 2019. *Ornithology*. 4 ed. W. H. Freeman and Company, New York.
- Goławski A. 2006. Biologia lęgowa gąsiorka *Lanius collurio* w ekstenywnym krajobrazie rolniczym wschodniej Polski. *Not. Orn.* 47: 1–10.
- Grant G.S. 1982. Avian incubation: Egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in hot environment. *Ornithol. Monogr.* nr 30.
- Grant G.S., Whittow G.C. 1983. Metabolic cost of incubation in the Laysan Albatross and Bonin Petrel. *Comparative Biochemistry Physiology* 74 (A): 72–82.
- Groscolas R. 1982. Changes in plasma lipids during breeding, molting, and starvation in male and female emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*). *Physiological Zoology* 55: 45–55.
- Healy S.D., Morgan K.V., Bailey I. 2015. Nest construction behaviour. [w:] Deeming C.D., Reynolds J.S. (eds.). *Nests, eggs and incubation: New ideas about avian reproduction*, ss. 16–28, Oxford University Press, Oxford UK.
- Hobson K.A. 2021. Pelagic Cormorant (*Urile pelagicus*), version 1.1. In *Birds of the World* (Editor not available). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.pelcor.01.1>.
- Holt D.W., Larson M.D., Smith N., Evans D.L., Parmelee D. F. 2020. Snowy Owl (*Bubo scandiacus*), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.snoow1.01>.
- Howell T.R. 1979. *Breeding biology of the Egyptian plover, Pluvianus aegyptius*. University California Press.
- Huin N. 1997. Prolonged incubation in the Black-browed Albatross *Diomedea melanophris* at South Georgia. *Ibis* 139: 178–180.
- Jetz W., Sekercioglu C.H., Bohning-Gaese K. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biology* 6:e303.
- Kendeigh S.C. 1952. Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biol. Mon.* 22: 1–358.
- Klomp H. 1970. The determination of clutch size in birds: review. *Ardea* 58: 1–125.
- Kloskowski J. 1999. Prolonged incubation of unhatchable eggs in Red-necked Grebes (*Podiceps grisegena*). *J. Orn.* 140: 101–104.
- Kruszewicz A. 2021. *Tajemnice ptasiej alkowy*. Editio, Gliwice.
- Kucharski R. 2015. *Zimorodek – fascynacje znad Drawy*. Drawno.
- Lack D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302–352.
- Lengyel S., Kiss B., Tracy C.R. 2009. Clutch size determination in shorebirds: Revisiting incubation limitation in the pied avocet (*Recurvirostra avosetta*). *J. Animal Ecol.* 78: 396–405.
- Maclean G.L. 1974. Belly-soaking in the Charadriiformes. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 72: 74–82.
- MacWhirter R.B. 1989. On the rarity of intraspecific brood parasitism. *Condor* 91: 485–492.
- Marchant S., Higgins P.J. (eds.). 1990. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds*. vol.1, Ratites to ducks; part B, Australian pelican to ducks. Melbourne, Oxford University Press.
- Meidell O. 1961. Life history of the Pied Flycatcher and Redstart in Norwegian mountain area. *Nytt magasin for Zoologi* 10: 5–48.
- Nager R.G., Monaghan P., Houston D.C. 2001. The cost of egg production: Increased egg production reduces future fitness in gulls. *J. Avian Biol.* 32: 159–166.
- Nisbet I.C.T. 1977. Courtship feeding and clutch size in Common Terns. ss. 101–109. [w:] *Evolutionary ecology*, Stonehouse B., Perrins C. (eds.). London.
- Numerov A.D. 2003. *Mezhvidovoy i vnutrividovoy gnezdovoy parazitizm u ptits*. Voronezh: FGUP Voronezh. s. 517.
- Payevsky V.A. 1985. *Demografiya ptits*. Leningrad, Nauka.
- Persson O., Öhrström P. 1989. A new mating system: ambisexual polygamy in the Penduline Tit *Remiz pendulinus*. *Ornis Scand.* 20: 105–111.

- Phillips C.L. 1887. Egg-laying extraordinary in *Colaptes auratus*. Auk 4: 346.
- Pinxten R., Eens M., Verheyen R.F. 1991. Conspecific nest parasitism in the European starling. Ardea 79: 15–30.
- Pogány A., Dijk R.E.V., Horvath P., Szekely T. 2012. Parental behavior and reproductive output in male-only cared and female-only cared clutches in the Eurasian penduline tit (*Remiz pendulinus*). Auk 129, 4: 773–781.
- Repasky R.R., Blue R.J., Doerr P. D. 1991. Laying Red-cockaded Woodpeckers cache bone fragments. Condor 93: 458–461.
- Rey E. 1905. Die Eier der Vögel Mitteleuropas. Gera-Untermhaus (Köhler).
- Ricklefs R.E. 1980. Geographic variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. Auk 97: 38–49.
- Riviere B. 1897. Egg producing powers of birds. Zoologist ser. 4, 1: 575.
- Romagnano L., Hoffenberg A.S., Power H.W. 1990. Intraspecific brood parasitism in the European starling. Wilson Bulletin 102: 279–291.
- Rowe K.M.C., Weatherhead P.J. 2009. A third incubation tactic: delayed incubation by American Robins (*Turdus migratorius*). Auk 126: 141–146.
- Różycki A.Ł. 2014. Fenologia rozrodu i produkcja jaj mew: uwarunkowania i konsekwencje w warunkach środkowej Wisły. Rozprawa doktorska. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok.
- Salomonsen F. 1939. Oological studies in gulls. 1. Egg-producing powers of *Larus argentatus* Pont. Dansk. Orn. Foren. Tidsskr. 33: 113–133.
- Seel D.C. 1973. Egg-laying by the Cuckoo. British Birds 66: 528–535.
- Skutch A.F. 1957. The incubation patterns of birds. Ibis 99: 69–93.
- Slagsvold T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. Oecologia 54: 159–169.
- Sokołowski J. 1950. Z biologii ptaków. Warszawa.
- Stawarczyk T. 1995. Strategia rozrodu kaczek w warunkach wysokiego zagęszczenia na stawach milickich. Acta Universitatis Wratislaviensis nr 1790. Prace Zoologiczne 31: 1–110.
- Underwood T.J., Sealy S.G. 2002. Adaptive significance of egg coloration. [w:] Deeming D.C. (ed.). Avian incubation, behaviour, environment and evolution. Oxford University Press, Oxford, ss. 280–298.
- Valera F., Hoi H., Schleicher B. 1996. Egg burial in Penduline Tits, *Remiz pendulinus* – its role in mate desertion and female polyandry. Behavioral Ecology 8, 1: 20–27.
- Vleck C.M., Kenagy G.J. 1980. Embryonic metabolism of the Fork-tailed Storm-Petrel: physiological patterns during prolonged and interrupted incubation. Physiological Zoology 53: 32–42.
- Vleck C.M., Vleck D. 2002. Physiological condition and reproductive consequences in Adélie penguins. Integrative Comparative Biology 42: 76–83.
- Winkler D.W., Walters J.R. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. Current Ornithology 1: 33–68.
- Yom-Tov Y., Dunnet G.M., Anderson A. 1974. Intraspecific nest parasitism in the Starling *Sturnus vulgaris*. Ibis 116: 87–90.
- Yom-Tov Y. 2001. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. Ibis 143: 133–143.
- Young L.S. 1989. Body composition and diet of breeding female common crows. Condor 91: 671–674.
- Young B.E. 1994. Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in House Wrens. Auk 111, 3: 545–555.
- Zimmerling J.R., Ankney C.D. 2005. Variation in incubation patterns of Red-winged Blackbirds nesting at lagoons and ponds in Eastern Ontario. Wilson Bulletin 117, 3: 280–290.



Siniak *Columba oenas* w dziupli po dzięciole czarnym *Dryocopus martius* (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)

Samice wszystkich gatunków ptaków są jajorodne i składają jaja w miejsce naturalne lub wykonane przez ptaki (Mainwaring et al. 2015), które nazywamy gniazdem. W określonym stadium cyklu rozrodczego ptaki przystępują do jego budowy. Termin „gniazdo” dla pewnych gatunków jest pojęciem względnym, ponieważ nie wszystkie gatunki budują prawdziwe gniazda. Nurzyki *Uria aalge* składają jaja na półce skalnej, a lelek *Caprimulgus europaeus* wprost na ściółce leśnej. Gniazd typowych nie budują sowy i dzięcioły czy pingwiny cesarskie *Aptenodytes forsteri*, które „wysiadują” jajo pomiędzy brzuchem a stopami. Takich jednak gatunków jest w krajowej awifaunie niewiele.

Potrzeba budowy ptasich gniazd wynika z czterech głównych przesłanek (Collias i Collias 1984, Hansell 2000):

- Gniazdo chroni jaja w trakcie inkubacji, a dzięki swej budowie utrzymuje je razem w jednym miejscu i umożliwia wysiadującemu ptakowi równomierne ogrzewanie; służy do przebywania rodziców opiekujących się lęgiem.
- W okresie postembrionalnym gniazdo stanowi miejsce, gdzie wiele gatunków ptaków karmi pisklęta aż do uzyskania samodzielności.
- Gniazdo sprzyja powstaniu optymalnego mikroklimatu dla rozwoju zarodków, a potem piskląt, chroniąc je od wiatru, wilgoci, deszczu, chłodu i innych niesprzyjających czynników atmosferycznych.
- Gniazdo chroni jaja, pisklęta oraz wysiadującego ptaka przed zewnętrznymi wrogami poprzez

swą kryptyczną budowę lub posadowieniu w miejscu niedostępnym dla drapieżników.

Budowa gniazda jest w dużej mierze instynktowna, struktura bowiem gniazda i dobór materiałów jest wewnątrzgatunkowo dość słabo zróżnicowany (Seed i Byrne 2010). Ptakizymane w niewoli także mają skłonność do budowania gniazd według sposobu przyjętego przez dany gatunek w naturze. Ta zdolność pokazuje silny wpływ genów na tego typu zachowania. Jednakże nie można pominąć czynnika uczenia się, np. starsze ptaki zwykle budują gniazda solidniejsze niż młodsze (Welty i Baptista 1988, Healy et al. 2015). Potwierdza to, że uczenie się odgrywa istotną rolę w wielu decyzjach związanych z budową gniazda (Breen et al. 2016). Korsykańskie sikory modraszki *Cyanistes caeruleus* regularnie umieszczają przez cały okres wysiadywania i rozwoju piskląt w budowanych gniazdach fragmenty kilku gatunków aromatycznych roślin, a wybierane przez ptaki rośliny stanowią znikomy odsetek flory tego regionu (Petit et al. 2002).

Wykute przez dzięcioły dziuple wykorzystywane potem przez inne gatunki, tworząc złożoną sieć międzygatunkowych więzi i interakcji. W Polsce dziuple po dzięciole czarnym *Dryocopus martius* zasiedlają dziuplaki wtórne np. siniak *Columba oenas*, gągoł *Bucephala clangula*, nurogęs *Mergus merganser* (Kosiński et al. 2010, Zawadzki 2020).

KLASYFIKACJA OGÓLNA GNIAZD

Gniazda ptaków ze względu na ich umieszczenie, konstrukcję, rodzaj użytych do budowy materiałów, są tak różnorodne i zmienne, że



Bocian biały *Ciconia ciconia* – gniazdujący kolonijnie (©Miguel A. Monjas/Wikimedia Commons)



Nogal brunatny *Alectura lathamii* (©Doug Beckers/Flickr.com). Kopiec może mieć do 5 metrów wysokości i 12 metrów średnicy oraz mieć ciężar kilku ton, a ptaki używają takiego miejsca nawet 100 lat.



Rybitwa białoczelna *Sternula albifrons* – lęg na piasku (©Michał Radziszewski); poniżej jej gniazdo w gęstej roślinności (©Piotr Świętochowski)



Raniuszek *Aegithalos caudatus* – typowe gniazdo (©Nott-sexminer/Flickr.com)

trudno podać zunifikowaną klasyfikację. Poniżej przedstawiono schematyczną klasyfikację, a to na podstawie cech konstrukcyjnych oraz miejsca lokalizacji (Collias i Collias 1984).

A. Gniazda, w których inkubacja odbywa się z wykorzystaniem ciepła pochodzącego



Skowronek borowy *Lullula arborea* (©Michał Radziszewski)



Raniuszek *Aegithalos caudatus* (©Broughtona i Wayne 2020). Warstwa zewnętrzna gniazda składa się głównie z białych włókien z tworzywa sztucznego, prawdopodobnie poliestru, które były połączone pajęczynami z niewielkim dodatkiem mchu, nadając całości szarawy kolor; dodatkowo z przyklejonymi plechami porostów.



Sroka *Pica pica* niosąca materiał na gniazdo (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)

z otoczenia (np. ciepło słońca, wulkanu, gorące źródła, rozkład resztek roślinnych z budowanych kopców), a jaja zakopane są w ziemi. Zalicza się tu nogale.

B. Gniazda, w których inkubacja odbywa się to pod wpływem ciepła pochodzącego z otoczenia (lęg czasowo zakopany w glebie), to od ciepłoty rodziców, np. w pewnych okresach jaja przysypane są piaskiem jak u pijawnika *Pluvianus aegyptius*, albo rodzice nie wysiadują je w trakcie upalnych dni, jak np. u niektórych australijskich astrylid.

C. Gniazda, w których jaja wysiadują rodzice – przeważająca część ptaków.

1. Brak gniazda, jaja leżą na dnie czarki,
 - a. Jaja umieszczone wprost na glebie lub skale, np. u rybitwy białoczelnej *Sternula albifrons*, nurzyków.
 - b. Jaja ukryte w fałdzie skórny i stopach, np. u pingwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri*.
2. Jaja składane w norze lub „gotowej” dziupli, gniazdo zbudowane jest z niewielkiej ilości materiału.



Koliberek miodowy *Mellisuga minima* (©Runesm/Wikimedia Commons)



Modraszka *Cyanistes caeruleus* – „zagrzebana” w materiale gniazdowym (©Arnstein Rønning/Wikimedia Commons)

- a. Ptaki wykorzystują naturalne zagłębienia między skałami np. nawałnik bury *Hydrobates homochroa* lub dziuple w drzewach, np. amerykański strzyżek śpiewny *Troglodytes aedon*, nadobniczka drzewna *Tachycineta bicolor*.
- b. Ptaki wygrzebują norę w ziemi (wiele gatunków burzyków) lub w stromym brzegu, np. żołą, brzegówka *Riparia riparia*, jak również wykuwają w drzewie (większość dzięciołów).



Kolonia lęgowa jaskółki rdzawoszyjej *Petrochelidon pyrrhonota* (©Erin i Lance Willett/Flickr.com)

3. Gniazda otwarte.

- a. Umieszczone na ziemi, np. u mew, części Passeriformes.
- b. Zlokalizowane na klifach, ścianach budynków, w jaskiniach lub ich szczelinach, wszelkiego rodzaju budowlach, np. jerzyk *Apus apus*, dymówka *Hirundo rustica*.
- c. Umieszczone na wodzie, np. perkozy, część rybitw.
- d. Przymocowane do zielnej roślinności nad wodą lub ziemią, np. gatunki z rodzaju *Acrocephalus*.
- e. Na drzewach i krzewach; bardzo wiele gatunków, od gniazd „prostych” np. u gołębi, po finezyjne gniazda wilgi *Oriolus oriolus*, lub ogromne gniazda orłów.

4. Gniazda kuliste, dotyczy głównie gatunków ze strefy tropikalnej.

- a. W norach ziemnych lub dziupli drzewa, np. u gatunków z rodziny kwiatówek Dicaeidae.
- b. Gniazda z różnorodnych materiałów umieszczone na ziemi lub tuż nad nią, np. niektóre wodniki.
- c. Gniazda z błota i odchodów zwierząt, np. u jaskółki rdzawoszyjej *Petrochelidon pyrrhonota*.
- d. Gniazda z puchu roślinnego lub sierści zwierząt, np. u remiza *Remiz pendulinus*.
- e. Daszek z dużego liścia, u gatunków z rodzaju krawczyk *Orthotomus*.
- f. Gniazdo uwite z włókien roślinnych przeplatanych z pajęczyną oraz nitkami grzybni, np. u nektarników i wielu innych gatunków tropikalnych.
- g. Strzecha z suchych łodyg traw lub słomy, u afrykańskich wróbel z rodzaju *Plocepasser*.
- h. Gniazda utkane z zielonych i elastycznych materiałów roślinnych, u gatunków z rodziny wikłaczowatych Ploceinae.



Cierniówka *Curruca communis* (©Nottsexminer/Flickr.com)



Wikłacz złotogłowy *Ploceus philippinus* (©J.M.Garg/Wikimedia Commons)

5. Gniazdo zespołowe, mające dwie lub więcej komór gniazdowych, np. u plamowca *Dulus dominicus*, tkacza towarzyskiego *Philetairus socius*.

D. Jaja składane w gnieździe innego gatunku.

1. Rodzice troszczą się o jaja i potomstwo, np. puchacz wirginijski *Bubo virginianus* lub wróbel kasztanowaty *Passer eminibey*.
2. Pasożytnictwo lęgowe, np. u wielu gatunków Cuculidae.

OPIS GNIAZDA

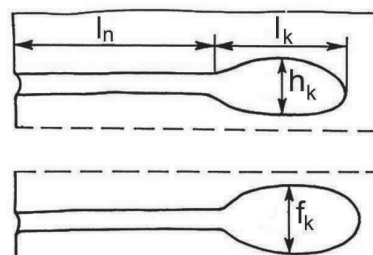
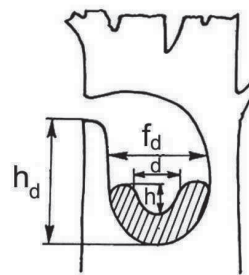
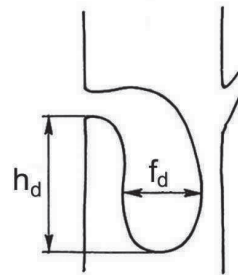
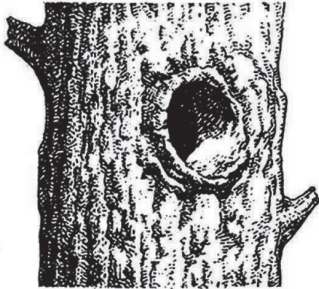
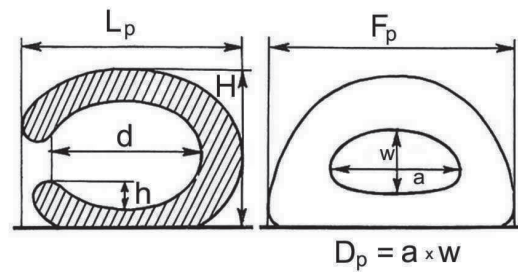
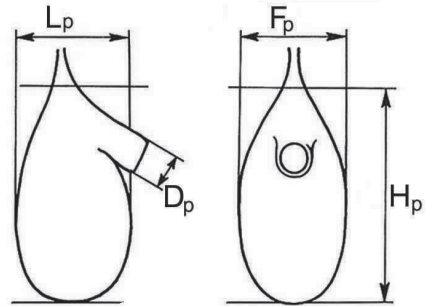
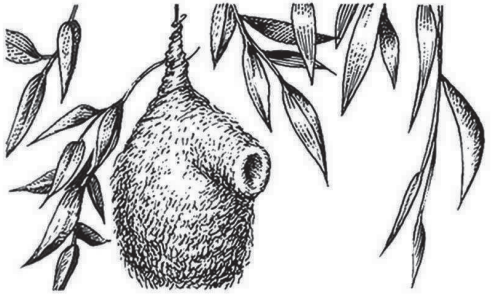
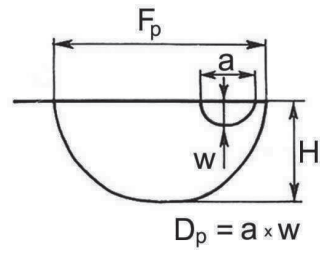
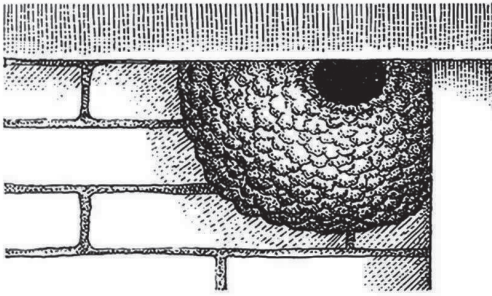
Ptasie gniazda są szczególnymi konstrukcjami, tworzonymi w uporządkowany sposób. Architektura gniazda przeważającej liczby gatunków posiada szereg wspólnych elementów, dlatego ważne jest, aby opisy gniazd były prowadzone na jednolitych zasadach.

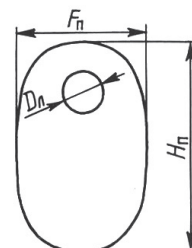
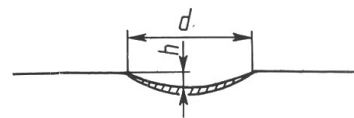
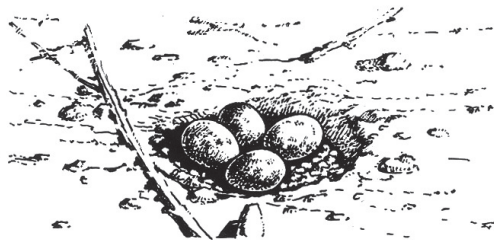
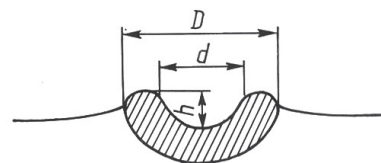
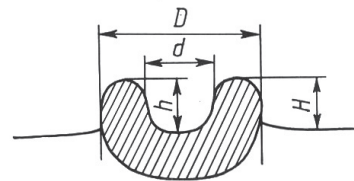
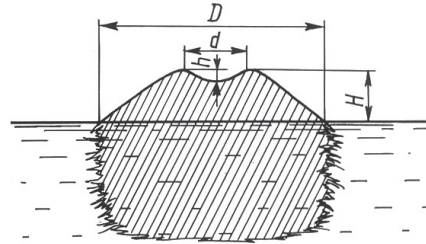
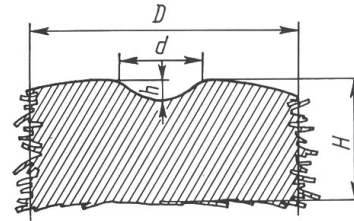
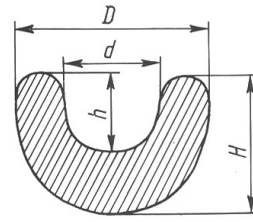
Gniazda opisuje się zwykle i określa ilościowo, a to pod względem ich zewnętrznej średnicy zewnętrznych i wewnętrznych oraz głębokości, a także średnicy wewnętrznej (Deeming 2013). Takie dane pozwalają na obliczenie grubości

Opis gniazd – następne strony (wg Nikiforov et al. 1989, zmienione).

Objaśnienia:

H	– wysokość gniazda
H _p	– wysokość gniazda zamkniętego
a	– szerokość otworu wlotowego
w	– wysokość otworu wlotowego
h	– głębokość gniazda
h _d	– głębokość dziupli
h _k	– wysokość komory dziupli
D	– średnica zewnętrzna gniazda otwartego
D _p	– średnica otworu wlotowego
d _p	– średnica wewnętrzna
L _p	– szerokość gniazda zamkniętego
l _p	– długość nory
l _n	– długość komory lęgowej
F _n	– średnica gniazda zamkniętego typu
f _d	– szerokość dziupli
f _k	– szerokość komory lęgowej







Kawka *Corvus monedula* – gniazdo w otworze wentylacyjnym (©Michał Radziszewski)

ścianek gniazda, a także masy gniazda. Zainteresowanie tymi danymi rośnie ze względu na ich przydatność do analiz, które pozwalają na porównania między-, jak i wewnątrzgatunkowe. Co ważne, te pierwsze mogą dostarczyć cennych informacji na temat ewolucji gniazda jako struktury, podczas gdy te drugie mogą pozwolić na lepsze zrozumienie plastyczności fenotypowej konstruowania gniazda jako wzorca zachowania.

W polskiej literaturze ornitologicznej opis morfologii gniazda według zunifikowanych zasad przedstawili Gotzman i Jabłoński (1972). Charakterystykę oparto na klasycznej budowie gniazda gąsiorka *Lanius collurio*. Mniej jednolita jest terminologia dotycząca innych, rzadziej spotykanych gniazd ptaków.

Pobieranie wymiarów gniazd nie jest proste. Modelowe rysunki przedstawione na poprzednich stronach ułatwiają zorientowanie się w metodach uzyskiwania pomiarów. Ogromna różnorodność kształtów, form, częsty brak spójności



Makolągwa *Linaria cannabina* – przykład gniazda gdzie większość materiałów w warstwie zewnętrznej jest wygładzona (©Paulina Grzęda/Ornitho.pl)



Krawczyk zwyczajny *Orthotomus sutorius* (©Nottsexminer/Flickr.com)

konstrukcji itd. powodują, że dokładny pomiar jest w dużej części przypadków niemożliwy. Względnie najłatwiej i najściślej określić średnicę wewnętrzną i głębokość gniazda. Pomiarów należy dokonywać w okresie wysiadywania jaj, bowiem później, w trakcie rozwoju piskląt gniazdo ulega rozepchnięciu i częściowo zniszczone.

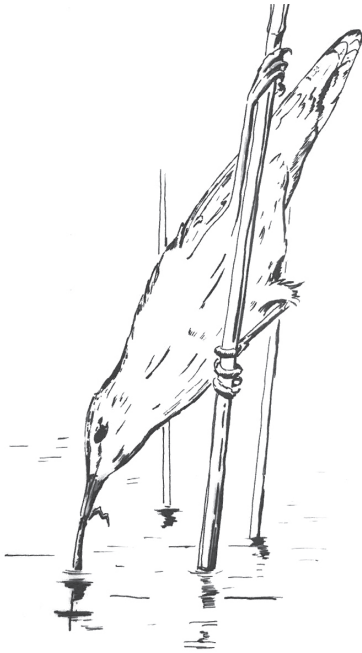
ŚREDNICA ZEWNĘTRZNA (oznaczona jako D). Jest to wymiar gniazda w jego najszerszym miejscu. Średnica mierzona jest zwykle do zewnętrznych ścian boków gniazda, z pominięciem sterzących luźno gałęzi czy łodyg traw. Niekiedy gniazdo przybiera owalny kształt, w związku z tym otrzymujemy dwa wyniki – w najszerszym i najwęższym miejscu.

Pomiar ŚREDNICY WEWNĘTRZNEJ (d) wykonywany jest między wewnętrznymi ścianami czarki.

GŁĘBOKOŚĆ (h) mierzona jest od poziomu brzegów czarki do jej dna. W przypadku gniazd zamkniętych od góry mierzy się od dolnej krawędzi otworu wlotowego do dna gniazda (np. u raniuszka *Aegithalos caudatus*). Dziuple mie-



Strzyżyk *Troglodytes troglodytes* – gniazdo ukryte w gęstych roślinach (©Nottsexminer/Flickr.com)



Samica trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus* zanurzająca w wodzie materiał na gniazdo (Kluyver 1955)

rzy się na różne sposoby, zwykle jednak od dna do dolnej krawędzi otworu wlotowego. Podobnie postępuje się w przypadku komór lęgowych położonych w norach.

WYSOKOŚĆ (H). Wysokość mierzona jest od podstawy czary do jej szczytowych brzegów. Ustalenie górnej granicy jest zwykle proste i nie budzi wątpliwości, zaś podstawa gniazda na obrzeżu jest zwykle luźna i materiał gniazdowy sterczy na wszystkie strony. Podobnie jak i w przypadku średnicy gniazda należy pomijać luźne gałęzie lub łodygi traw.

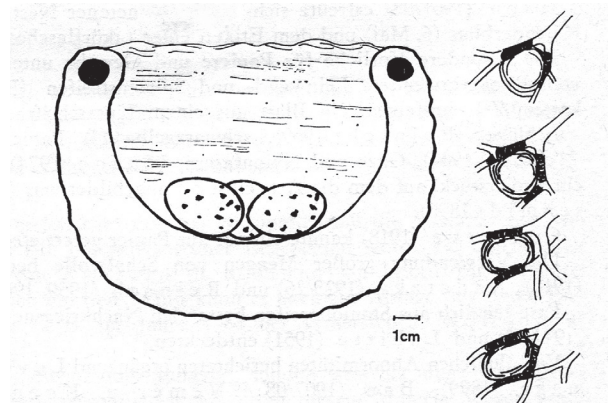
Pozyskanie pomiarów **MASY GNIAZDA** w warunkach naturalnych jest praktycznie niewykonalne. Możliwe staje się dopiero po wylocie piskląt lub w przypadku porzucenia gniazda i przeniesieniu go do laboratorium. Materiał gniazdowy



Tkacz (towarzyski) *Philetairus socius* – przykład gniazda zbiorowego (©David Berliner/Flickr.com)



Przykładowe rozmieszczenie trzciny pospolitej (czarne kropki) podtrzymujące gniazda trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus* (Bocheński i Kuśnierczyk 2003)



Przykładowe przyczepy gniazda wilgi *Oriolus oriolus* (Creutz 1985)

musi być wyschnięty, a np. gałązki, do których gniazdo było przymocowane, delikatnie usunięte. W warunkach naturalnych gniazda będą nieco cięższe, bowiem zawierają więcej wody. Gniazdo kolibra zwanego igłodziobkiem *Orthorhynchus cristatus* ma masę około 0,8 g, czyli znacznie mniejszą niż masa osobnika dorosłego 2,4 g (Hansell 2000). Gniazda poszczególnych gatunków mogą wykazywać zmienność masy, w zależności od lokalnych warunków, m.in. od szerokości geograficznej, zajmowanego siedliska, wysokości nad ziemią, zaawansowania sezonu lęgowego (Healy et al. 2015). Dubiec i Mazgajski (2013) wykazali, że u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca* masa gniazda wzrastała wraz z zaawansowaniem okresu lęgowego. Gniazda drozdka rudego *Hylocichla mustelina* zmieniają się wraz z upływem czasu – grubość ścian i wysokość gniazda maleje wraz z upływem sezonu lęgowego, podczas gdy szerokość wnętrza gniazda – wzrasta (Powell i Rangen 2000).

Z krajowych gatunków tylko w przypadku remiza mamy do czynienia z tzw. zaczepem lub osnową, na której ptak rozpoczyna tkanie właściwego gniazda. Długość mierzy się od podstawy zaczepu do jego końca na gałązce.



Nocolot szary *Nyctibius griseus* na „gnieździe” z pisklęciem (©Eduardo Hildt/Flickr.com)



Drozd wędrowny *Turdus migratorius* (©Chili_bob/Flickr.com)

DŁUGOŚĆ I ŚREDNICA NORY (I_n). U ptaków gniazdujących w wykopanych norach ziemnych (np. żoła *Merops apiaster*, brzegówka *Riparia riparia*, zimorodek *Alcedo atthis*) dokonuje się pomiarów długości i średnicy.

DZIUPŁA to komora wewnątrz pnia lub gałęzi drzew – naturalna lub wykuta przez niektóre gatunki ptaków, zwłaszcza dzięcioły. Mierzy się następujące wielkości: wysokość od dna dziupli do jej sklepienia, średnicę (f_d), średnicę otworu wlotowego (D_p), odległość od otworu wlotowego do dna dziupli (h_d głębokość), szerokość komory (f_k).



Pelikan kędzierzawy *Pelecanus crispus* – zwracają uwagę wrzecionowate jaja (©Pierandrea Brichetti)

KOMORY LĘGOWE w ziemi wygrzebuje w Polsce kilka gatunków. Pobiera się następujące wymiary: wysokość, szerokość i długość.

Istnieją dowody na to, że ptaki świadomie wybierają materiały do budowy gniazd w za-



Muchodławka rajska *Terpsiphone paradisi* (©J.M.Garg/Wikimedia Commons)



Lelek *Caprimulgus europaeus* – świeżo wyklute pisklę (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)



Flaming różowy *Phoenicopterus roseus* (©Lance and Erin/ Wikimedia Commons)

leżności od ich dostępności w lokalnym środowisku. Wydrzyki z rodzaju *Stercorarius* i mewy dominikańskie *Larus dominicanus*, lęgające się w tych samych siedliskach, używają do budowy gniazd odmiennych materiałów (Quintana et al. 2001). Wydrzyki preferują mchy, zwłaszcza *Polytrichum alpestre*, które dają ponad 60% gniazda w przeliczeniu na suchą masę, kolejne składniki to otoczaki (powyżej 15%) oraz porosty (prawie 10%). Z kolei mewy preferowały trawę *Deschampsia antarctica*, która stanowiła ponad 60% ich gniazd w przeliczeniu na suchą masę, z dodatkiem mchów – 20%, otoczaków około 8% i muszelek Patellogastropoda około 4%. Różnice te sugerują istnienie preferencji ptaków poszczególnych gatunków do określonych materiałów, nawet gdy są trudniej dostępne (Quintana et al. 2001).

Plastyczność w wyborze materiału wykorzystywanego na gniazda wykazują ptaki wielu gatunków. Błotniaki stawowe *Circus aeruginosus* gniazdujące na południu Litwy zmieniały materiał roślinny w swoich gniazdach w zależności od dostępnych na terenie lęgowym (Stanevičius i Balevičius 2005). Chociaż helofity dominowały w wyborze materiału gniazdowego niezależnie

od otaczającego siedliska, to w przypadku gniazd budowanych w obrębie turzycowisk i nadbrzeżnych łąk, składały się one w prawie 30% z roślin bagiennych, które nie występowały w gniazdach budowanych w obszarach zadrzewionych lub trzcinowisku.

TYPY GNIAZD

Można wyróżnić osiem typów gniazd ptaków europejskich, gdy bierze się pod uwagę ich kształt i konstrukcję (Hansell 2000):

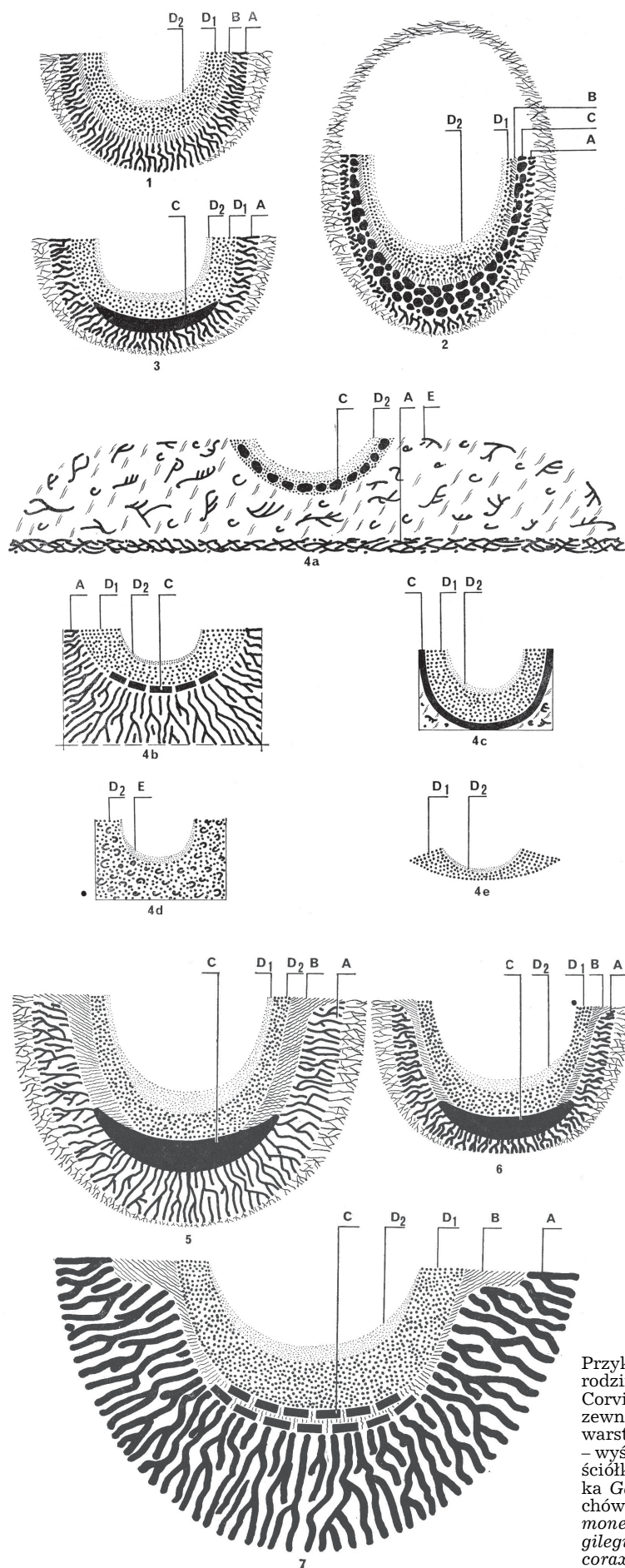
1. Czarkowate – gniazdo z uwitymi lub ulepionymi brzegami oraz dnem z wyraźnym zagłębieniem gdzie składane są i wysiadywane jaja. Do tej grupy należy zdecydowana większość ptaków, zwłaszcza z wróblowych, np. dzierzby, drozdy, łuszczeniaki, krukowate. Przykład budowy gniazd krukowatych przedstawiono na rycinie na poprzedniej stronie.
2. Kuliste – gniazdo z daszkiem i z bocznym wejściem, np. raniuszka *Aegithalos caudatus*, gatunków z rodzaju *Phylloscopus*, *Rhadina*,



Para kawek *Corvus monedula* – zbierające materiał na wyściółkę gniazda (© Mateusz Laszczkowski/Ornitho.pl)



Świstunka leśna *Rhadina sibilatrix* – przykład gniazda dobrze ukrytego w roślinach zielnych (©Michał Radziszewski)



Przykład różnorodności budowy gniazd w wybranej rodzinie – konstrukcja gniazd gatunków z rodziny Corvidae (Kulczycki 1973). Objaśnienia: A – warstwa zewnętrzna, B – warstwa z drobnych gałązek, C – warstwa gliny/ziemi, D₁ – wyściółka wewnętrzna, D₂ – wyściółka zewnętrzna, E – zewnętrzna warstwa wyściółki jest silnie zróżnicowana i wymieszana. 1. Sójka *Garrulus glandarius*, 2. Sroka *Pica pica*, 3. Orzechówka *Nucifraga caryocatactes*, 4. Kawka *Corvus monedula* (kilka wariantów), 5. Gawron *Corvus frugilegus*, 6. Wrona siwa *Corvus corone*, 7. Kruk *Corvus corax*.



Przekrój gniazda sroki *Pica pica* (©Tomasz Cofta)



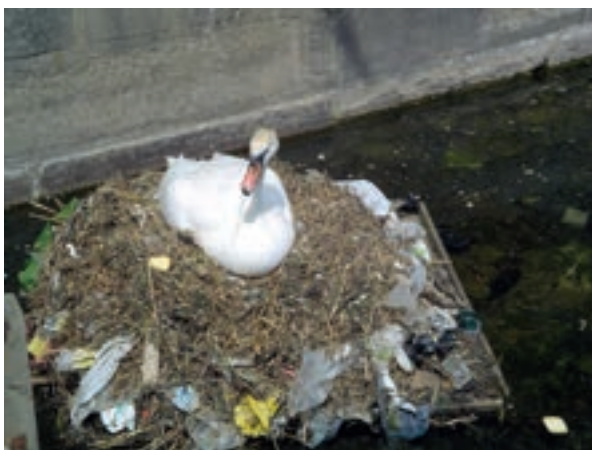
Kwiczol *Turdus pilaris* – gniazdo typu czarkowatego (©Tomasz Cofta)

oknówki *Delichon urbicum*, strzyżyka *Troglodytes troglodytes*, remiza *Remiz pendulinus*. Należy jednak pamiętać, że co najmniej 60 gatunków budujące zwykle gniazda z daszkiem, w pewnych warunkach buduje gniazdo czarkowate (Medina et al. 2022). Tak często zachowuje się np. sroka *Pica pica*. W Polsce nawet 32% populacji nie posiadało tego elementu konstrukcji gniazda (Kaczmarek 2021).

3. Kopuła z długim wejściem – gniazdo z daszkiem i z dodatkowym przedsionkiem lub komorą wejściową, w skrajnej postaci spotykane w gnieździe wikłacza czerwonołowego *Malimbus rubriceps*;
4. Platforma – platforma nadziemna z płytkim, niewyraźnym zagłębieniem na jaja, np. u grzywacza *Columba palumbus* i innych gołębi;
5. Nieckowate:
 - naziemne gniazdo, usytuowane wprost na ziemi, z płytkim, niewyraźnym zagłębieniem wykopanym przez ptaki. Zwykle wyściółka w takim gnieździe jest uboga,

a niekiedy jej brak, np. u czajki *Vanellus vanellus*, większości brodzieńców, biegusów, jarzabka *Tetrastes bonasia*, kuropatwy *Perdix perdix*, niektórych sów.

- gniazda ze „sztucznym” dnem i grubymi, miękkimi ścianami budowane przez ptaki. Najprostsza forma to wgłębienie w glebie wyłożone niewielką ilością materiału roślinnego, z dodatkiem puchu, tak np. jak u kaczek. W innych przypadkach wyściółka jest znacznie bogatsza, jak np. u niektórych mew lub w gniazdach znajdujących się w dziuplach lub norach, jak u sikor, szpaka *Sturnus vulgaris*, kawki *Corvus monedula*, brzegówki *Riparia riparia* itp.
6. W kształcie zagłębienia – płytkie zagłębienie w ziemi z niewielką ilością wyściółki lub bez niej, jaja spoczywają wprost na gruncie. Spotykane u gatunków gniazdujących na piasku, takich jak rybitwa popielata *Sterna paradisaea*, niektórych gatunków mew, ostrygojadów, lelków gniazdujących wśród igliwia sosnowego.



Łabędź niemy *Cygnus olor* gniazdujący na kanale miejskim (©Thue/Wikimedia Commons)



Płomykówka *Tyto alba* gniazdująca na strychu (©Michał Radziszewski)



Jastrząb *Accipiter gentilis* – gniazdo jest zwykle o wiele za duże w stosunku do wielkości ptaków (©Janusz Stępniewski)



Zaganiacz *Hippolais icterina* (©Trachemys/Wikimedia Commons)

7. Kopcowaty – sterta materiału typowa dla nogali;

8. Nory i dziuple – jama wykopana w ziemi, np. u żolny *Merops apiaster*, zimorodka *Alcedo atthis*.

Innym aspektem zmienności, nawet w obrębie konstrukcji gniazda w postaci czarki, jest stosunek masy gniazda do masy ciała ptaka, który gniazdo buduje. Istnieje dodatnia korelacja pomiędzy masą ptaków a masą/objętością gniazda, co można zaobserwować na przykład w szerokiej rodzinie Corvidae (Hansell i Deeming 2002), jak i u 266 gatunków ptaków europejskich (Moller i Nielsen 2015). Najmniejsze ptaki mają tendencję do budowania gniazd, które są lżejsze od masy ich ciał; inaczej jest u ptaków większych, np. wron. Gniazdo rubinobrewki brązowogardłej *Platysteira cyanea*, mające masę zaledwie 2,5 g, jest znacznie lżejsze od masy dorosłego ptaka – 13,4 g ptaka, podczas gdy gniazdo miodrosójki czarnogłowej *Cyanocitta stelleri* ma masę około 272 g i jest ponad dwukrotnie cięższe od mającego 128 g dorosłego ptaka. Możliwe wyjaśnienie tej zależności między masą ptaka a masą gniazda może tkwić w presji ze strony

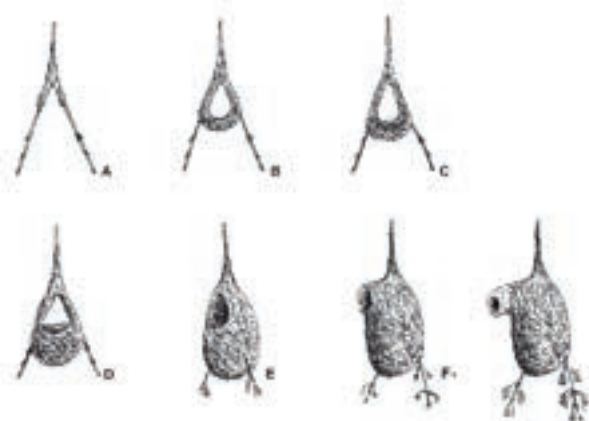
drapieżników. Może ona selekcionować gniazda bardziej ukryte u mniejszych gatunków, dając przewagę małym rozmiarom gniazd. Z drugiej strony, gniazda dużych ptaków są trudne do ukrycia i jako duże zapewniają lepszą ochronę przed drapieżnikami lub lepszą izolację (Hansell i Deeming 2002). Moller i Nielson (2015) udowodnili, że u jastrzębia *Accipiter gentilis* wielkość zniesienia rośnie wraz z rozmiarami gniazda. Głównymi ustaleniami tego badania było także to, że gniazda mogą pełnić rolę sygnałów – jeśli gniazda są znacznie większe niż jest to wymagane do wychowania młodych (nawet 2–3 razy większe niż potrzeba) i jeśli tylko osobniki w dobrej kondycji są w stanie zbudować duże i rozbudowane gniazda, odzwierciedla to dobrą inwestycję reprodukcyjną samicy (np. Tomás et al. 2013, Perez et al. 2023).

POŁOŻENIE GNIAZD

W naturalnym środowisku nie ma miejsca, gdzie ptaki nie próbowałyby wyprowadzić lęgu. Jednakże ptaki poszczególnych gatunków lokalizują gniazda mniej więcej w podobnych



Dymówka *Hirundo rustica* zbierająca materiał na gniazdo (©Maciej Szymański)



Fazy budowy gniazda remiza *Remiz pendulinus* (Czyż et al. 2009)



Rybitwa białowasa *Chlidonias hybrida* – typ gniazda nawodnego (©Janusz Stępniewski)

warunkach. Gatunki kosmopolityczne mogą gniazdować w różnych miejscach – sokół wędrowny *Falco peregrinus* w tundrze gniazduje na ziemi, ale w strefie lasów nearktycznych na drzewach, zaś w górach – na półkach skalnych. Są również gatunki, których przedstawiciele potrafią zakładać gniazda w różnych miejscach, np. pliszka siwa *Motacilla alba* może założyć gniazdo w półotwartej dziupli, we wnętrzu budynku, na stromym urwisku, między korzeniami, pod dachem.

Miejsce gniazdowania zazwyczaj odpowiada ekologii gatunku. Krabożery *Dromas*



Strzyżyk *Troglodytes troglodytes* (©Jonathan Bliss/Flickr.com)



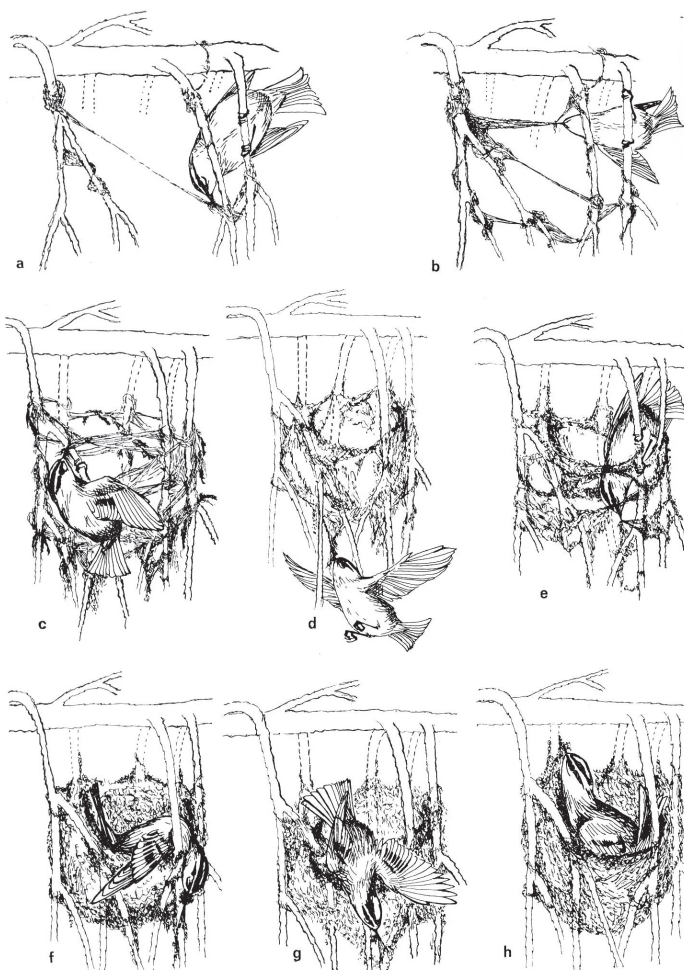
Pierwiosnek *Phylloscopus collybita* – przykład gniazda ukrytego (©Grzegorz Hebda)

ardeola gnieźdzą się w dołkach wygrzebanych w piasku, nieopodal piaszczystych płytczyn pływowych, gdzie ten ptak najchętniej żeruje. Istnieje jednak wiele wyjątków: zarówno afrykańskie sekretarze *Sagittarius serpentarius*, jak i dwa gatunki kariamy z południowoamerykańskiej sawanny gnieźdzą się na niskich drzewach, mimo że większość życia spędzają biegając i chodząc po ziemi. W miarę jak temperatura na Pustyni Arabskiej rośnie, skowron pustynny *Alaemon alaudipes* zmienia swoje preferencje dotyczące gniazdowania – z terenów otwartych na cieniste, krzewiaste miejsca (Tieleman et al. 2009).

Najbardziej podstawowym typem gniazda jest płytki dołek w ziemi lub piasku; tak wyglądają gniazda rybitwy białoczelnej *Sternula albifrons*, sieweczki obrożnej *Charadrius hiaticula* czy kulona *Burhinus oedicephalus*. W tych przypadkach wybór miejsca na gniazdo i wybór miejsca zbierania materiału są w dużym stopniu tożsame, ponieważ tylko bardzo niewiele materiału ptak przynosi z innego miejsca i dodaje do gniazda.

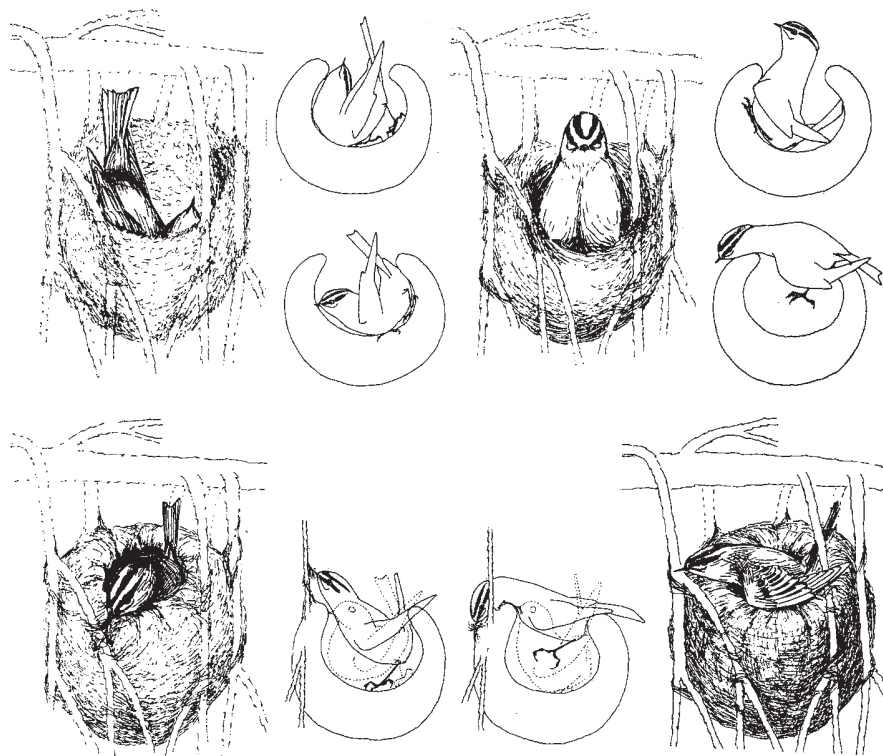


Kulik wielki *Numenius arquata* (©Piotr Świętochowski)



W warunkach doświadczalnych przepiórka japońska *Coturnix japonica* wybierała takie miejsce na gniazdo, które najlepiej przypominało ubarwienia jej jaj (Lovell et al. 2013). Sugeruje to, że ptaki „uczą się” koloru własnych jaj i wybierają takie podłoże gniazdowe, które będzie najlepszym kamuflażem. Ptaki mogą godzić się z ryzykiem drapieżnictwa związanego z tym, że materiał wyścielający gniazdo jest dobrze widoczny, jeśli materiały te działają zarazem jako sygnał wysokiej jakości partnera.

U czarnych kań *Milvus migrans* obecność materiału antropogenicznego w gniazdach jest zależna od wieku rodziców (musi być jaskrawy, często są to kawałki folii). Mimo że takie gniazda są dobrze widoczne, a przez to bardziej narażone na drapieżnictwo, inne kanie rzadziej zapuszczają się na terytoria zawierające wyrażenie udekorowane gniazda niż do rewirów z gniazdami niedekorowanymi. Obecność takiego materiału jest również silnie powiązana z jakością osobniczą i dlatego ma silny wpływ na sukces lęgowy; osobniki o lepszej kondycji zbierają więcej śmieci, są dobrymi reproduktorami i zajmują najlepsze terytoria (Sergio et al. 2011). Dekorowanie gniazda może więc sygnalizować dobrą



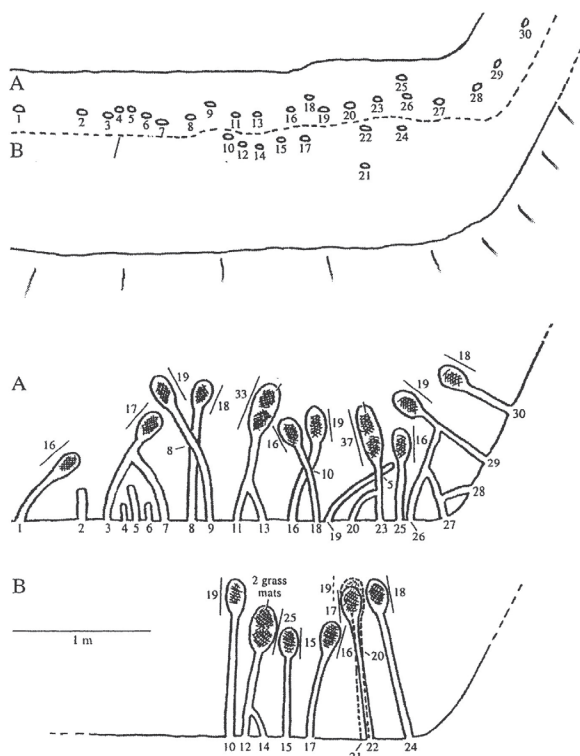
Fazy budowy gniazda przez zniczka *Regulus ignicapilla* (Thaler 1976)

kondycję, doświadczenie, zdolności do obrony, wysoką jakość zajętego terytorium i dominację społeczną osobnika lub pary lęgowej nad innymi osobnikami (Canal et al. 2016).

Lokalizacja gniazda może mieć zasadnicze znaczenie dla zapewnienia odpowiedniego środowiska termicznego. Sidis et al. (1994) wykazali, że wejście do gniazda nektarnika palestyńskiego *Cinnyris osea* było zwykle skierowane przeciwnie do kierunku dominujących wiatrów. Ponadto najczęściej gniazda są całkowicie osłonięte, co znacząco wpływa na ich charakterystykę termiczną. Zacienione gniazda wykazywały stabilniejszą temperaturę.

Gniazdujące na ziemi skowronki czarne *Melanocorypha yeltoniensis* bronią swoich gniazd przed drapieżnikami poprzez gromadzenie wokół niego grudek wyschniętych odchodów zwierząt, imitujących łajno bydła domowego. Takie gniazda były mniej narażone na stratowanie przez krowy, które z reguły omijają takie miejsca. Po drugie pisklęta wychowywane w gniazdach otoczonych przez samicę większą ilością odchodów zwierzęcych miały wyższe tempo wzrostu skoku niż pisklęta wychowywane w gniazdach otoczonych mniejszą ilością obornika (Fijen et al. 2015).

Wyróżniono siedem głównych kategorii lokalizacji gniazd (Collias i Collias 1984).



Nory brzegówki *Riparia riparia* w osuwisku. Kolonia złożona była z 30 tuneli, w tym 3 nory zawierały po dwa gniazda z dwoma wejściami (Ghent 2001)



Gniazdo skowronka czarnego *Melanocorypha yeltoniensis* z dużą ilością obornika w postaci chodnika. Strzałką zaznaczono wejście do gniazda (Fijen et al. 2015).

Gniazda na ziemi

Konstrukcja tych gniazd jest różnorodna – od prostych, złożonych z kilku łodyg traw, po bardziej skomplikowane konstrukcje. Na glebie lokują swoje gniazda ptaki żyjące w najróżnorodniejszych siedliskach: w lasach, polach uprawnych, łąkach, siedliskach wodno-błotnych, nad brzegami zbiorników wodnych itd. Są to np. kaczki, gęsi, żurawie, biegusy i brodźce, wiele gatunków wróblowych. Można podzielić je na dwie podgrupy:

- gniazda położone na powierzchni ziemi, spotykane u ptaków gniazdujących w siedliskach suchych: u bażantów, przepiórek, niektóre z kaczek, brodźców itd.
- gniazda położone na kępach roślin lub suchych pagórkach. Ta grupa jest charakterystyczna dla gatunków gniazdujących w środowiskach wilgotnych, np. z rodzaju *Gallinago*, u niektórych brodźców i biegusów.



Rybitwa rzeczna *Sterna hirundo* – gniazdo w roślinności i z dużym udziałem materiału w wysiłce (©Piotr Świętochowski)

Gniazda w norach lub innych kryjówkach ziemnych

Gniazda ptaków z tej grupy zwykle nie mają skomplikowanej struktury. W taki sposób gniazdują m.in. niektóre gatunki pingwinów, część rurkonosych, niektóre wróblowe. Można podzielić te gniazda na trzy podgrupy:

- gniazda znajdujące się w norach ziemnych, przy czym ptaki same wygrzebują norę, np. w urwisku rzeki, w ścianach jarów i usuwisk; zaliczyć tu można żołą *Merops apiaster*, brzegówkę *Riparia riparia*, zimorodka *Alcedo atthis*.
- gniazda w szczelinach skalnych, rozpadlinach, szczelinach między kamieniami. W takich miejscach lęgą się m.in. alczyki, niekiedy dudek *Upupa epops*, białorzytki.
- gniazda w jamach ziemnych, zaliczyć można tu gniazda ohara *Tadorna tadorna*, niekiedy pliszki siwej *Motacilla alba*, tracza nurogęsi *Mergus merganser*, niektóre kraski oraz sowy.

Gniazda w dziuplach i półdziuplach

W dziuplach gnieździ się wiele gatunków, np. wszystkie krajowe gatunki dzięciołów, niektóre sowy, kraska *Coracias garrulus*, siniak *Columba oenas*, kowalik *Sitta europaea*. Niektóre z nich, np. dzięcioły, same wykuwają dziuplę inne, np. sikory, muchołówki wykorzystują prawie zawsze gotowe dziuple. Można wyróżnić dwie podgrupy:

- typowa dziupla z niewielkim otworem, umiejscowiona w żywym pniu drzewa, jak i w starych przegniłych pniakach.
- gniazda w półdziuplach, zwykle z szerokim otworem wlotowym oraz gniazda umieszczone za korą drzew. Czasami przedniej ścianki dziupli brak, a właściwe gniazdo znajduje się w niszy po wypadniętym sęku lub konarze.



Raniuszek *Aegithalos caudatus* – gniazdo z prawie idealnym kamuflażem (©Grzegorz Hebda)

Ptaki niektórych gatunków, takie jak bogatka *Parus major* wykorzystują zarówno prawdziwe dziuple, jak i półdziuple. Takie ptaki jak wróble *Passer domesticus* czy jerzyki *Apus apus* wykorzystują odpowiednie otwory w budowlach wzniesionych przez człowieka.

Gniazda na gałęziach drzew i krzewów oraz w wysokich roślinach zielnych

Gniazda na gałęziach i roślinach (np. trzcinach) stanowią jedne z najtrwalszych konstrukcji stworzonych przez ptaki. Konstrukcja tych gniazd jest zazwyczaj bardzo skomplikowana. Tak gniazdują ptaki znacznej liczby gatunków, np. ptaki szponiaste, bardzo wiele wróblowych. Po charakterze podpory, na których spoczywa gniazdo, można podzielić tę grupę na trzy podgrupy.

- gniazda oparte o grube gałęzie i konary, umieszczone w rozwidleniu pni lub nieopodal pnia głównego, np. gniazdo jastrzębi, wiele innych szponiastych, gawrony, niektórych gołębi.
- gniazda opierające się o cienkie gałęzie, zwykle więc w pewnym oddaleniu od pnia drzewa. Znajdują się najczęściej w rozwidleniu gałęzi lub opierają się na kilku spletanych gałązkach. W ten sposób gniazdują m.in. pokrzewki i wiele gatunków łuszczaków.
- gniazda wiszące. Przymocowane są do końców gałęzi lub odpowiednio mocnych roślin zielnych bocznymi ścianami lub częścią wierzchołkową, dno pozostaje bez podpory, np. u remiza *Remiz pendulinus*, gatunków z rodzaju *Acrocephalus* sp. Wszystkie gniazda wiszące są skonstruowane bardzo misternie i mają złożoną konstrukcję.



Pokrzywnica *Prunella modularis* – gniazdo w półdziupli (©Grzegorz Hebda)



Trzcinniczek *Acrocephalus scirpaceus* (©Nottsexminer/ Flickr.com)



Słownik szary *Luscinia luscinia* – przykład gniazda ulokowanego w gęstym runie (©Grzegorz Hebda)

Gniazda pływające

Jest to ułożony przez ptaki stos materiału roślinnego, zwykle obumarłego, na którym ptaki moszczą zagłębienie na jaja. Niekiedy takie gniazda opierają się o dno zbiornika wodnego, w innych przypadkach to typowe platformy pływające. Do tej grupy należą gniazda perkozów, łyski *Fulica atra*, kokoszki *Galinula chloropus*.

Gniazda na półkach skalnych

Gniazda położone na półkach skalnych – na urwiskach, klifach i skałach, np. u ptaków morskich, niektórych gatunków mew oraz u gatunków żyjących w górach, jak orły, niektóre sokoły, bociany czarne *Ciconia nigra*.

Gniazda przyczepione do ścian skalnych lub budowli ludzkich

Gniazda przymocowane do urwisk skalnych, budynków, budowli, tak gniazduje np. wiele gatunków jaskółek.



Potrzyszcz *Emberiza calandra* (©Grzegorz Hebda)

KONSTRUKCJA GNIAZDA

Gniazda, np. nadrzewne, muszą być dostatecznie zwarte, aby się nie rozpadły. Dlatego zdecydowana większość ptasich gniazd wykazuje budowę warstwową. Niezależnie od miejsca umieszczenia gniazda, musi być ono bezpieczne przez cały okres jego użytkowania.

Zewnętrzna powłoka gniazda może być wykonana niemal w całości z jednego materiału lub też może być strukturą „kompozytową” złożoną z wielu materiałów (Hansell 2000).

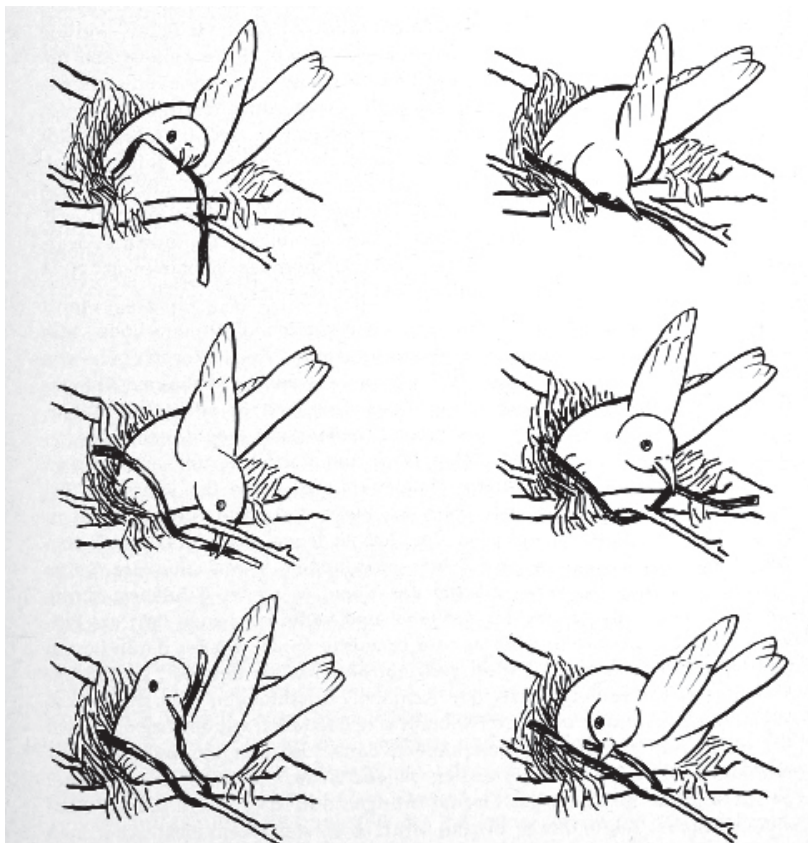
W polskiej literaturze pierwszą pracę na temat budowy gniazd opublikował Halladin (1935). Analizując konstrukcję ponad 200 gniazd wyróżnił w nich trzy warstwy: ośnowę, lepionkę i wyściółkę. Dzisiaj nazwy te określamy jako:

- warstwa zewnętrzna (dekoracyjna),
- warstwa środkowa (strukturalna),
- wyściółka (strukturalna i termoregulująca).

Warstwa zewnętrzna, jeżeli występuje, złożona jest zwykle z największej ilości materiału. Najczęściej są to składniki najgrubsze, najdłuższe i najsztwniejsze, stanowi bowiem izolację od

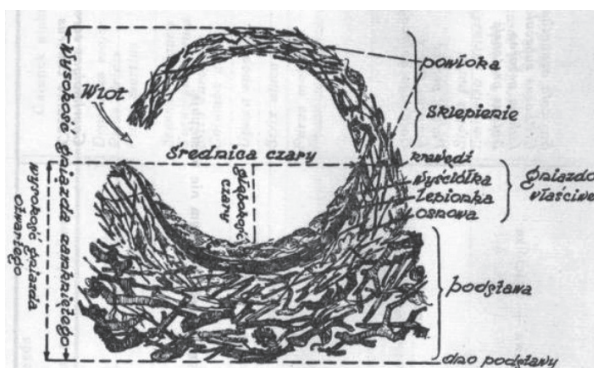


Sieweczka rzeczna *Charadrius dubius* (©Artur Gerersdorf)



Wilga *Oriolus oriolus* – etapy wykonywania przez samicę zaczepu gniazda (©Zippelius 1972)

warunków zewnętrznych, jak i podporę gniazda. Na ogół materiał w tej warstwie jest ułożony najluźniej. W gniazdach umieszczonych na ziemi warstwy zewnętrznej brak. Konstrukcja warstwy zewnętrznej jest cechą wysoce charakterystyczną i u pewnych gatunków może stanowić cechę diagnostyczną. Strefa zewnętrzna decyduje o wyglądzie gniazda, stąd materiały, zużyte na nią można zwać „dekoracyjnymi”, choć możliwe jest, że pełnią one funkcje dodatkowe lub alternatywne. Warstwa dekoracyjna jest typowa tylko dla gniazd małych ptaków i na ogół nie występuje w gniazdach ptaków dużych. Czasami wyróżniana jest warstwa czwarta – mocująca gniazdo do podłoża (Hansell 2000).

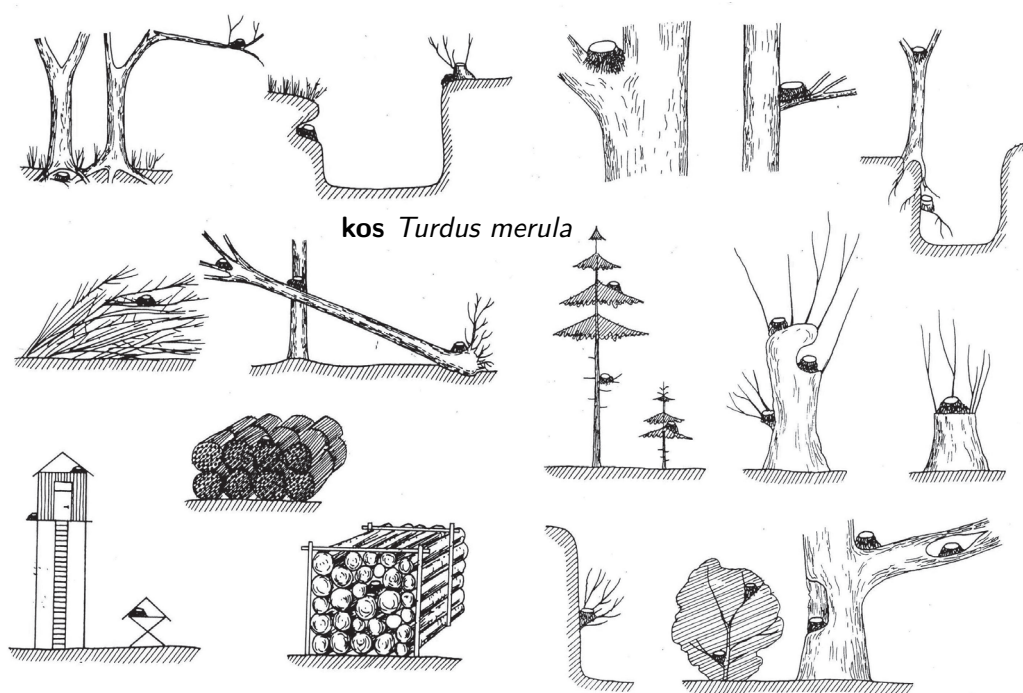


Opisu budowy gniazda zaproponowany przez Halladina (1935) na przykładzie gniazda pierwiosnka *Phylloscopus collybita*

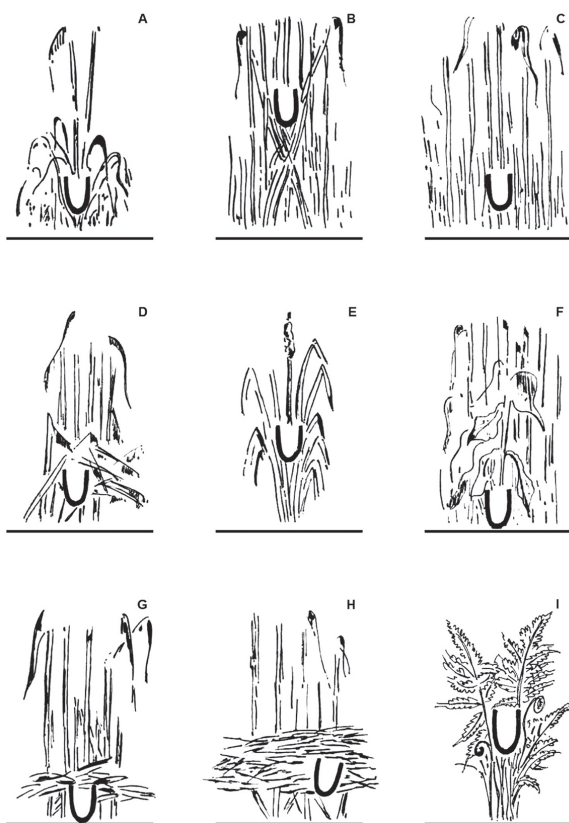
Zewnętrzna warstwa gniazda pełni także funkcję bariery zapobiegającej wypadaniu jaj i ptaków, zapewnia także pewną ochronę przed niekorzystnym wpływem klimatu i drapieżnictwem. Wyściółka gniazda stanowi dalszą izolację przed niekorzystnym środowiskiem, w niektórych przypadkach może amortyzować i zapobiegać przemieszczaniu się jaj i ich rozbijaniu o siebie, a także ułatwia utrzymanie higieny gniazda (Healy et al. 2015).

Gotzman i Jabłoński (1972) wyróżnili trzy schematy ułożenia materiałów w warstwie zewnętrznej:

- konstrukcja wykonana jest z materiałów układanych w tzw. wielobok ze sterczącymi końcami, bez wyginania lub załamывania wszystkich elementów, tak robią np. gile *Pyrrhula pyrrhula*, grubodzioby *Coccothraustes coccothraustes*, krzyżodzioby. Wykorzystują materiał sztywny i nieelastyczny (patyczki, wyschnięte łodygi roślin zielnych).
- materiały jest z reguły wyginany po zewnętrznej powierzchni czarki. Zaliczyć tu można gniazda m.in. dzierzb, zięby *Fringilla coelebs*, zaganiacza *Hippolais icterina*, łuszczaaków.
- materiał jest załamывany pod kątem rozbartym, tak że na obrzeżu sterczą narożniki załamania. Układ taki spotyka się u pokrzewek i trznadli.



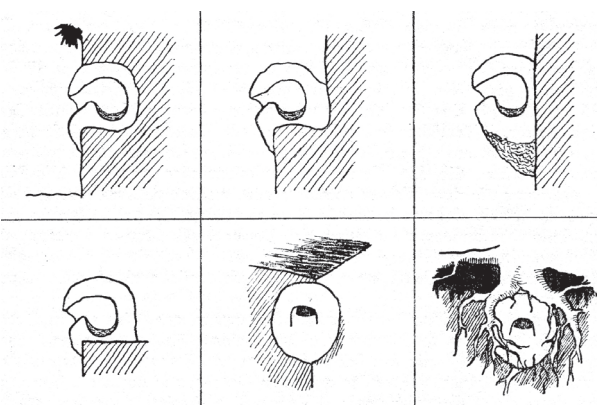
kos *Turdus merula*



wąsatka *Panurus biarmicus*



rybitwa rzeczna *Sterna hirundo*



pluszcz *Cinclus cinclus*

Lokalizacja gniazd w różnych siedliskach u wybranych gatunków ptaków: kosa *Turdus merula* (Kluz 1965); wąsatka *Panurus biarmicus* (Stępniewski 2012). A – turzyce *Carex* sp., B, C, D, G – warianty lokalizacji gniazd w trzcinie *Phragmites australis*, E – pałka *Typha* sp., F – trędownik *Scrophularia* sp., H – w gnieździe błotniaka stawowego *Circus aeruginosus*, I – zachyłnik błotny *Thelypteris palustris*; rybitwa rzeczna *Sterna hirundo* (Hume 1993); oraz pluszcza *Cinclus cinclus* (Creutz 1986).



Gąsiorek *Lanius collurio* (©James K. Lindsey/Wikimedia Commons)

Warstwa środkowa najczęściej wyraźnie oddziela się od wyściółki i materiałów z podstawy gniazda. W przypadku gniazd pozbawionych warstwy zewnętrznej, jak np. u kuropatwy *Perdix perdix*, czy u niektórych pokrzewek stanowi główną warstwę ochroną. Czasami warstwa środkowa może być złożona z kilku podwarstw, np. u gawrona *Corvus frugilegus* – składa się z gliny oraz warstwy roślinnej. U śpiewaka *Turdus philomelos* warstwa środkowa zbudowana jest z próchna, zaś u dymówki *Hirundo rustica* z ziemi zmieszanej ze śliną i niewielkim dodatkiem materiału roślinnego.

Wyściółka składa się z najdelikatniejszych materiałów, jak sierść zwierząt, puch roślinny, puch zwierząt, piórka. Zwykle warstwa ta jest zwarta i ma za zadanie utrzymanie odpowiednich warunków mikroklimatycznych.

Cześć gniazd, zwłaszcza ptaków dużych, ma konstrukcję dwuwarstwową, czyli składa się z warstwy zewnętrznej i wyściółki (np. część ptaków szponiastych, bociany), zaś dużo gniazd naziemnych składa się w ogóle tylko z jednej warstwy, tak jest np. u brodzieńców, rycyków i bekasów.



Przedrzeźniacz północny *Mimus polyglottos* – gniazdo z wytworami współczesnej cywilizacji (©Mark Peck/Flickr.com)



Zięba *Fringilla coelebs* – gniazdo z dużą ilością plech porostów w warstwie zewnętrznej (©Grzegorz Hebda)

W Polsce z gatunków wróblowych jedynie u dwóch gatunków – remiza *Remiz pendulinus* oraz brzęczki *Locustella luscinioides* nie da się wyróżnić warstw (Gotzman i Jabłoński 1972).

Gniazdo salangany sundajskiej *Aerodramus fuciphagus* składa się całości ze stwardniałej śliny ptaka. W okresie lęgowym ptaki wydzielają z gruczołów podjęzykowych dużą ilość mucyny. Unikalne glikoproteiny w gniazdach były używane przez wieki w różnych krajach Azji Wschodniej do zagęszczania „zupy z ptasich gniazd”, która jest przysmakiem i lekarstwem (Medway 1963, Kang et al. 2008). Wysokiej jakości gniazda salangan są bardzo cenne i mogą osiągać ceny od 2000 do 3000 dolarów za kilogram – około 85 dolarów za uncję lub 20 dolarów za gniazdo (Thorburn 2015); w XX stuleciu rabunkowe pozyskiwanie gniazd salangan



Dzierzba czarnoczelna *Lanius minor* – gniazdo z wytworami współczesnej cywilizacji (©Michał Radziszewski)

z kolonii usytuowanych w jaskiniach przyczyniło się do wyginięcia wielu lokalnych populacji. Hodowla salangan została po raz pierwszy rozwinięta na Jawie Wschodniej w latach 80. XIX w., kiedy to przedsiębiorcy zbudowali przypominające jaskinie „domy jerzyków”, aby przyciągnąć ptaki z pobliskich jaskiń. Praktyka hodowli salangan rozkwitła ponownie po tym, jak poważny kryzys gospodarczy w latach 1997–1998 sprawił, że tysiące nowo wybudowanych budynków pozostało pustych (Thorburn 2015). Dziesiątki tysięcy domków dla jerzyków można obecnie znaleźć w całej Indochinach, przy czym większość gniazd sprzedaje się w Chinach. Hodowcy przyciągają ptaki do nowych kolonii poprzez odtwarzanie nagrań głośnień nawoływania. Salangany są bardzo filopatryczne – powracają do lęgów w tych samych miejscach, w których się urodziły. Istnieją pewne dowody na to, że udomowione salangany są genetycznie odrębną formą pochodzącą od udomowionych populacji jawańskich (Cranbrook et al. 2013).

RODZAJ MATERIAŁÓW UŻYTYCH DO KONSTRUKCJI GNIAZD

Istnieje ogromna różnorodność materiałów, z których zbudowane są gniazda. Dzieli się je na cztery podstawowe grupy:

Materiał roślinny, porosty, mech, grzyby

- szerokie liście, igliwie,
- suche łodygi roślin, głównie traw – do 2 mm średnicy; elastyczne, dające się kształtować,
- drobne sztywne patyczki,
- korzonki – w większości elastyczne i dające się formować,
- kora drzew – materiał jest sztywny, np. „łuski” sosny pospolitej,
- puch roślinny – jest miękki i służy głównie



Salangana sundajska *Aerodramus fuciphagus* – przykład gniazda w jaskini (©Mike Prince/Flickr.com)



Gniazdo świergotka drzewnego *Anthus trivialis* ukryte w roślinach zielnych (©Thomas Grimm)

- jako wyściółka (np. puch nasion topoli, pałki wodnej, trzciny),
- liście traw, zwykle materiał jest elastyczny,
- świeży materiał roślinny (zielony) – np. zielone gałązki z liśćmi w gniazdach drapieżników mogą mieć właściwości owadobójcze lub antybakteryjne, także jako sygnał podtrzymujący więź między partnerami lub zwabiający samice,
- kwiatostany i płatki kwiatów, np. jak to ma miejsce u dzierzby czarnoczelnej *Lanius minor*, szpaka *Sturnus vulgaris*, modraszki *Cyanistes caeruleus*,
- grzybnie, np. z rodzaju *Marasmius*,
- wodorosty,
- porosty i mech – obecność tej grupy roślinnej w warstwie zewnętrznej gniazda wyjaśniana jest potrzebą kamuflażu gniazda. Zastosowanie porostów lub płatków białej kory zakłóca zarysy gniazda, ponadto porosty mogą zapobiegać przenikaniu wody do wnętrza. Gniazdo raniuszka *Aegithalos caudatus* może zawierać do 2000 płatków plechy porostów przeplatanych 150 małymi kawałkami kokonów pająków. Hansell (2000) zbadał różne koncepcje, które przed-

stawiono w celu wyjaśnienia obecności porostów jako warstwy zewnętrznej. Należą do nich: naśladownictwo najbliższego środowiska gniazda (mimikra), upodobnienie do konkretnej części środowiska gniazda, np. do sęku gałęzi, oraz próba wtopienia się w tło (krytyczne).

W pierwotnych drzewostanach Puszczy Białowieskiej zbadano skład gatunkowy i udział mszaków, w tym zarówno mchów (Bryophyta), jak i wątrobowców (Marchantiophyta), w gniazdach sikory ubogiej *Poecile palustris*, modraszki *Cyanistes caeruleus* i bogatki *Parus major*. Ptaki okazały się wysoce selektywne; z 54 gatunków mszaków znalezionych w pobliżu dziupli, 21 nigdy nie było wykorzystywanych. Poszczególne gniazda zawierały średnio 4,0–5,5 gatunków mszaków, a tylko 2,3–2,7 gatunków przekraczało 5% całkowitej objętości mszaków. U każdego gatunku sikor trzy najobficiej wykorzystywane mszaki należały do mchów i stanowiły 80–89% całkowitej objętości mszaków. Wszystkie sikory wykorzystywały mszaki plechowate, rosnące w postaci spletków, łodyżek i/lub listków, głównie na pniach drzew. Sikory różniły się zestawem zbieranych gatunków mszaków. Gniazda sikory bogatki zawierały niemal całkowicie odmienny zestaw mchów od tego wykorzystywanego przez modraszki i sikory ubogie. To zróżnicowanie było związane z różną masą ich łęgów; bardziej wytrzymałe mchy zapewniały wsparcie dla cięższych łęgów bogatki, podczas gdy najdelikatniejsze gatunki mchów były odpowiednie, aby stworzyć podstawę dla znacznie lżejszych łęgów sikory ubogiej (Wesołowski i Wierzcholska 2018). Dwa inne badania także wykazały, że zarówno sikory modraszki, jak i bogatki zbierały mszaki



Kos *Turdus merula* – gniazdo w wypróchniałej brzozie (©Grzegorz Hebda)



Piega *Curruca curruca* – przykład gniazda o „delikatnej” budowie (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)

selektywnie, a nie losowo, i w gniazdach stanowiły one 85–90% składu (Gładalski et al. 2021, Rydgren et al. 2023).

Materiały pochodzenia zwierzęcego

- puch i pióra. Kreatyna, z której zbudowane są pióra i puch jest idealnym materiałem izolacyjnym (Collias i Collias 1984). W gnieździe mysikrólików *Regulus regulus* stwierdzono 370–2672 sztuk piór (Haartman 1969), zaś u raniuszków *Aegithalos caudatus* – ponad 2000 piór (Glutz i Bauer 2001). Jaja krzyżówki *Anas platyrhynchos* w otwartym gnieździe ochładzają się dwa razy szybciej niż w gniazdach z puchem (Caldwell i Cornwell 1975), samica edredona *Somateria mollissima* wyrzywa pióra z piersi, aby wyścielić gniazdo;
- ślina produkowana przez niektóre jerzyki lub jaskółki,
- sierść i włosy zwierząt, pajęczyny, kokony.

Materiały nieorganiczne pochodzenia naturalnego

Materiał taki spotykany jest tylko w 5% gniazd wszystkich gatunków ptaków (Rowley



Muchołówka białoszyja *Ficedula albicollis* (©Grzegorz Hebda)



Grubodziób *Coccothraustes coccothraustes* – materiał w warstwie zewnętrznej nie jest zaginany i sterczy na boki (©Grzegorz Hebda)

1970). Zaliczyć tu należy kamienie oraz glinę (błoto). Kamienie są stosunkowo mało istotne w budowie gniazd, chociaż pingwiny białobrewa *Pygoscelis papua* regularnie używają znacznej liczby kamieni do wyniesienia jaj ponad płaski teren (Williams 1995). Natomiast „błoto” jest istotnym składnikiem wielu gniazd.

Inne

Niektóre gatunki ptaków używają nietypowego (jak dla nas, ludzi) materiału do konstruowania gniazd, zwłaszcza pochodzenia antropogenicznego, od czasu gdy stały się powszechnie dostępne i to prawie wszędzie. Najnowsze badania wykazały, że u 176 gatunków ptaków na świecie stwierdzono w gniazdach szeroką gamę materiałów antropogenicznych (Jagiello et al. 2023). Obecnie istnieje tylko jedno badanie porównujące wykorzystanie antropogenicznych

materiałów gniazdowych w środowisku lądowym, przeprowadzone na muchołówce żałobnej *Ficedula hypoleuca* w 17 obszarach leśnych w Wielkiej Brytanii (Jagiello et al. 2023). Mucholówki wybierają materiał pochodzenia antropogenicznego selektywnie, w zgodzie z preferowanym kolorem, dlatego nie mogą być wskaźnikami zanieczyszczenia środowiska odpadami stałymi (Briggs et al. 2023). Wykazano, że antropogeniczny materiał gniazdowy był dobrym wskaźnikiem zanieczyszczenia środowiska w gniazdach ptaków morskich (Tavares et al. 2016).

Łatwo dostępny materiał antropogeniczny może obniżyć koszty zbierania materiału naturalnego, zwłaszcza gdy szczątki są lekkie i trwałe, np. plastikowy sznurek lub folia (Antczak et al. 2010). Badania nad warzęchą małą *Platalea minor* wykazały, że w silnie zanieczyszczonym i zmienionym środowisku dostarczanie naturalnych materiałów prowadziło do zmniejszenia liczby odpadków włączanych do gniazd (Lee et al. 2015).

Znane są gniazda sierpówek *Streptopelia decaocto* w całości zbudowane z drutu, a na terenach przemysłowych gawrony *Corvus frugilegus* używają drutu do konstrukcji warstwy zewnętrznej gniazda (nawet do 1 kg metalu) (Hordowski 2009). Znalezione gniazdo zaganiacza *Hippolais icterina* i koliberka rubinobrodęgo *Archilochus colubris* zbudowane prawie wyłącznie w włókna szklanego. Gniazdo wrony *Corvus corone* w Bombaju składało się z 11 kg oprawek z okularów przeciwsłonecznych skradzionych z wystawy sklepowej; mały strzyżyk skalik ostrodzioby *Catherpes mexicanus* gniazdujący



Kraska *Coracias garrulus* (©Artur Gerersdorf)

w sąsiedztwie biurowca zbudował gniazdo ze spinaczy, szpilek, gumek, zacisków do papieru, pinezek, wykałaczek, sznurków, zapalek, igieł, drutów – łącznie było ich 1791, o masie ponad 1,1 kg (Podulka et al. 2004). Ciekawego, ale nieco niebezpiecznego materiału użyła para oknówek *Delichon urbicum*, która zamiast zwykłego błota użyła zwilżonego cementu pozostawionego przez budowlańców (Collias i Collias 1984). W gniazdach bociana białego *Ciconia ciconia* często znajdują się sznurki z tworzywa sztucznego oraz dziesiątki śmieci zbieranych w promieniu do 2 kilometrów wokół gniazda. W gniazdach stwierdzono: sznurek plastikowy (w 38%), folię (33%), tkaniny (8%), papier (5%), tworzywa sztuczne (7%) i inne (9%) (Jagiello et al. 2018, 2019, Zbyryt i Tryjanowski 2022). Takie rzeczy często powodują zaplątanie, prowadząc do śmierci lub obrażeń (Seacor et al. 2014). Zaplątanie odnotowano u 25% z 312 badanych ptaków gatunków morskich (Gall i Thompson 2015). Na terenach charakteryzujących się gęstym zaludnieniem gniazda bogatki *Parus major* i modraszki *Cyanistes caeruleus* zawierały więcej materiałów antropogenicznych, a mniej materiałów pochodzenia zwierzęcego (np. sierści i piór) (Jagiello et al. 2022).

Materiał antropogeniczny w gniazdach może być korzystny dla piskląt, np. twardsze materiały mogą pomóc w zapewnieniu wsparcia strukturalnego dla gniazd, a folie z tworzyw sztucznych mogą pomóc w izolacji i utrzymaniu ciepła potomstwa. Pomimo takich potencjalnych korzyści, należy pamiętać, że materiał antropogeniczny może być również szkodliwy dla ptaków.



Gniazdowanie mew trójpalczastych *Rissa tridactyla* na specjalnych platformach (©Thomas Grimm)

Ptaki w zaskakującej liczbie gatunków na całym świecie wyściełają swoje gniazda cienkimi, podobnymi do włosów strzępkami grzybów; w jednym z badań znaleziono strzępki grzyba z rodzaju *Marasmius* w gniazdach ptaków aż 98 gatunków, należących do 27 rodzin, w regionach tropikalnych i nearktycznych. Badanie wykazało, że strzępki *Marasmius* ptaki używały do wyściełania gniazda (45%), ale także jako materiału konstrukcyjnego (47,4%) i jako materiału do mocowania gniazda (42,5%) (Aubrecht et al. 2013). Stwierdzono, że ryzomorfy pięciu gatunków *Marasmiaceae* są wykorzystywane niemal wyłącznie jako materiał wyściełający gniazda. Materiał wyściółki jest w bezpośrednim kontakcie z pisklętami i przypuszcza się, że elementy grzybni odgrywają rolę w zwalczaniu pasożytów. Poza tym ryzomorfy 10 gatunków były wykorzystywane do przyczepiania i zakotwiczania gniazd do podłoża (Koch et al. 2020).



Samica wilgi *Oriolus oriolus* przy gnieździe – widoczne miejsca mocowania gniazda do gałęzi (©Pierandrea Brichetti)



Pliszka żółta *Motacilla flava* (©Grzegorz Grygoruk/Ornitho.pl)

TECHNIKI KONSTRUOWANIA GNIAZD

Ptaki budują swoje gniazda przy użyciu:

- dzioba, który służy jako dłuto do wykonywania dziupli w drewnie, jako kilof do kopania w ziemi, jako igła do szycia lub czółenko tkackie, jako kielnia do oblepiania lub wreszcie jako szczypce do wyrywania i wkładania materiału gniazdowego.
- nóg, którymi ptaki gniazdo ubijają, ugniatą lub wygrzebują,
- brzucha i piersi, którymi kształtują wnętrze gniazda.

Proces budowy gniazd wśród ptaków europejskich gatunków jest stosunkowo słabo poznany. Jaskółka oknówka *Delichon urbicum* lub dymówka *Hirundo rustica* rozpoczynają lepienie gniazda od stworzenia podstawy. Ptaki nakładają warstwa po warstwie, kiedy tylko poprzednia warstwa już wyschnie. Początkowo lepiąc gniazdo, przytrzymują się ściany budowli, a mniej więcej w połowie zaawansowania budowy nakładają materiał siedząc już na ulepionym fragmencie gniazda. Następnie moszczą gniazdo włosiem, delikatnymi łądogami i piórkami.

Remiz *Remiz pendulinus* przystępuje do budowy gniazda wybierając zwisającą, cienką, rozwidloną gałązkę, która okręca włóknami. Następnie do tak przygotowanej gałązki przyczepia ścianki gniazda, których podstawę stanowią przeplatane włókna. Na tej osnowie rozpoczyna tkanie gniazda. Wiszące swobodnie ścianki są szczepiane u dołu, a w miejscu tego łączenia tworzy się spód gniazda; gniazdo wygląda jak zwisający szal. W kolejnym etapie boczne otwory zostają zabudowane, z tym, że do jednego z nich



Mewa białogłowa *Larus cachinnans* – podwójne zniesienie (©Tomasz Chodkiewicz/Ornitho.pl)

ptak dorabia rurkowaty „rękaw” wlotowy (Sokołowski 1972, Czyż et al. 2009).

Budowa gniazda u drozda śpiewaka *Turdus philomelos* rozpoczyna się przyniesienia dużej ilości traw, drobnych gałązek, rzadziej suchego mchu. Początkowo gniazdo nie ma określonej formy, a stanowi stos traw, mchów i porostów. Stopniowo ptaki formują piersią i bokami ciała wgłębienie; sporo materiału spada na ziemię. Potem ptaki formują podstawę brzegów gniazda, znosząc w tym celu patyczki; w tym czasie przylatują do gniazda do 13 razy na godzinę. Po kolejnych 2–3 dniach rozpoczynają kształtowanie wnętrza gniazda – znoszą duże ilości próchna, które mieszają ze śliną i ziemią; w tym czasie przylatują do gniazda do 8 razy na godzinę, a na gnieździe przebywają nie dłużej jak 1–3 minuty. Ilość wody w materiale budulcowym jest tak znaczna, że niekiedy ścieka ona na dno gniazda. Skonstruowanie wylepy z próchna trwa około pół dnia, po czym ptaki pozostawiają gniazdo na około dobę aby wyschło. Później samica może już znosić jaja.

Sam proces formowania wnętrza gniazda jest instynktowny, wrodzony. Kos *Turdus merula* siedząc głęboko w budowanym gnieździe wykonuje szybkie okrężne ruchy i cały drży, w ten sposób ugniat budulec gniazda, dostosowuje wnętrze do wymiarów swego ciała; w tej fazie robót wtyka też w brzegi gniazda łądogi traw i korzonki. Okrężne ruchy samicy trwają około 4 sekund,

następnie podnosi się ona na około 5 sekund i ponownie siada, by wszystko znowu powtórzyć.

Za każdym razem, gdy ptak siada, by się „okręcić” rozpoczyna z pozycji o 35 stopni przesuniętej w stosunku do cyklu poprzedniego, a po 2–3 obrotach zaczyna się „kręcić” w przeciwną stronę. Takie zachowanie może powtarzać wielokrotnie, nawet do 30 razy z rzędu.

Wilga *Oriolus oriolus* zaczyna budowę od oplecenia końca rozwidlonego pędu gałęzi włóknami i przymocowania ich do niego; zwisające końce tych włókien są podstawą dla bocznych ścian przyszłego gniazda. Oba końce ptak okręca wokół rozwartej gałęzi i przykleja je kleistą śliną. Później znosi włókna, sierść, nitki, i przytrzymując je nogami, wplata w gniazdo. W ten sposób powstaje niegłęboki koszyk, zwieszony między obiema gałązkami. Wygniatając dno gniazda swoim ciałem, ptaki pogłębiają je i odpowiednio formują. Następnie przynoszą nowe włókna i wtykają w podstawę gniazda, systematycznie pogłębiając czarkę. Kiedy koszyk jest gotowy, ptaki wykończają gniazdo łodygami traw, źdźbłami traw, które wplatają w ściany. Na sam koniec, ptaki znoszą puch, pajęczyny, kokony oraz włókna kory i zatykają nimi wszystkie dziury.

Afrykańska nierozłączka czerwonoczelna *Agapornis roseicollis* potrafi przenosić materiały w niezwykle, genetycznie uwarunkowany sposób (Dilger 1962); transportuje materiał wsuwając ogonki kilku dość sztywnych zazwyczaj listków pod pióra kupra i tak lecą do gniazda, ze zwisającymi listkami.

CZAS BUDOWY

Ptaki wróblowe strefy umiarkowanej zwykle spędzają około 6 dni na budowaniu prostego gniazda, w tym 3 dni na warstwę zewnętrzną i 3 dni na wyściółkę. Ze względu na krótszy sezon lęgowy ptaki z tych szerokości muszą budować gniazdo szybciej niż gatunki lęgące się w tropikach.

Ptaki zwykle budują gniazdo wcześniej rano, kiedy materiał jest wilgotny od rosy. W ciągu dnia ptaki poświęcają na budowę tylko kilka godzin. Budowa trwa kilka dni, rzadko do dwóch–trzech tygodni – zależy to przede wszystkim od warunków atmosferycznych i tego, który jest to lęg. Jaskółka dymówka *Hirundo rustica* musi wykonać około 800 lotów po materiał budulcowy aby ukończyć gniazdo (maksymalnie nawet 1250 razy). Raniuszek *Aegithalos caudatus*, który niekiedy do gniazda znosi do 2000 piór, robi to do 18 dni, jednak zwykle gniazdo jest gotowe po 9 dniach. Zimorodek *Alcedo atthis* wygrzebuje norę w ciągu 7–12 dni, zaś żoła *Merops apiaster* w ciągu 10–20 dni, a dzięcioł czarny *Dryocopus martius* potrzebuje na wykucie nowej dziupli 21–28 dni (Podulka et al. 2004). Afrykańska waruga *Scopus umbretta* może zbudować swoje ogromne gniazda w 20–25 dni, spędzając codziennie po kilka godzin na intensywnej pracy; niektóre jej gniazda składają się z 8000 patyków i mają masę kilkuset kilogramów (Wilson i Wilson 1986).



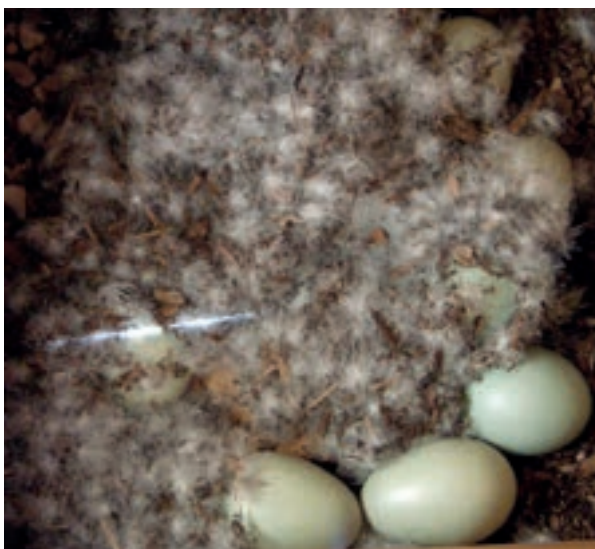
Śmieszka *Chroicocephalus ridibundus* (©Artur Gerersdorf)



Kapturka *Sylvia atricapilla* – para przy gnieździe (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)



Bażant *Phasianu colchicus* (©Mario Caffi)



Jaja gagoła *Bucephala clangula* przykryte puchem (©Arnsteyn Rønning/Flickr.com)

Tempo budowy gniazd trudno jest czasami określić, ponieważ w niektórych przypadkach gniazda są gotowe na kilka dni przed złożeniem pierwszego jaja, a w innych – u ptaków tego samego gatunku – budowa trwa jeszcze po rozpoczęciu składania jaj. W szczegółowych badaniach wykazano, że w Hiszpanii muchołówki żałobne *Ficedula hypoleuca* potrzebowały średnio 8,6 dnia na zbudowanie gniazda o masie 24,2 g (3,15 g/dni). Na tempo budowy gniazda nie miało wpływu eksperymentalne zmuszenie samic do budowy drugiego gniazda (Moreno et al. 2008).

UDZIAŁ PŁCI W BUDOWIE

Zaangażowanie ptaków obu płci w budowie gniazda jest następujące (Collias i Collias 1984):

- oboje partnerzy budują gniazdo i każde z nich wykonuje swoją część. Wydaje się to zachowaniem najbardziej pierwotnym (Skutch 1976).

W większości przypadków jeżeli samiec pomaga budować gniazdo, to uczestniczy również w wychowaniu młodych. W budowie pomaga więcej samców z grupy Nonpasserines niż u ptaków wróblowych.

- ptaki obu płci budują gniazdo, ale samica ma w tym większy udział; rola samca sprowadza się do wskazania potencjalnego miejsca i przynoszenia materiału, które podaje samicy, która konstruuje całe gniazdo, tak robią np. gołębie.
- ptaki obu płci budują gniazdo, ale samiec ma większy w tym udział. Samiec najczęściej buduje gniazdo, aby przywabić samicę, np. konstruuje zewnętrzną warstwę gniazda, a samica – po zaakceptowaniu zaczętej konstrukcji, przynosi do niego wyściółkę, tak np. u cierniówki *Curruca communis* i wróbli.
- gniazdo buduje samica. Jest to charakterystyczne dla gatunków z rodziny Fringillidae; samiec co najwyżej towarzyszy samicy w poszukiwaniu materiału gniazdowego.
- gniazdo buduje samiec. Gdy samiec buduje to i z reguły wysiaduje jaja. Takie zachowanie stwierdzono u około 6% gatunków ptaków, np. u płatkonogów.

DŁUGOTRWAŁOŚĆ WYKORZYSTANIA GNIAZDA

Większość ptaków buduje co rok nowe gniazdo. Wykorzystane gniazdo jest często, po sezonie lęgowym, spłaszczone i zniekształcone, ponadto może być zanieczyszczone odchodami, szczątkami piór piskląt, zwykle wydzielającymi zapachy, które mogą przyciągać drapieżniki; gniazda takie są również siedliskiem bakterii i bezkręgowców, z których jedne są pożyteczne, a inne – szkodliwe. Nawet większość dzięciołów, którym wykucie dziupli zabiera sporo czasu i siły, zwykle tworzy nowe gniazda każdego roku.



Kolonia lęgowa pingwina królewskiego *Aptenodytes patagonicus* (©Liam Quinn/Flickr.com)

Grupa ptaków, zwłaszcza o dużej masie ciała, takich jak bocian biały *Ciconia ciconia*, gawron *Corvus frugilegus*, kruk *Corvus corax*, sęp płowy *Gyps fulvus* wykorzystuje to samo gniazdo przez wiele lat z rzędu; w związku z czym po wielu latach mogą mieć one gigantyczne rozmiary, przykładem 4-metrowej wysokości gniazda bocianów białych (Profus 2006). Wzmianka o jednym z nich datuje się na rok 1549, a było ono w użyciu w latach 30. XX w. (Haverschmidt 1949). Masę gniazda bociana można łatwo obliczyć stosując specjalny program komputerowy (Zbyryt et al. 2021). Średnia masa gniazda budowanego w Polsce wynosi około 380 kg, maksymalnie około 1400 kilogramów.

Amerykański bielik *Haliaeetus leucocephalus* jedno z gniazd wykorzystywał przez 36 lat – miało ono 3,7 m wysokości, 2,6 m średnicy, zaś masa została oszacowana na około 2 tony (Herrick 1932). Bent (1937) opisał trzy różne gniazda rybołowa *Pandion haliaetus*, które wykorzystywane były przez 41, 44 i 45 lat. Największa objętość wieloletniego gniazda jastrzębia *Accipiter gentilis* wynosiła 0,875 m³, co odpowiada 438 kg (Moller i Nielsen 2015). Duże gniazda południowoamerykańskich cierniaków *Phacellodomus rufifrons* są ponownie wykorzystywane przez co najmniej 11 innych gatunków ptaków (Lindell 1996).

Z małych ptaków przez kilka lat użytkują gniazda jaskółki, a nory ziemne – żołyń *Merops apiaster* lub zimorodki. Większość gniazd małych ptaków służy tylko przez jeden sezon lęgowy. Wyjątkowo zdarza się, że ptaki niektórych gatunków, jak np. trzcinniczek *Acrocephalus scirpaceus* czy trzciniak *Acrocephalus arundinaceus* (Mero

i Zuljevic 2019) mogą wykorzystywać to samo gniazdo zarówno podczas pierwszego, jak i drugiego lęgu (Hałupka i Klimczuk 2011); u kapturki *Sylvia atricapilla* z 479 zbudowanych gniazd, tylko 4 było wykorzystane ponownie (Zieliński 2011), poza tym takie przypadki stwierdzono u zaganiacza *Hippolais icterina* (Dathe 1953), trzykrotnie u pokrzywnicy *Prunella modularis* (Tomkins et al. 2015). Raniuszki *Aegithalos caudatus* budują okazałe gniazda, które jednak są niszczone. W związku z tym, bardzo często wykorzystują materiał z nieużywanych gniazd do budowy nowych, i skracając dzięki temu wysiłek reprodukcyjny (Hebda 2007).



Pingwin białobrewy *Pygoscelis papua* – na gnieździe zbudowanym z drobnych kamieni i kawałków gleby (©Liam Quinn/Flickr.com)

WYBÓR MIEJSCA GNIAZDOWANIA

Wybór bezpiecznego miejsca na gniazdo jest ważnym z czynników decydujących o sukcesie reprodukcyjnym. Badania wskazują, że ptaki niektórych gatunków świadomie szukają odpowiedniego miejsca na gniazdo, które ma zmniejszyć ryzyko drapieżnictwa. Wydaje się, że lokalna liczebność drapieżników powoduje adaptacyjne zmiany w wyborze miejsca gniazdowania, przy czym ptaki starają się, zakładać gniazda w bezpieczniejszych miejscach, gdy liczebność drapieżników jest wysoka.

Wybór odpowiedniego miejsca gniazdowego zależy od kombinacji pięciu głównych czynników: dostępności pożywienia, zarówno dla rodziców, jak i potomstwa, ryzyka ataku drapieżnika, obecności i zachowania gatunków pokrewnych, dostępności odpowiedniego materiału gniazdowego oraz klimatu odpowiedniego dla wychowywania potomstwa (Collias i Collias 1984, Hansell 2005).

Badania wykazały, że świstunki brunatne *Phylloscopus fuscatus* wybierały bezpieczniejsze miejsca gniazdowania, położone wyżej nad powierzchnią gruntu i w bardziej izolowanych krzakach, gdy liczniejsze były drapieżne burunduki syberyjskie, mimo że takie umiejscowienie gniazda niesie za sobą koszty związane z większą ekspozycją na zimne wiatry (Forstmeier i Weiss 2004).

Gdy w miejscach gniazdowania sójki syberyjskiej *Perisoreus infaustus* eksperymentalnie



Żuraw *Grus grus* – gniazdo nawodne (©Arek Sikora)

odtwarzano głosy drapieżnych krukowatych, sójki w odpowiedzi zakładały gniazda w miejscach bezpieczniejszych, gdzie ptaki nie były tak niepokozone (Eggers et al. 2006). Puszczak plamisty *Strix occidentalis* zasiedla te dziuple, które zapewniają najodpowiedniejszy mikroklimat dla wysiadujących rodziców i rozwoju młodych. Jest to dla tych sów ważne, ponieważ żyją w północnych regionach Ameryki, które charakteryzują się niesprzyjającą pogodą podczas sezonu lęgowego i pary sów, które wybierają miejsca bezwietrzne, mają wyższy sukces reprodukcyjny niż pary gniazdujące w miejscach eksponowanych (Rockweit et al. 2012).

Wybór miejsca do odbycia lęgu jest integralną częścią procesu formowania pary. Każdy z gatunków wytworzył pewne, niekiedy subtelne zachowania towarzyszące procesowi wyboru



Mewa czarnogłowa *Ichthyaeetus melanocephalus* (©Michał Radziszewski)



Jajo kukułki *Cuculus canorus* – u góry w gnieździe trzciniczka *Acrocephalus scirpaceus*; w środku w gnieździe pleszki *Phoenicurus phoenicurus* (©Thomas Grimm); u dołu – w gnieździe łożówki *Acrocephalus palustris* (©Janusz Stępniewski).



Dziupla puszczyka *Strix aluco* (©Maciej Turzański)

miejsca. Może on być dokonany przez samca, samicę, jak i oboje partnerów. Dla przykładu u monogamicznych bernikli kanadyjskich *Branta bernicla* to samica wybiera miejsce, gdzie złoży jaja, ale wspólnie z samcem penetruje odpowiednie miejsce i wyszukuje optymalne. Jeżeli takie miejsce jest zajęte przez inną parę gęsi lub inne duże ptaki, agresywny samiec może je odpędzać. U wielu gatunków zachowania związane z budową gniazda jest elementem mniej lub bardziej rozbudowanych zalotów samców. Najprostszym zachowaniem jest używanie w zalotach kawałka materiału gniazdowego i ceremonialnej prezentacji miejsca na gniazdo (np. u czajki *Vanellus vanellus*). Samiec strzyżyka *Troglodytes troglodytes*, który jest często poligamiczny, buduje kilka gniazd, a samice wybierają zwykle takiego, który ma największą liczbę ukończonych, ale niezajętych gniazd; niektóre samce z wieloma gniazdami przyciągały aż 5 samic (Garson 1980, Evans i Burn 1996). Amerykański strzyżyk błotny *Troglodytes aedon* buduje, aby przypodobać się samicy aż do 20 gniazd, a gniazda nieużywane odciągają od właściwego drapieżniki i służą jako miejsca noclegowe młodych, jak i dorosłych ptaków (Kroodsma i Verner 1997). Wierność terytorium lęgowego gąsiorków *Lanius collurio* zmieniała się w zależności od przestrzennego rozmieszczenia ptaków krukowatych, głównych drapieżników gniazdowych gąsiorka (Kuźniak i Tryjanowski 2003, Roos i Part 2004).

Samce gatunków lęgających się w dziuplach, półdziuplach czy norach najpierw zajmują takie miejsce, a później usiłują przywabić samicę odpowiednim ceremoniałem. Zachowanie takie spotyka się u wróbla *Passer domesticus*, szpaków *Sturnus vulgaris*, bogatki *Parus major*, modraszki *Cyanistes caeruleus*, pleszki *Phoenicurus*

phoenicurus, muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca*. Część ptaków łączy się w pary przez powrót do tego samego co uprzednio gniazda, np. tak jest u jerzyków *Apus apus*. Podobnie jest w przypadku wielu ptaków szponiastych. Niekiedy jako pierwszy na miejsce lęgu przybywa samiec, który zajmuje gniazdo i czasami nieco je naprawia. Przybywające samice są wtedy witane specjalnymi pokazami i zachęcane do zaakceptowania gniazda, np. u bociana białego *Ciconia ciconia*. Następnie para, już wspólnie, wykańcza gniazdo, a samica znosi jaja. Zbliżone zachowanie obserwowano m.in. u czapli siwej *Ardea cinerea* i kormoranów.

NIETYPOWE MIEJSCA GNIAZDOWANIA

Przykładów gniazd umieszczonych nietypowo, tzn. nie wedle ustalonego wzorca, można wymienić setki. Ostregojad *Haematopus ostralegus* założył gniazdo na torach tramwajowych, na czas przejazdu opuszczał gniazdo i wracał, gdy tramwaj odjechał (Holandia); pokrzewka cierniówka *Curruca communis* uwiła gniazdo pośrodku pola koniczyny (Makatsch 1957). Północnoamerykańska dymówka *Hirundo rustica*, która ściele gniazda w różnego typu budowlach, jaskiniach, pod mostami lub pod dachami, przylepiła swoje gniazdo do gałęzi drzewa; drozd śpiewak *Turdus philomelos* zbudował gniazdo w komorze silnika samochodu, przez co pojazdu nie można było używać przez kilka tygodni, a drozd wędrowny *Turdus migratorius*, drozd śpiewak *Turdus philomelos* i sierpówka *Streptopelia decaocto* gniazdowały na słupie oświetlenia sygnalizacyjnego (<http://www.telegraph.co.uk>, Rachel 2002, Michalak 2005). Mucholap mysi *Myiarchus cinerascens* zbudował gniazdo na pracującej koparce,

której ramię zmieniał położenie, w pionie, o 61 metrów; dymówka *Hirundo rustica* wyprowadziła lęg w wagoniku wolno przemieszczającej się kolejki wąskotorowej, a jej bliska krewniaczka nadobniczka drzewna *Tachycineta bicolor* założyła gniazdo na czynnym rzeczonym promie, a gniazdo mewy siwej *Larus canus* dotykało szyn wykorzystywanego toru kolejowego. Wyjątkowo strzyżyk *Troglodytes troglodytes* założył gniazdo w ciele martwego jastrzębia *Accipiter gentilis* (Karetta i Beuch 2021).

ORIENTACJA GNIAZD I MIKROKLIMAT

Główną funkcją gniazd jest zapewnienie ptakom odpowiedniego miejsca do złożenia jaj i wychowania młodych. Dlatego też należy oczekiwać, że lokalizacja i konstrukcja gniazd stworzą odpowiednie warunki wewnątrz gniazda, gdyż odbiegający od optymalnego mikroklimat byłby szkodliwy dla rozwoju i kondycji potomstwa (DuRant et al. 2013).

Ilość ciepła zatrzymanego przez ściany gniazda zmniejsza ilość energii wydatkowaną przez wysiadującego ptaka na inkubację jaj i skraca proces wysiadywania w gnieździe, dlatego ściany i dno większości gniazd w naszym klimacie są grube, i stanowią one doskonały izolator. Wybranie miejsca na gniazdo w promieniach słońca lub cieniu, jak również w miejscu pozbawionym wiatru, ma niekiedy decydujący wpływ na mikroklimat. Badania prowadzone nad górniczką *Eremophila alpestris* (Hartman i Oring 2003) wykazały, że 49% gniazd pozostaje w cieniu w okresie wczesnego popołudnia, czyli wtedy, gdy jest najgoręcej. Zorientowanie gniazd w kierunku północnym zapewniało maksymalny cień przez przylegającą kępę trawy, jak również



Gniazdo strzyżyka *Troglodytes troglodytes* umieszczone w ciele martwego jastrzębia *Accipiter gentilis* (©Marcin Karetta; Karetta i Beuch 2021)

ochronę przed chłodnymi wiatrami. Ponadto cień może pomóc lepiej ukryć gniazdo przed drapieżnikami.

Preriówek plamisty *Ammodramus savannarum* i wojak obrożny *Sturnella magna* lęgające się na łąkach budują kopułowe gniazda, których otwór skierowany jest tak, że nie sięga tu większość wiatrów, a ptaki w trakcie sezonu lęgowego zmieniają zorientowanie gniazd w zależności od kierunku dominujących wiatrów (Long et al. 2009).

Mewy żółtonogie *Larus fuscus*, które gnieździły się w sąsiedztwie wysokich roślin, przez co gniazda osłonięte były od zimnych wiatrów, wychowywały pisklęta, które rosły szybciej niż pisklęta w gniazdach bardziej odsłoniętych, w których było chłodniej (Kim i Monaghan 2005).

Ptaki gniazdujące w ciepłych, a nawet gorących rejonach kryją gniazda przed prażącym południowym słońcem. W przeglądzie dokonany przez Burtona (2007) stwierdzono, że na niższych szerokościach geograficznych półkuli północnej ochrona gniazda przed słońcem spowodowała, że większość gniazd była skierowana na północ. Na średnich szerokościach geograficznych większość gniazd jest skierowana na wschód, co prawdopodobnie odzwierciedla kompromis pomiędzy promieniami słońca we wczesnych godzinach porannych a jego zacienieniem w godzinach popołudniowych. Na wyższych szerokościach geograficznych przeważająca część gniazd skierowana jest na południe, tak aby przez większą część dnia były one zwrócone w stronę słońca (Burton 2007). Ograniczone dane dostępne z półkuli południowej są zgodne z tymi ogólnymi wzorcami (Mezquida 2004). W związku z tym ptaki gniazdujące na ziemi wybierają miejsca, które minimalizują utratę ciepła w chłodnych środowiskach i zapobiegają przegrzaniu w ciepłych środowiskach, tworząc



Bąk *Botaurus stellaris* – typ gniazda nawodnego (©Marcin Polak)

w ten sposób optymalny mikroklimat do wychowywania potomstwa.

Gdy ogrzewano dno skrzynek lęgowych z wysiadującymi nadobniczkami drzewnymi *Tachycineta bicolor*, stwierdzono pozytywny wpływ podwyższonej temperatury na kondycję dorosłych samic i tempo pobierania pokarmu przez pisklęta, co poprawiło szybkość ich wzrostu i podniosło masę ciała (Pérez et al. 2008). Ogrzewanie skrzynek lęgowych pozytywnie wpłynęło na przeżywalność piskląt (Dawson et al. 2005). Eksperymentalne schłodzenie gniazd podczas wysiadywania miało negatywny wpływ na masę ciała i kondycję piskląt oraz na ich wrodzoną odporność (Ardia et al. 2010). W naturalnych warunkach w gniazdach nadobniczek z większą liczbą piórek w wyściółce pisklęta mogą rosnąć szybciej i mają być większe (Dawson et al. 2005). Nowsze badania nie potwierdzają tej hipotezy (Holland i Shutler 2018).

Umieszczanie gniazd w dziuplach lub norach chroni gniazdo przed drapieżnikami, ale również przed wahaniami temperatury zewnętrznej. Żółna *Merops apiaster* utrzymuje w norze względnie stałą temperaturę około 25°C, podczas gdy na zewnątrz amplituda wahań temperatury wynosi blisko 40°C (Ar i Piontkewitz 1994). W zamknię-



Wodnik *Rallus aquaticus* – jaja ubarwione podobnie jak otaczające gniazdo rośliny (©Marcin Polak)

tych dziuplach może jednak dojść u piskląt do niedotlenienia i hiperkapnii. Z resztek pokarmu i odchodów zwierząt może się wydzielać amoniak. Badania prowadzone nad dzięciołem białoszyim *Dendrocopos syriacus* potwierdziły, że w okresie lęgowym w pewnych okresach, w dziupli zanika wymiana gazowa (Ar et al. 2004).

Zwykle poziom O_2 jest w dziuplach niższy, a CO_2 – wyższy w porównaniu z otoczeniem, ale te różnice nie są duże (1–2%), a ruch w dziupli wydaje się wymuszać wentylację komory gniazdowej (Mersten-Katz et al. 2013). Wesołowski i Maziarz (2012) podali, że oświetlenie w dziupli lęgowych sikory bogatki i ubogiej (*Parus major*, *Poecile palustris*) jest zwykle bardzo słabe i wyklucza widzenie barwne. Avilés et al. (2006) zasugerowali jednak, że może temu przeciwdziałać odbijanie promieni UV przez powierzchnię skorupy jaj.

Mazurki *Passer montanus* gnieźdzące się w skrzynkach lęgowych zwykle gromadzą w swoich gniazdach dużo piór, co jest świetną izolacją termiczną (Pinowski et al. 2006). W porównaniu do otwartej przestrzeni bez wiatru, oszczędność energii w samej skrzynce lęgowej wyniosła 18%, ale podniosła się do 33–36% w przypadku skrzynki zawierającej kompletne gniazdo.

Raniuszki *Aegithalos caudatus* dostosowują swoje zachowania związane z budową gniazda do warunków termicznych, tzn. masa piór była różna w różnych gniazdach, zmniejszając się wraz z upływem w sezonu lęgowego i wraz ze wzrostem temperatur otoczenia – pióra stanowiły 41% (21–52%), a struktura zewnętrzna 59% (48–79%) całkowitej masy gniazda (McGowan et al. 2004).

Gniazda naziemne często pozbawione są znacznej ilości materiałów, które spotykamy w gniazdach innego typu, ale biegus rdzawy *Calidris melanotos* gniazdujący tundrze ma gniazda dosyć głębokie (3–7 cm), wyścielone znaczną ilością piór lub różnych części roślin. Głęboki dołek zmniejsza tempo schładzania jaja o 9%, ale obecność w dołku materiałów wyściełających zmniejsza tempo chłodzenia o 25%. Pióra wyścielające dołek dawały najlepszy efekt izolacyjny, a mchy – najgorszy; zwilżenie tych materiałów znacznie zmniejsza ich właściwości izolacyjne (Reid et al. 2002).

MASKOWANIE GNIAZD

Ptaki ukrywają gniazda na wiele sposobów. Krajowe ptaki, np. zięba *Fringilla coelebs*, wplatają w warstwę zewnętrzną mech i różne gatunki



Naziemne gniazdo sokoła wędrownego *Falco peregrinus* (©Laurent Demongin)

porostów, którymi pokryty jest pień lub konary drzewa; czasami wplatają kawałki kory, np. na brzozech, można znaleźć fragmenty jej białej kory, a niekiedy i białego papieru, co maskuje gniazdo. Innym przykładem są ptaki zakładające gniazda na ziemi. Zwykle materiał gniazdowy zbierają w najbliższym rejonie gniazda, aby był wyglądem jak najbliższy otoczeniu, np. robią tak czajki *Vanellus vanellus*, bekasy. Gniazdo wraz z kryptycznie ubarwionymi jajami bardzo trudno wtedy dostrzec; jaja cietrzewia *Tetrao tetrix*, głuszca *Tetrao urogallus* i słonki *Scolopax rusticola* kolorem harmonizują ze ściółką leśną; jaja łyski *Fulica atra* i kurki *Gallinula chloropus* ubarwione są jak suche sitowie, z którego jest gniazdo. Ptaki niektórych gatunków opuszczając gniazdo przykrywają jaja materiałem z gniazda, np. kaczki – puchem, perkozy – gnijącymi resztkami roślin. Badania przeprowadzone na krzyżówkach *Anas platyrhynchos* wykazały, że gdy ptaki przykrywały jaja materiałem gniazdowym, drapieżniki wyrządzały w nich znacznie mniej szkód, niż w gniazdach, które w ramach doświadczeń odsłonięto (Kreisinger i Albrecht 2008).

Zarówno kulony *Burhinus oedicnemus*, jak i sieweczki morskie *Charadrius alexandrinus* gniazdują na ziemi, a gniazdo składa się z niewielkiej ilości krótkich roślin. Kiedy usunięto z ich gniazd kamuflujący materiał gniazdowy, ptaki szybko zastępowały go nowym (Solís i De Lope 1995, Szentirmai et al. 2002), co sugeruje, że taki materiał pełni istotną funkcję w ochronie gniazda.



Nur czarnoszyi *Gavia arctica* (©Damian i Anna Nowak)

Dużą rolę w maskowaniu gniazda odgrywa ubarwienie wysiadującego ptaka. Ptaki bardzo dużej liczby gatunków gniazdujących na ziemi mają wierzch ciała zlewający się z tłem ziemi, np. u słonki *Scolopax rusticola*, jarząbka *Tetrastes bonasia* i lelka *Caprimulgus europaeus*.

WARUNKI SANITARNE W GNIEZDZIE

Usuwanie kału z gniazda ma dwa zasadnicze cele: utrzymanie czystości, a tym samym uzyskanie pewnej gwarancji, że pisklęta będą zdrowsze oraz zmniejszenie ryzyka odnalezienia gniazda przez drapieżnika, a to na podstawie zapachu.

Są dwa sposoby pozbywania się odchodów – pisklęta albo wydalają ekskrementy w specjalnych błoniastych workach, odbieranych i wynoszonych przez rodziców, albo wypróżniają się poza obręb gniazda. Ptaki niektórych gatunków upuszczają woreczki z odchodami nad wodą; kowaliki i strzyżyki pozostawiają je niekiedy na gałęziach drzew.

Większość ptaków usuwa regularnie odchody piskląt lub one same instynktownie wydalają je poza obręb gniazda. Zanieczyszczenie gniazd jest powszechnie spotykane u ptaków szponiastych, niektórych gatunków z rodzaju *Carduelis*, u zimorodka *Alcedo atthis*. Ekskrementy wydalone w specjalnych woreczkach otoczonych galaretowatą błoną spotyka się u wielu gatunków wróblowych i u dzięciołów. Rodzice dość często zjadają takie woreczki, znajdują się w nich bowiem resztki pokarmu niestrawionego przez pisklęta. Odchody piskląt papugi zwanej świergotką złotoskrzydłą *Psephotellus chrysopterygius* niosą w sobie 10% dziennego energetycznego zapotrzebowania rodziców (Gill



Drop *Otis tarda* – przykład gniazda bez wyściółki (©Josef Hlasek)

i Prum 2019). Często bezpośrednio po wykluciu piskląt rodzice połykają kał, później wynoszą go daleko od gniazda, a przed wylotem młode już samodzielnie wypróżniają się poza gniazdo. Pisklęta wydają woreczek w kilka sekund po karmieniu, a jeżeli tego nie czynią to, rodzice często stymulują do tego młode. Pisklęta odpowiednimi pozycjami ciała sygnalizują rodzicom chęć wydalenia kału; takie zachowanie stwierdzono przede wszystkim u ptaków wróblowych.

Teren wokół gniazd niektórych ptaków szponiastych wkrótce pobiela rozpryskiwany kał. Sama objętość kału w koloniach pelikanów, kormoranów i czapli jest tak duża, że często wypala otaczającą roślinność.

EKTOPASOŻYTY A PTAKI

Ektopasożytami w gniazdach ptaków są:

- stawonogi bytujące zazwyczaj w gniazdach lub ich otoczeniu, w tym bezskrzydłe (np. pluskwy, pchły, kleszcze, roztocza gniazdowe) oraz uskrzydłone, których stadium hematófagiczne ogranicza się do gniazda (np. muchy mięsożerne, muchówki z rodziny rozdymkowatych, meszki),
- owady latające, które żyją poza gniazdem i odwiedzają je tylko dla żerowania (np. czarne muchy, komary gryzące),

- stawonogi, które żyją głównie na ciele żywiciela i są przenoszone przez bezpośredni kontakt ptaków w gnieździe (np. wszy, wszóły i różne grupy roztoczy) (López-Rull i Garcia 2015).

Obliczono, że co najmniej 2500 gatunków roztoczy jest ściśle związanych z ptakami, tj. z gniazdem i przylegającym otoczeniem, lub żerują na ciałach ptaków–gospodarzy. Najbardziej znanymi są gatunki z rodzaju *Dermanyssus* i *Ornithonyssus*. Różtoca mogą szybko się rozmnażać i niekiedy w gniazdach mogą żyć ich dziesiątki tysięcy. Obecność dużej liczby roztoczy zmniejsza sukces reprodukcyjny, a z rzadka prowadzi nawet do śmierci piskląt (Proctor i Owens 2000).

Ektopasożyty są wektorami wielu chorób, dlatego w trakcie przeglądu gniazd, jak i czyszczenia budek lęgowych należy zachować szczególną ostrożność.

Modrzejewska (1987) przebadła prawie 4500 bażantów *Phasianus colchicus*, prowadząc szczegółowe badania populacji 7 gatunków wszółów, przedstawicieli zarówno *Amblycera*, jak i *Ischnocera*. Spośród stwierdzonych różnorodnych zależności najciekawszą było to, że młode (jednoroczne) bażanty były silniej zaatakowane przez wszóły niż starsze; na młodszych ptakach występowały one częściej niż na starszych.



Rybitwa białoskrzydła *Chlidonias leucopterus* – gniazdo ulokowane na kępie roślin bagiennych (©Michał Radziszewski)

Ektopasożyty występowały powszechnie, np. w 28 badanych gniazdach gąsiorka *Lanius collurio* przedstawicieli stawonogów stwierdzono w 21 (75%) (łącznie 2436 osobników, z co najmniej 54 gatunków); roztocze stanowiły 91% liczby stawonogów, a ich gatunki stanowiły 81% wszystkich stwierdzonych gatunków stawonogów (Tryjanowski et al. 2001, Kamczyc et al. 2011).

Ptaki posiadają pewne mechanizmy fizjologiczne i behawioralne, które umożliwiają odstraszenie lub zwalczanie pasożytów. Główna grupa fizjologicznych mechanizmów obronnych, składających się na odpowiedź immunologiczną, obejmuje układ współdziałających ze sobą cząsteczek komórek i tkanek, rozproszonych po całym organizmie. Poprzez odróżnianie tego, co własne, od tego, co obce, układ odpornościowy kontroluje i zapobiega infekcji pasożytów (Wimberger 1984, Kuby 1998). Wśród fizjologicznych sposobów obrony wyróżnić można m.in.: pierzenie, odstraszenie poprzez zróżnicowaną zawartość melaniny w piórach oraz obecność toksyn (obrona chemiczna). W uzupełnieniu do fizjologicznych mechanizmów obronnych, żywiele wykształcili behawioralne sposoby usuwania i niszczenia pasożytów. Przykłady obrony behawioralnej to wzajemna pielęgnacja, zachowania „kosmetyczne”, znoszenie do gniazd roślin i „kąpiele” w piasku (Hart 1997). Obrona

przed pasożytami jest zróżnicowana na poziomie ontogenicznym i jest zwykle słabsza we wcześniejszych stadiach rozwojowych (Apanius 1998). Dlatego pisklęta są często silnie zaatakowane przez ektopasożyty, podczas gdy ich rodzice, dzielący z nimi to samo środowisko przynajmniej przez kilka godzin dziennie, mogą być od nich wolni. Przystosowania morfologiczne to z kolei specyficzna struktura dzioba oraz budowa szponów (Dylewski i Skarupa 2015).

Badania nad ziębami *Fringilla coelebs* w północno-wschodniej Polsce wykazały, że tylko u 5% osobników nie stwierdzono żadnych pasożytów, a kleszcze stanowiły łącznie około 50% ektopasożytów (Gryczyńska et al. 2000). Niektóre pasożyty zewnętrzne ptaków drapieżnych mogą powodować poważne uszkodzenia piór, utratę piór, intensywny świąd, a w konsekwencji osłabienie, niepokój, zmiany chorobowe, a w cięższych przypadkach nawet śmierć ptaków żywicieli.

Spośród ektopasożytów najbardziej dokuczliwe dla ptaków szponiastych i sokołów są inwazje ptaszyńców (*Dermanyssus* sp.), wszołów (*Mallophaga* sp.), a czasami kleszczy (*Argas* sp. i *Ixodes* sp.). Wszoły żerują na skórze ptaków, odżywiając się złuszczonego naskórkiem i piórami, które w miejscach żerowania stają się słabsze i często ulegają uszkodzeniu. Do inwazji dochodzi przez bezpośredni kontakt ptaków; źródłem mogą być



Samica jarząbka *Tetrastes bonasia* na gnieździe, barwą zlewającą się z ściółką leśną i korą sosny pospolitej (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

też ofiary ptaków drapieżnych (Gwiazdowicz et al. 1999, 2000).

Pierwszą „linią obrony” przed ektopasożytami jest upierzenie. Ze względu na skomplikowany układ zazębiających się wypustek piór, utrudniają one pasożytom dostęp do skóry, a tym samym – do naczyń krwionośnych. Jednakże i same pióra mogą być celem pasożytów takich jak wszy żywiące się keratyną; może to udaremnić obecność pigmentu – melaniny, która zwiększa grubość piór i ich odporność na ścieranie (Burt 1986). Ptaki wykorzystują mrowiska (np. gatunku mrówka rudnica *Formica rufa*), aby „wykąpać” się w kwasie mrówkowym i usunąć pasożyty. Takie zachowanie zaobserwowano u ptaków 200 gatunków (głównie z rzędu wróblowych), np. u świergotków, gdzie po 12 godzinach od „mrówczej kąpieli” zaobserwowano spadek populacji pasożytów o 25% (Dylewski i Skarupa 2015).

ROŚLINY AROMATYCZNE I INNE

Wiele europejskich gatunków ptaków, np. modraszka *Cyanistes caeruleus*, szpak *Sturnus vulgaris*, wplatają w gniazda rośliny zielne bogate w lotne związki aromatyczne. Te wybrane gatunki roślin stanowią niewielką część roślin dostępnych w siedlisku, co skłania do przypuszczeń, że ptaki wybierają je celowo. Niektóre badania sugerują, że taka „zieleń” w gnieździe

wpływa korzystnie na rozwój piskląt i ich przeżywalność (Blondel et al. 1987, Petit et al. 2002, Polo i Veiga 2006). Na Korsyce tamtejsze modraszki umieszczają w koronie gniazda kawałki roślin około 10 gatunków. Gdy usunięto je w ramach badań, ptaki natychmiast uzupełniały braki. Rośliny te mają działanie antyseptyczne, grzybobójcze i odstraszały ektopasożyty oraz zmniejszają rozwój bakterii na skórze piskląt. Łącznie w takim gnieździe może znajdować się 1,3 g suchych fragmentów takich roślin (Petit et al. 2002, Brouwer i Komdeur 2004, Mennerat et al. 2009). Co nietypowe, wróble *Passer domesticus* i dziwonie ogrodowe *Carpodacus mexicanus* w Meksyku wplatały do swoich gniazd niedopałki papierosów jako sposób na zmniejszenie ilości ektopasożytów (Suárez-Rodríguez et al. 2013). Eksperymentalne porównanie niedopałków niepalonych i palonych wykazało, że te drugie były skuteczniejsze w odstraszaniu ektopasożytów (Healy et al. 2015). Jednak długoterminowe badania wykazały, że koszt ekspozycji na toksyny, to wyższy poziom genotoksyczności (uszkodzenia DNA lub chromosomów) w komórkach krwi piskląt (Suárez-Rodríguez i Macías García 2014).



Czajka *Vanellus vanellus* – gniazdo na łąkach (©Agnieszka Parapura)



Przekrój dziupli dzięcioła dużego *Dendrocopos major* (©Frank Hocker)



Turkawka *Streptopelia turtur* – gniazdo „ażurowe” (©Andrzej Bokotey)

ILE ENERGII POTRZEBA NA BUDOWĘ GNIAZDA?

Budowa gniazda jest dla ptaków dużym wysiłkiem. Gniazdo jaskółki rdzawoszyjej *Pterochelidon pyrrhonota* złożone jest mniej więcej z około 1400 grudek (porcji) ziemi, a każdy lot po błoto trwa około minuty. Całkowitą ilość energii włożoną w budowę nowego gniazda wynosiła około 122 kJ, co odpowiada 30 g pokarmu. Na gniazdo naszej dymówki *Hirundo rustica* składa się mniej więcej 1200 grudek.

Dzięcioł czarny *Dryocopus martius* musi uderzyć dziobem około 100 000 razy aby wykuć nową dziuplę, a waruga *Scopus umbretta*, aby zbudować swoje duże gniazdo złożone nawet z 10000 elementów, musi po nie latać 7000–8000 razy. Dla porównania samiec wikłacza zmiennego *Malimbus cucullatus* buduje 9–10 gniazd, a koszt ich budowy wynosi 158 kJ, co odpowiada około 40 g pokarmu (Podulka et al. 2004).

Ptaki oszczędzają energię budując gniazda we dwoje, szukając materiałów konstrukcyjnych w najbliższym otoczeniu gniazda lub wykorzystując stare gniazda.

POMOCNICY

Pomocnikami nazywa się ptaki, które pomagają rodzicom w budowaniu gniazd, obronie terytorium, karmieniu samicy wysiadującej jaja oraz w wychowaniu piskląt. Szacuje się, że zjawisko to zachodzi u około 10% wszystkich gatunków ptaków (Cornwallis et al. 2010). Najpopularniejszym przykładem jest pomoc w karmieniu piskląt przez starsze młode, np. z wcześniejszego lęgu. Zarówno para lęgowa, jak i pomocnicy odnoszą korzyść z takiego zachowania – u większości gatunków wzrasta sukces reprodukcyjny, ptaki młode zdobywają doświadczenie, mogą uzyskać wyższy status w hierarchii stada, czy łatwiej zdobyć lub odziedziczyć terytorium rodziców. Niekiedy w środowiskach mało zasobnych, gdzie trudno o pokarm, najlepszą strategią jest właśnie pozostanie w roli pomocnika, ale na nieco zasobniejszym terytorium rodziców i oczekiwanie na inne, lepsze warunki (Collias i Collias 1984).

U raniuszka *Aegithalos caudatus* pary lęgowe, które straciły lęg, często – niekiedy dotyczy to nawet 50% par – przyłączają się do par gniazdujących w sąsiedztwie i pomagają im karmić pisklęta, bronić ich przed intruzami, a nawet



Rozmieszczenie gniazd czapli siwej *Ardea cinerea* na trzciniowej wyspie (©Józef Hordowski)

budować gniazdo, tak że uczestniczy w tym nawet 5–6 ptaków, choć zwykle są to 3 lub 4 osobniki. Najczęściej są to ptaki spokrewnione, a badania wykazały, że pomocnicy o wiele chętniej pomagali i dostarczali więcej pokarmu swoim krewnym niż parom niespokrewnionym (Hatchwell 2016, Halliwell et al. 2022, Sturrock et al. 2022). U żółny *Merops apiaster* występowanie „pomocników” jest rozpowszechnione i dotyczy mniej więcej 1/5 gniazd; w 75% przypadków parze pomagał 1 ptak obcy, w 19% – 2, a z rzadka było aż 3 lub 4 pomocników. Rozwój piskląt jest zdecydowanie szybszy w gniazdach z pomocnikami niż w gniazdach, w których pomocników nie było, co przekłada się na wyższy sukces lęgowy. Pomocnikami są zazwyczaj spokrewnione z daną parą samce; mogą to być zarówno ptaki roczne, jak i starsze, np. takie, które z powodzeniem wychowały pisklęta w poprzednich latach. Na ogół ptaki, które utraciły w danym roku lęg, wolą zostać „pomocnikami” niż ponownie przystępować do własnego lęgu (Lesselss 1990, Vaclav 2000, Bastian i Bastian 2022). W Polsce zaobserwowano wyjątkowy przypadek kooperacji, gdy jedna z par, posiadająca własne pisklęta, pomagała innej, sąsiedniej parze – m.in. w karmieniu młodych. Tłumaczy się to tzw. altruizmem zwrotnym, kiedy dana para chce uzyskać –

w późniejszym czasie – rekompensatę, polegającą na pomocy w karmieniu piskląt (Stachyra i Kurek 2002).

Bardzo rzadko obserwowane jest u ptaków karmienie międzygatunkowe, które stwierdzono u co najmniej 65 gatunków. Oczwistym przykładem jest tutaj kukułka *Cuculus canorus*, której pisklęta karmione są przez inne gatunki ptaków. Poza przypadkiem kukułki akty altruizmu międzygatunkowego są rejestrowane niezmiennie rzadko (Drózd et al. 2004, Pugacewicz 2009, Dula 2019), np. karmienie młodego srokosza *Lanius excubitor* przez trznadla *Emberiza citrinella*, karmienie dorosłego wróbla *Passer domesticus* przez oknówkę *Delichon urbicum*, czy karmienie przez samca kłaskawki *Saxicola rubicola* pisklęta kopciuszka *Phoenicurus ochruros*, albo karmienie przez rokitniczkę *Acrocephalus schoenobaenus* podlota trzciniaaka *A. arundinaceus*.

WYKORZYSTANIE GNIAZD PRZEZ INNE GATUNKI PTAKÓW

Zdarza się, że niektóre gatunki budują swoje gniazda korzystając z gniazd innych gatunków ptaków. Makatsch (1957) podał wiele przykładów, np. szpaka *Sturnus vulgaris*, który zniósł



Dudek *Upupa epops* – lęg w norze (©Vasily Vishnevsky)

jaja w gnieździe sroki *Pica pica* lub modraszki *Cyanistes caeruleus* – w gnieździe strzyżyka *Troglodytes troglodytes*, które wyłożyła piórami. Strzyżyk zaś potrafił odbyć lęg w gnieździe raniuszka *Aegithalos caudatus* lub kosa *Turdus merula*. Wróble *Passer domesticus* i mazurki *P. montanus*, chętnie zajmują gniazda żolny *Meropis apiaster* czy brzegówki *Riparia riparia*, zaś para turkawek *Streptopelia turtur* gnieździła się w nieużytkowanym gnieździe kosa *Turdus merula*, a inna para – w opuszczonym gnieździe gawrona *Corvus frugilegus*; muchołówka szara *Muscicapa striata* zajmowała gniazdo zięby *Fringilla coelebs*. Zdarzają się wyjątkowe przypadki: w kolonii gawronów, ale w gnieździe wrony *Corvus corone* na wysokości 6 metrów, znaleziono lęg mewy siwej *Larus canus*; jaja z tego gniazda zabrano, a para zaczęła ponownie znosić jaja w innym gnieździe wrony, na wysokości około 7 metrów; krętogłów *Jynx torquilla* rzadko gniazduje w norach brzegówki, w otworach w murach, otwartych słupkach i różnych półdziuplach (Dombrowski 2020).

Wiele gatunków ptaków szponiastych oraz sów nie buduje żadnych gniazd a wykorzystuje gniazda innych gatunków. Stare gniazda np. myszołówów czy krukowatych wykorzystują kobczyki *Falco vespertinus*, pustuleczki *F. naumanni*, czy kobuzy *F. subbuteo*. Również pustułka *Falco tinnunculus* chętnie zasiedla stare gniazda wron siwych *Corvus corone* lub srok *Pica pica*, a nawet gawronów *Corvus frugilegus*. Puchacz



Przepiórka *Coturnix coturnix* (©Frank Hocker)

Bubo bubo używa starych gniazd ptaków szponiastych, ale czasami gnieździ się na ziemi lub w ściółce leśnej – wówczas ptaki rozdrapują jedynie nogami ziemię lub usuwają trawę. W rodzimej awifaunie wyjątkiem wśród sów jest uszatka błotna *Asio flammeus*, która ściele własne gniazdo, zbudowane zwykle z trzciny lub innych roślin nadwodnych.

SUBLOKATORZY

Przykładem sublokatorstwa mogą być gniazda bociana białego *Ciconia ciconia*, które zapewniają wróblowym dobre schronienie przed opadami, chłodem i wiatrem, które mogą z niego korzystać zarówno w okresie lęgowym, jak i w zimie (Tobółka 2011). Powszechnie znanym zjawiskiem jest gniazdowanie „u bocianów” – mazurków *Passer montanus*, wróbli *Passer domesticus* oraz szpaków *Sturnus vulgaris*. Ptaki tych gatunków spotykano także w gniazdach bielika *Haliaeetus albicilla*, rybołowa *Pandion haliaetus*, kani czarnej *Milvus migrans* i czapli siwej *Ardea cinerea*. W gnieździe bociana stwierdzono jeszcze ptaki ponad 20 gatunków, m.in. kawkę *Corvus monedula*, srokę *Pica pica*, pójdzkę *Athene noctua*, kraszkę *Coracias garrulus*, kopciuszka *Phoenicurus ochruros*, pleszkę *Phoenicurus phoenicurus*, bogatkę *Parus major*, muchołówkę szarą *Muscicapa striata*, potrzosa *Schoeniclus schoeniclus*, strzyżyka *Troglodytes troglodytes*, pustułka *Falco tinnunculus*, kosa *Turdus merula*, sierpówkę *Streptopelia decaocto*, grzywacza *Columba palumbus*, dzięcioła dużego *Dendrocopos major* a nawet pliszkę siwą *Motacilla alba* z pisklciem kukułki *Cuculus canorus*, zaś w nieczynnym gnieździe – siniak *Columba oenas* i krzyżówka *Anas platyrhynchos* (Haverschmidt 1949, Creutz 1985, Indykiewicz 1998, 2006, Kosicki et al. 2007, Kronenberg et al. 2013).



Gniazdo wachlarzówki szarej *Rhipidura albiscapa* (©Thomas Grimm)

Gniazda mogą stanowić siedliska dla wielu innych niż ptaki gatunków zwierząt, zwłaszcza dla bezkręgowców. Te ostatnie mogą obejmować oprócz ektopasożytów, które żywią się krwią ptaków-gospodarzy, padlinożerców, żerujących na materiale gniazdowym lub detrytusie, oraz drapieżniki, które polują na inne bezkręgowce zamieszkujące gniazdo (Woodroffe 1953, Maziarz et al. 2018). Związki między owadami społecznymi, takimi jak mrówki, osy, pszczoły czy termyty, a gniazdującymi ptakami polegały na tym, że gatunki ptaków sytuowały swoje gniazda w bliskim sąsiedztwie kolonii tych owadów lub wykopywały nory i wyprowadzały lęgi wewnątrz gniazd owadów (np. Haemig 2001, Somavilla et al. 2013). Ze względu na to, że tak ulokowane gniazda były bezpieczniejsze przed drapieżnikami lub pasożytami, lęg w pobliżu kolonii owadów społecznych był korzystny dla ptaków niektórych gatunków, które specjalnie gniazdowały w takich miejscach (np. Haemig 2001).

IDENTYFIKACJA LĘGU

Rozdział ten jest próbą podania najprostszych cech ułatwiających rozpoznawanie lęgu. Takie próby wymagają dalszych poszukiwań. Przy rozpoznawaniu jaj u krajowych gatunków w większości wypadków brak jest jednej cechy diagnostycznej, która pozwoliłaby bezbłędnie oznaczyć jajo. Dlatego rozpoznając jaja i gniazda do konkretnego gatunku trzeba używać całego zestawu cech, np. ubarwienia jaj, budowy gniazda, charakteru siedliska, schematu ubarwienia wnętrza dzioba itd. Trafność oznaczeń w przypadku analizy wszystkich cech jest bardzo wysoka.

Należy jednak podkreślić, że nie zawsze obserwowane cechy pozwalają na prawidłowe określenie właściciela jaj, jak również gniazda.

Wówczas pozostaje do dyspozycji obserwacja lęgu i odszukanie rodziców. Ponadto mamy do wykorzystania nowoczesne metody biotechnologiczne.

LITERATURA

- Antczak M., Hromada M., Czechowski P., Tabor J., Zabłocki P., Grzybek J., Tryjanowski P. 2010. A new material for old solutions—the case of plastic string used in great grey shrike nests. *Acta Ethol.* 13: 87–91.
- Apanius V. 1998. Ontogeny of immune function. *Avian Growth and Development: Evolution Within the Altricial-Precocial Spectrum*, Starck J.M., Ricklefs R.E. (eds.), ss. 203–222. Oxford University Press.
- Ar A., Barnea A., Yom-Tov Y., Mersten-Katz C. 2004. Woodpecker cavity aeration: a predictive model. *Resp. Phys. Neur.* 144: 237–249.
- Ar A., Piontkewitz Y. 1994. Nest ventilation explains gas composition in the nest-chamber of the European bee-eater. *Respiration Physiology* 87, 3: 407–418.
- Ardia D.R., Perez J.H., Clotfelter E.D. 2010. Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling Tree Swallows. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 277, 1689: 1881–1888.
- Aubrecht G., Huber W., Weissenhofer A. 2013. Coincidence or Benefit? The use of Marasmius (Horse-Hair Fungus) Filaments in Bird Nests. *Avian Biology Research*. 6. 10.3184/175815512X13531739538638.
- Avilés J.M., Soler J.J., Perez-Contreras T. 2006. Dark nests and egg colour in birds: a possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 1603: 2821–2829.
- Bastian H.-V., Bastian A. 2022. European Bee-eater (*Merops apiaster*), version 2.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman and B. K. Keeney, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.eubeat1.02>.
- Bent A.C. 1937. Life histories of North birds of prey. *U.S. Natl. Mus. Bull.* 167.
- Blondel J., Clamens A., Cramm P., Gaubert H., Isenmann P. 1987. Population studies on Tits in the Mediterranean Region. *Ardea* 75: 21–34.
- Bocheński Z., Kuśnierczyk P. 2003. Nesting of the *Acrocephalus* warblers. *Acta Zool. Cracov.* 46, 2: 97–195.
- Breen A.J., Guille L.M., Healy S.D. 2016. What Can Nest-Building Birds Teach Us? *Comparative Cognition & Behavior Reviews* 11: 83–102.
- Briggs K.B., Deeming D.C., Mainwaring M.C. 2023. Plastic is a widely used and selectively chosen nesting material for pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in rural woodland habitats. *Sci. Total. Environ.* 854:158660. <https://doi.org/10.1016/j.scitoenv.2022.158660>.
- Broughton R., Parry W. 2020. A Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus* nest constructed from plastic fibres supports the theory of concealment by light reflectance. *Ring and Migration*. 34. 10.1080/03078698.2019.1830518.
- Brouwer L., Komdeur J. 2004. Green nesting material has a function in mate attraction in the European starling. *Animal Behaviour* 67: 539–548.
- Burton N.H.K. 2007. Landscape approaches to studying the effects of disturbance on waterbirds. *Ibis* 149 (Suppl. 1): 95–101.
- Burt E.H. 1986. An analysis of physical, physiological, and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers. *Ornithological Monographs* 38: 1–125.
- Caldwell P.J., Cornwell G.W. 1975. Incubation behavior and temperatures of the Mallard Duck. *Auk* 92: 706–731.
- Canal D., Mulero-Pázmány M., Negro J.J., Sergio F. 2016. Decoration increases the conspicuousness of raptor nests. *PLoS One* 11: e0157440.
- Collias N.E., Collias E.C. 1984. Nest building and bird behavior. Princeton University Press.
- Cornwallis C.K., West S.A., Davis K.E., Griffin A.S. 2010. Promiscuity and the evolutionary transition to complex societies. *Nature* 466: 969–972.
- Cranbrook E.O., Lim G.W., Koon L.C., Rahman M.A. 2013. The species of white-nest swiftlets (*Apodidae*, *Collocaliini*) of Malaysia and the origins of house-farm birds: Morphometric and genetic evidence. *Forktail* 29: 107–119.

- Creutz G. 1985. Der Weiss-Storch. Neue Brehm Bücherei nr 375. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- Creutz G. 1986. Die Wasseramsel *Cinclus cinclus*. Neue Brehm Bücherei nr 73. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- Czyż B., Persson O., Öhrström P. 2009. Male and female Penduline Tit *Remiz pendulinus* can reverse their desertion decisions. *Ornis Svecica* 19: 215–221.
- Dathe H. 1953. Ersatzbrut beim Gelbspötter. *Orn. Mittl.* 5: 4.
- Dawson R.D., Lawrie C.C., O'Brien E.L. 2005. The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia* 144, 3: 499–507.
- Deeming D.C. 2013. Effects of female body size and phylogeny on avian nest dimensions. *Avian Biology Research* 6: 1–11.
- Dilger W. 1962. The Behavior of Lovebirds. *Scientific American* 206, 1: 89–98.
- Dombrowski A. 2020. Nabudynkowy leg krętogłowa *Jynx torquilla*. *Kulon* 25: 167–168.
- Dubiec A., Mazgajski T.D. 2013. Nest mass variation over the nesting cycle in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Avian Biology Research* 6: 127–132.
- Dula P. 2019. Karmienie dorosłego wróbla *Passer domesticus*, przez oknówkę *Delichon urbicum* – próba interpretacji zjawiska. *Kulon* 24: 82–87.
- DuRant S.E., Hopkins W.A., Hepp G.R., Walters J.R. 2013. Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 88, 2: 499–509.
- Dylewski Ł., Skarupa M. 2015. Jak ptaki bronią się przed pasożytami zewnętrznymi. *Wszechświat* 116, 4–6: 93–97.
- Drożdż R., Hromada M., Tryjanowski P. 2004. Interspecific feeding of a Great Grey Shrike (*Lanius excubitor*) fledgling by adult Yellowhammers (*Emberiza citrinella*). *Biol. Lett.* 41: 185–187.
- Eggers S., Griesser M., Nystrand M., Ekman J. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian Jay. *Proc. Biol. Sci.* 22, 273 (1587): 701–706.
- Evans M.R., Burn J.L. 1996. An experimental analysis of mate choice in the wren: a monomorphic, polygynous passerine. *Behavioral Ecology* 7, 1: 101–108.
- Fijen T.P.M., Kamp J., Lameris T.K., Pulikova G., Urazaliev R., Kleijn D., Donald P.F. 2015. Functions of extensive animal dung “pavements” around the nests of the Black Lark (*Melanocorypha yeltoniensis*). *Auk* 132, 4: 878–892.
- Forstmeier W., Weiss I. 2004. Adaptive plasticity in the nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104: 487–499.
- Gall S.C., Thompson R.C. 2015. The impact of debris on marine life. *Mar. Pollut. Bull.* 92: 170–179.
- Garson P.J. 1980. The breeding ecology of the Wren in Britain. *Bird Study* 27: 63–72.
- Ghent A.W. 2001. Regular spatial patterns of Bank Swallow (*Riparia riparia*) tunnel entrances, with some possible evolutionary implications. *American Midland Naturalist* 146, 2: 414–423.
- Gill F.B., Prum R.O. 2019. Ornithology. 4 ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. 2001. Handbuch der Vögel Mitteleuropas (CD-ROM). AULA Wiesbaden/Wiebelsheim.
- Gotzman J., Jabłoński B. 1972. Gniazda naszych ptaków. PZWS, Warszawa.
- Gryczyńska A., Dolnik O., Pawelczyk A., Mazgajski T., Siemiątkowski M. 2000. Parasites and pathogens in population of Chaffinch (*Fringilla coelebs*) from Masurian Lakeland, NE Poland. *Acta Orn.* 35: 79–83.
- Gwiazdowicz D.J., Mizera T., Skorupski M. 1999. Mites in greater spotted eagle nests. *J. Raptor Res.* 33: 257–260.
- Gwiazdowicz D.J., Mizera T., Skorupski M. 2000. Mites (Acari, Gamasida) from the nests of birds of prey in Poland. *Buteo* 11: 97–100.
- Haartman L. 1969. The nesting habits of Finnish birds I. Passerines. *Commentationes Biologicae. Societas Scientiarum Fennica. Helsinki.*
- Haemig P.D. 2001. Symbiotic nesting of birds with formidable animals: a review with applications to biodiversity conservation. *Biodivers. Conserv.* 10: 527–540.
- Halladin R. 1935. Próby analizy budowy gniazd ptasich na terenach nadleśnictwa Czarnożyły. *Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Prace Kom. Mat.-Przyr.* 7, 5.
- Halliwell Ch., Beckerman A.P., Germain M., Patrick S.C., Leedale A.E., Hatchwell B.J. 2022. Coordination of care by breeders and helpers in the cooperatively breeding long-tailed tit. *Behavioral Ecology* 33, 4: 844–858.
- Hałupka L., Klimczuk E. 2011. Powtórne wykorzystanie gniazda u trzcinniczka *Acrocephalus scirpaceus*. *Ornis Polonica* 52: 69–71.
- Hume R. 1993. The Common Tern. Hamlyn species guides. Hamlyn.
- Hansell M. 2000. Bird Nests and Construction Behaviour. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hansell M.H. 2005. Animal architecture. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- Hansell M.H., Deeming D.C. 2002. Location, structure and function of incubation sites. ss. 8–25, [w:] Avian incubation behaviour, environment, and evolution (D.C. Deeming, ed.). Oxford University Press, New York.
- Hart B.L. 1997. Behavioural defence. [w:] Clayton D.H., Moore J. (eds.), Host-parasite evolution: general principles and avian models. Oxford University Press, Oxford, ss. 59–77.
- Hartman C.A., Oring L.W. 2003. Orientation and microclimate of Horned Lark nests: the importance of shade. *Condor* 105: 158–163.
- Hatchwell B.J. 2016. Long-tailed tits: ecological causes and fitness consequences of redirected helping. [w:] Koenig W.D., Dickinson J.L. (eds.), Cooperative breeding in vertebrates: studies of ecology, evolution and behavior. Cambridge (UK): Cambridge University Press. s. 39–57.
- Haverschmidt F. 1949. The life of the White Stork. Holland.
- Healy S.D., Morgan K.V., Bailey I.E. 2015. Nest construction behaviour. [w:] Nests, Eggs, and Incubation. Deeming D.C., Reynolds S.J. (eds). Oxford University Press.
- Hebda G. 2007. Utilizing material from old nests – a way to time-saving in species with a short breeding season? The case of the Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus*. *Vertebrate Zoolgy* 57, 1: 79–82.
- Herrick F.H. 1932. Daily life of the American Eagle: Early Phase. *Auk* 49: 307–323.
- Holland E.R., Shutler D. 2018. Nest feathering responses by Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) to experimental warming. *J. Orn.* 159, 4: 991–998.
- Hordowski J. 2009. Gawron *Corvus frugilegus* na Podkarpaciu. Monografia gatunku i znaczenie gospodarcze. Arboretum i Zakład Fizjografii, Bolestraszyce.
- Indykiewicz P. 1998. Gnieźdzenie się wróbla *Passer domesticus*, mazurka *P. montanus* i szpaka *Sturnus vulgaris* w gniazdach białego ciconia *Ciconia ciconia*. *Not. Orn.* 39, 2: 97–104.
- Indykiewicz P. 2006. House Sparrow *Passer domesticus*, Starling *Sturnus vulgaris*, Tree Sparrow *Passer montanus* and other residents of the White Stork *Ciconia ciconia*. [w:] Tryjanowski P., Sparks T.H., Jerzak L. (eds.), The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation. Bogucki Wyd. Nauk., Poznań, ss. 225–235.
- Jagiello Z., Dylewski Ł., Tobółka M., Aguirre J.I. 2019. Life in a polluted world: a global review of anthropogenic materials in bird nests. *Environ. Pollut.* 251: 717–722.
- Jagiello Z.A., Dylewski Ł., Winiarska D., Żołnierowicz K., Tobółka M. 2018. Factors determining the occurrence of anthropogenic materials in nests of the white stork *Ciconia ciconia*. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 25: 14726–14733.
- Jagiello Z., Corsini M., Dylewski Ł., Ibáñez-Álamo J.D., Szulkin M. 2022. The extended avian urban phenotype: anthropogenic solid waste pollution, nest design, and fitness. *Sci. Total. Environ.* 10; 838(Pt 2):156034.
- Jagiello Z., Reynolds S., Nagy J., Mainwaring M., Ibáñez-Álamo J. 2023. Why do some bird species incorporate more anthropogenic materials into their nests than others? *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* 378. 10.1098/rstb.2022.0156.
- Jagiello Z., Dylewski Ł., Aguirre J., Białas J., Dylik A., López-García A., Kaługa I., Olszewski A., Siekiera J., Tobółka M. 2023. The prevalence of anthropogenic nest materials differs between two distinct populations of migratory birds in Europe. *Environmental Science and Pollution Research.* 30. 1–8. 10.1007/s11356-023-27156-1.
- Kaczmarek K. 2021. Wykrywalność sroki *Pica pica* w trakcie sezonu lęgowego w warunkach miejskich – zalecenia do monitoringu populacji. *Ornis Polonica* 62: 60–73.
- Kamczyc J., Teodorowicz E., Gwiazdowicz D.J. 2011. Mites (Acari, Mesostigmata) in the Red-Backed Shrike *Lanius collurio* and Great Grey Shrike *Lanius excubitor* nests. *Acta Sci. Pol. Silv. Colendar. Rat. Ind. Lignar.* 10, 2: 37–42.

- Kang N., Hails C.J., Sigurdsson J.B. 2008. Nest construction and egg-laying in Edible-nest Swiftlets *Aerodramus* spp. and the implications for harvesting. *Ibis* 133, 2: 170–177.
- Karetta M., Beuch S. 2021. Przypadek lęgu strzyżyka *Troglodytes troglodytes* w ciełe martwego jastrzębia *Accipiter gentilis*. *Ptaki Śląska* 27: 90–93.
- Kim S.Y., Monaghan P. 2005. Effects of vegetation on nest microclimate and breeding performance of lesser black-backed gulls (*Larus fuscus*). *J. Orn.* 146: 176–183.
- Kluyver H.N. 1955. Das Verhalten des Drosselrohrsängers am Brutplatz mit besonderer Berücksichtigung der Nestbautechnik und der Revierbehauptung. *Ardea* 43: 1–50.
- Kluz Z. 1965. Ornitologicke tabulky. Praha. Narodni museum. s. 156.
- Koch R.A., Liu J., Brann M., Jumbam B., Siegel N., Aime M.C. 2020. Marasmiod rhizomorphs in bird nests: Species diversity, functional specificity, and new species from the tropics, *Mycologia*, DOI: 10.1080/00275514.2020.1788892.
- Kosicki J.Z., Sparks T.H., Tryjanowski P. 2007. House sparrows benefit from the conservation of white storks. *Naturwissenschaften* 5: 412–415.
- Kosiński Z., Bilińska E., Dereziński J., Jeleń J., Kempa M. 2010. Dzieciół czarny *Dryocopus martius* i buk *Fagus sylvatica* gatunkami zwornikowymi dla siniaka *Columba oenas* w zachodniej Polsce. *Ornis Polonica* 51: 1–13.
- Kreisinger J., Albrecht T. 2008. Nest protection in mallards *Anas platyrhynchos*: untangling the role of crypsis and parental behaviour. *Funct. Ecol.* 22: 872–879.
- Kronenberg J., Bocheński M., Dolata P.T., Jerzak L., Profus P., Tobółka M., Tryjanowski P., Wuczyński A., Żołnierowicz K.M. 2013. Znaczenie bociana białego *Ciconia ciconia* dla społeczeństwa: analiza z perspektywy koncepcji usług ekosystemów. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 69: 179–203.
- Kroodsma D.E., Verner J. 1997. Marsh Wren (*Cistothorus palustris*). [w:] *The Birds of North America*, No. 308 (Poole A., Gill F. eds.). Washington, DC.
- Kuby J. 1998. Immunology. WH Freeman and Company, New York.
- Kulczycki A. 1973. Nesting of the Members of the Corvidae in Poland. *Acta Zool. Cracov.* 23, 17: 583–666.
- Kuźniak S., Tryjanowski P. 2003. Gąsiorek *Lanius collurio*. Monografia przyrodnicza. Wydawnictwo KP, Świebodzin.
- Lee K., Jang Y.C., Hong S., Lee J., Kwon I.K. 2015. Plastic marine debris used as nesting materials of the endangered species black-faced spoonbill *Platalea minor* decreases by conservation activities. *J. Korean Soc. Mar. Environ. Energy* 18: 45–49.
- Lessells C.M. 1990. Helping at the nest in European Bee-eaters: who helps and why? In *Population Biology of Passerine Birds, an Integrated Approach*. NATO ASI series, Vol. G 24. Springer-Verlag, Berlin, Germany, ss. 357–368.
- Lindell C. 1996. Benefits and costs to Plain fronted Thornbirds (*Phacelodorus rufifrons*) of interactions with avian nest associates. *Auk* 113: 565–577.
- Long A.M., Jensen W.E., With K.A. 2009. Orientation of grasshopper sparrow and eastern meadowlark nests in relation to wind direction. *Condor* 111: 395–399.
- López-Rull I., García C. 2015. Control of invertebrate occupants of nests. [w:] *Nests, Eggs, and Incubation*, D.C. Deeming i S.J. Reynolds (eds.) Oxford: Oxford University Press, ss. 82–96.
- Lovell P.G., Ruxton G.D., Langridge K.V., Spencer K.A. 2013. Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail. *Curr. Biol.* 23, 3: 1–5.
- Mainwaring M.C., Hartley I.R., Lambrechts M.M., Deeming D.C. 2015. The design and function of birds' nest. *Ecology Evolution*. 20, 4: 3909–3928.
- Makatsch W. 1957. *Ptak i gniazdo, jajo, pisklą*. PWN, Warszawa.
- Maziarsz M., Broughton R.K., Hebda G., Wesołowski T. 2018. Occupation of wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* nests by *Myrmica* and *Lasius* ants. The nests of certain birds in Britain. *Bull. Entom. Res.* 44: 739–772.
- Medina I., Perez D.M., Silva A.C.A., Cally J., León C., Maliet O., Quintero I. 2022 Nest architecture is linked with ecological success in songbirds. *Ecol. Lett.* 25: 1365–1375.
- McGowan A., Sharp S.P., Hatchwell B.J. 2004. The structure and function of nests of Long-tailed Tits *Aegithalos caudatus*. *Functional Ecology* 18, 4: 578–583.
- Medway L. 1963. The antiquity of trade in edible birds' nests. *Federation Museum Journal* 8: 36–45.
- Mennerat A., Perret P., Bourgault P., Blondel J., Gimenez O., Thomas D.W., Heeb P., Lambrechts M.M. 2009. Aromatic plants in nests of blue tits: positive effects on nestlings. *Animal Behaviour* 9: 1–6.
- Méro T.O., Zuljević A. 2019. Unusual nests in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: reuse of nests in the same season and unusual forms of nest construction. *Ardea* 107: 93–96.
- Mersten-Katz C., Barnea A., Yom-Tov Y., Ar A. 2013. The woodpecker's cavity microenvironment: advantageous or restricting? *Avian Biol. Res.* 5: 227–237.
- Mezquida E.T. 2004. Nest orientation patterns of Passeriformes in an arid area of central-western Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 15: 145–153.
- Michalak W. 2005. Kilka przykładów nietypowego usytuowania gniazda przez sierpówkę *Streptopelia decaocto* w Lesznie. *Przeg. Przyr.* 16, 3–4: 176–179.
- Modrzejewska M. 1987. Charakterystyka populacji wszołów (*Mallophaga*) u bazanta (*Phasianus colchicus* L.). *Wiad. Parazytol.* 33: 67–79.
- Møller A.P., Nielsen J.T. 2015. Large increase in nest size linked to climate change: an indicator of life history, senescence and condition. *Oecologia* 179, 3: 913–921.
- Moreno J., Martínez J., Corral C., Lobato E., Merino S., Morales J., Martínez-de la Puente, Tomás G. 2008. Nest construction rate and stress in female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Acta Orn.* 43: 57–64.
- Nikiforov M.E., Jamninski B.W., Szkiarow L.P. 1989. *Pticy Białorusi, opieriditel gniezd i jaj*. Mińsk. ss. 479.
- Perez J.H., Ardia D.R., Chad E.K., Clotfelter E.D. 2008. Experimental heating reveals nest temperature affects nestling condition in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Biol. Lett.* 23, 4, 5: 468–471.
- Perez D.M., Manica L.T., Medina I. 2023. Variation in nest-building behaviour in birds: a multi-species approach. *Phil. Trans. R. Soc. B378: 20220145*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.014>.
- Petit C., Hossaert-McKey M., Perret P., Blondel J., Lambrechts M.M. 2002. Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecol. Lett.* 5: 585–589.
- Pinowski J., Haman A., Jerzak L., Pinowska B., Barkowska B., Grodzki A., Haman K. 2006. The thermal properties of some nests of the Eurasian Tree Sparrow *Passer montanus*. *Journal Thermal Biology* 31: 573–581.
- Podulka S., Rohrbach R.W., Bonney R. 2004. *Handbook of bird biology*. Cornell Lab Ornithology & Princeton University Press.
- Polo V., Veiga J.P. 2006. Nest ornamentation by female spotless starlings in response to a male display: an experimental study. *J. Animal Ecol.* 75: 942–947.
- Powell L.A., Rangen K.L. 2000. Variation in wood thrush nest dimensions and construction. *North American Band Birder* 25: 89–96.
- Proctor H., Owens I. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends Ecol. Evol.* 15: 358–364.
- Profus P. 2006. Zmiany populacyjne i ekologia rozrodu bociana białego *Ciconia ciconia* L. w Polsce na tle populacji europejskiej: synteza. Instytut Ochrony Przyrody PAN.
- Pugaczewicz E. 2009. Przypadki pewnego i prawdopodobnego altruizmu międzygatunkowego u ptaków na północnym Podlasiu. *Kulon* 14: 129–132.
- Quintana R.D., Cirelli V., Benitez O. 2001. Nest materials of skuas (*Catharacta* spp.) and kelp gulls (*Larus dominicanus*) at Cierva Point, Antarctic Peninsula. *Notornis* 48: 235–241.
- Rachel M. 2002. Nietypowe umieszczenie gniazda przez sierpówkę *Streptopelia decaocto*. *Prz. Przyr.* 13, 1–2: 271.
- Reid J.M., Cresswell W., Holt S., Mellanby R.J., Whitfield D.P., Ruxton G.D. 2002. Nest scrape design and clutch heat loss in Pectoral Sandpipers (*Calidris melanotos*). *Functional Ecology* 16, 3: 305–312.
- Rockweit J.T., Franklin A.B., Bakken G.S., Gutierrez R.J. 2012. Potential influences of climate and nest structure on spotted owl reproductive success: a biophysical approach. *PLoS ONE* 7:e41498.
- Roos S., Part T. 2004. Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *J. Animal Ecology* 73, 1: 117–127.
- Rowley I. 1970. The use mud in nest-building – a review of the incidence and taxonomic importance. *Ostrich suppl.* 8: 139–148.
- Seacor R., Ostovar K., Restani M. 2014. Distribution and abundance of baling twine in the landscape near osprey (*Pandion haliaetus*) nests: implications for nestling entanglement. *Can. Field Nat.* 128: 173–178.
- Seed A., Byrne R. 2010. Animal tool-use. *Current Biology* 20, 23: 1032–1039.
- Sergio F., Blas J., Blanco G., Tanferna A., López L., Lemus J.A., Hiraldo F. 2011. Raptor nest decorations are a reliable threat against conspecifics. *Science* 21, 331: 327–330.

- Sidis Y., Zilberman R., Ar A. 1994. Thermal aspects of Nest Placement in the Orange-tufted Sunbird (*Nectarinia osea*). *Auk* 111, 4: 1001–1005.
- Solis J.C., De Lope D. 1995. Nest and egg crypsis in the ground-nesting Stone Curlew *Burhinus oedipnemus*. *J. Avian Biology* 26: 135–138.
- Skutch A.F. 1976. Parent birds and their young. Austin, Univ. Texas Press.
- Sokołowski J. 1972. Ptaki ziem polskich. wyd. II, PWN, Warszawa.
- Somavilla A., Fernandes I.O., de Oliveira M.L., Silveira O.T. 2013. Association among wasps' colonies, ants and birds in Central Amazonian. *Biota Neotrop.* 13: 308–313.
- Stachyra P., Kurek H. 2002. Zołna. Monografie przyrodnicze. Wydawnictwo Klubu Przyrodników, Świebodzin.
- Stanevičius V., Balevičius A. 2005. Factors influencing nest material selection in Marsh Harrier (*Circus aeruginosus*). *Acta Zoologica Lituanica* 15: 21–30.
- Stępniewski J. 2012. Biologia lęgowa wąsatki *Panurus biarmicus* na Jeziorze Łoniewskim w latach 1987–2009. *Ornis Polonica* 53: 233–248.
- Sturrock N.J., Hatchwell B.J., Firth J.A., Green J.P. 2022. Who to help? Helping decisions in a cooperatively breeding bird with redirected care. *Behavioral Ecology Sociobiology* 76, 83: 1–12.
- Suárez-Rodríguez M., Macías García C. 2014. There is no such a thing as a free cigarette; lining nests with discarded butts brings short-term benefits, but causes toxic damage. *J. Evolutionary Biology* 27: 2719–2726.
- Suárez-Rodríguez M., López-Rull I., Macías García C. 2013. Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biol. Lett.* 9: 20120931.
- Szentirmai I., Komdeur J., Székely T. 2002. What makes a nest-building male successful? Male behaviour and female care in penduline tits. *Behav. Ecol.* 139: 847–859.
- Thaler E. 1976. Nest und Nestbau von Winter – und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *R. ignicapillus*). *J. Orn.* 117: 121–144.
- Thorburn C.C. 2015. The edible nest swiftlet industry in Southeastern Asia: Capitalism meets commensalism. *Hum. Ecol.* 43: 179–184.
- Tieleman B., Noordwijk H., Williams J. 2009. Nest Site Selection in a Hot Desert: Trade-Off Between Microclimate and Predation Risk. *Condor* 110: 116–124.
- Tobółka M. 2011. Roosting of tree sparrow (*Passer montanus*) and house sparrow (*Passer domesticus*) in white stork (*Ciconia ciconia*) nests during winter. *Turk. J. Zool.* 35: 879–882.
- Tavares D.C., Da Costa L.L., Rangel D.F., De Moura J.F., Zalmon I.R., Siciliano S. 2016. Nests of the brown booby (*Sula leucogaster*) as a potential indicator of tropical ocean pollution by marine debris. *Ecol. Ind.* 70: 10–14.
- Tomkins S., Moore F., Holtmann B. 2015. Nest re-use by dunlocks (*Prunella modularis*) in New Zealand: an uncommon behaviour revealed through a long-term study. *Notornis* 62: 96–98.
- Tryjanowski P., Baraniak E., Bajaczyk R., Gwiazdowicz D.J., Konwerski S., Olszanowski Z., Szymkowiak P., 2001. Arthropods in nests of the red-backed shrike (*Lanius collurio*) in Poland. *Belg. J. Zool.* 131: 69–74.
- Vaclav R. 2000. Forms and variation of helping in the European bee-eater (*Merops apiaster*). *Biologia* 55: 563–570.
- Welty J.C., Baptista L. 1988. The life of birds. IV edition. Filadelfia, W.B. Saunders.
- Wesołowski T., Maziarz M. 2012. Dark tree cavities – a challenge for hole nesting birds? *Journal Avian Biology* 43: 454–460.
- Williams T.D. 1995. The penguins. Oxford: Oxford University Press.
- Wilson R.T., Wilson M.P. 1986. Nest building by the Hamerkop *Scopus umbretta*. *Ostrich* 57: 224–232.
- Wimberger P.H. 1984. The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites. *Auk* 101: 615–618.
- Woodroffe G.E. 1953. An Ecological Study of the Insects and Mites in the Nests of certain Birds in Britain. *Bulletin Entomological Research* 44, 4: 739–772.
- Zawadzki G. 2020. Dzieciół czarny jako gatunek wskaźnikowy w wielofunkcyjnej, trwale zrównoważonej gospodarce leśnej. *Sylvan* 164, 7: 604–615.
- Zbyryt A., Dylewski Ł., Neubauer G. 2021. Mass of white stork nests predicted from their size: Online calculator and implications for conservation. *Journal for Nature Conservation*, 60, 125967. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.125967>.
- Zbyryt A., Tryjanowski P. 2022. Bocian biografia nieautoryzowana. Wydawnictwo Paśny Buriat.
- Zieliński J. 2012. Nest reuse by Eurasian Blackcap *Sylvia atricapilla*. *Ardea* 100: 98–100.
- Zippelius H.M. 1972. Zur Brutbiologie des Pirols (*Oriolus oriolus*). *Bonn. Zool. Beitr.* 23: 338–346.



Rybitwa rzeczna *Sterna hirundo* (©Mario Caffi)



Rycina z dzieła Wiliama Harveya *De Generatione Animalium* (1651)

NARZĄDY ROZRODCZE

U ptaków zazwyczaj brak zewnętrznych narządów płciowych. Narządy rozrodcze samca składają się z niewielkich parzystych jąder o kształcie fasoli, położonych w pobliżu nerek, oraz wychodzących z nich nasieniowodów, które przed ujściem do steku tworzą mały woreczek (pęcherzyk) nasienny. U bocianów, czapli i drobia *Otis tarda* są one w stanie cząstkowym; u blaskodziobych, strusia i biegusów występują w postaci uwypuklenia części steku. Zaledwie 3% z około 10 000 gatunków ptaków zachowało penisy, podczas gdy reszta w czasie ewolucji je utraciła. Jądra ptaków uwsteczniają się po sezonie rozrodczym i powiększają około 500-krotnie każdej kolejnej wiosny.

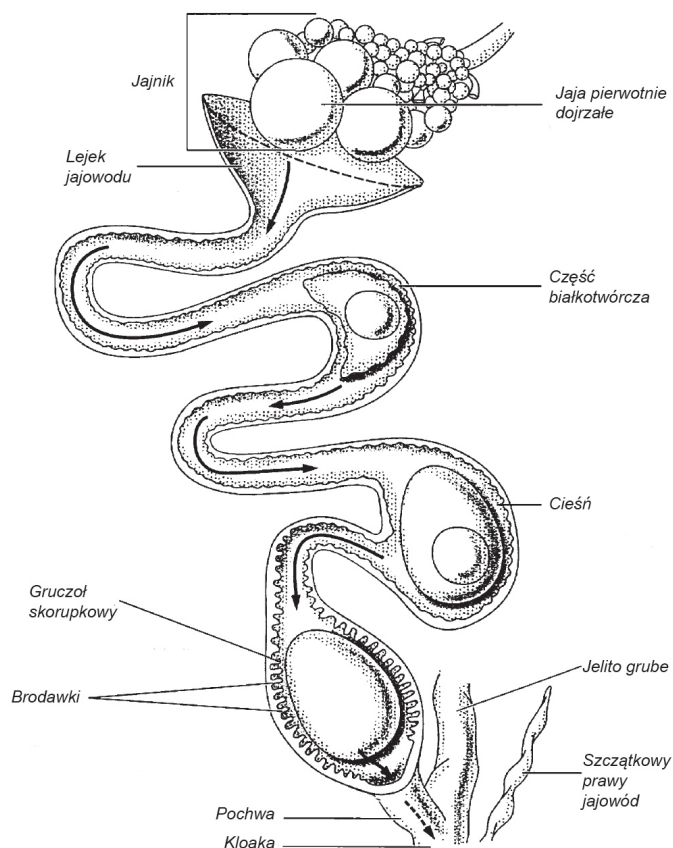
Narządy rozrodcze samicy składają się z jednego, przeważnie lewego jajnika, jajowodu otwierającego się lejkowato do jamy ciała tuż przy jajniku oraz z macicy, która przechodzi w krótką, dobrze umięśnioną pochwę uchodzącą do steku. Dwa funkcjonujące jajniki są typowe dla ptaków szponiastych i kiwi.

Do zasadniczych czynników stymulujących zachowanie rozrodcze zalicza się (Gill i Prum 2019):

- zwiększająca się długość dnia, odpowiednie warunki do gniazdowania zsynchronizowane z rytmem endogennym, stymulują wydzielanie hormonów gonadotropowych z przedniego płata przysadki.
- gonadotropiny (FSH i LH) powodują wzrost i dojrzewanie gonad oraz wydzielania hormo-

nów rozrodczych – testosteronu u samców a estradiolu, progesteronu i testosteronu u samic.

- zaloty oraz inne zachowania rozrodcze wywołają wydzielanie gonadotropin u ptaków płci przeciwnej, co prowadzi do budowania gniazda, a u samic do owulacji i składania jaj.



Schemat układu rozrodczego samicy (Gill 2007, zmienione)

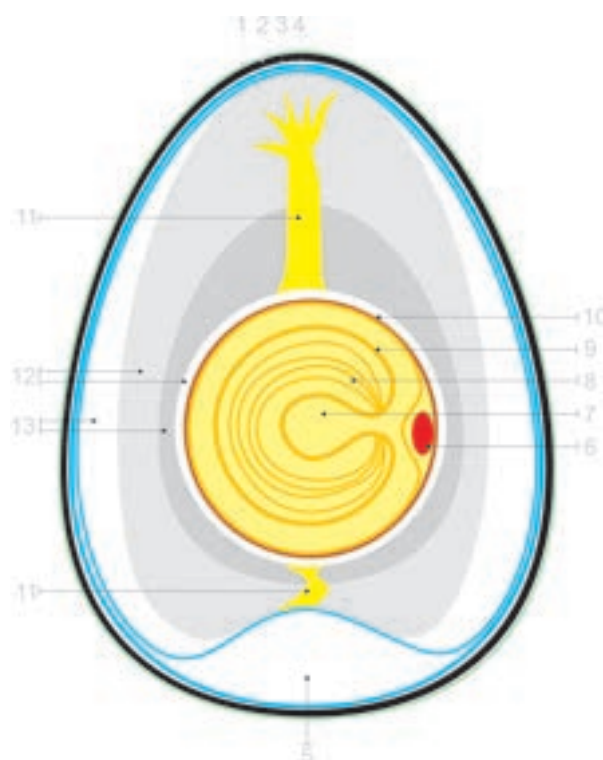
- aktywność gonad ułatwia rozwój zachowań rodzicielskich, zwiększa w trakcie składania jaj i wychowania młodych oddziaływanie na ptaki specyficznych bodźców. Obraz jaj i wysiadującej samicy stymuluje samce niektórych gatunków do udziału w wysiadywaniu.
- wydzielanie hormonu prolaktyny stymuluje wysiadywanie, wyzwala instynkt opieki nad pisklętami. Odpowiedni poziom prolaktyny we krwi powoduje wzrost, spowolnienie lub zatrzymanie wydzielania przez przysadkę hormonów gonadotropowych, a w następstwie – regres gruczołów płciowych, zanik zachowań seksualnych itp.

Eksperymentalne wstrzyknięcie samcowi gołębia progesteronu doprowadziło do tego, że samiec zaczął wysiadywać jaja. Ale kiedy z jaj wykluły się pisklęta, to nie karmił ich, ani nie ogrzewał. Dopiero po wstrzyknięciu drugiego hormonu, tj. prolaktyny, zaczynał się troszczyć o pisklęta. Wzrost poziomu prolaktyny w organizmie występuje u wszystkich badanych ptaków w okresie wysiadywania i opieki nad pisklętami. Różnice w tempie wydzielania tego hormonu zależą od strategii rozrodczej gatunku. Spadek poziomu prolaktyny u gniazdowników rozpoczyna się po wykluciu piskląt. U myszowłowca towarzyskiego *Parabuteo unicinctus* poziom prolaktyny u samic jest dwukrotnie wyższy niż u samców, mimo że one także uczestniczą w wysiadywaniu (Vleck et al. 1991), zaś u modrowronki meksykańskiej *Aphelocoma ultramarina* maksymalne stężenie prolaktyny u samic było o 20% większe niż u samców (Vleck 2001), ale samce nie wysiadywały jaj, choć karmiły wysiadującą samicę. U ptaków tych, gdzie wysiaduje głównie lub wyłącznie samiec, stwierdzono wyższy poziom prolaktyny właśnie u samców (Vleck 2001). U pingwinów królewskich *Aptenodytes patagonicus* lub pingwinów Adeli *Pygoscelis adeliae*, które wychowują pisklęta i bardzo długo wysiadują jaja, poziom prolaktyny pozostaje na wysokim poziomie przez kilka tygodni, a nawet kilka miesięcy po wykluciu piskląt (Vleck 2001).

FIZJOLOGIA FORMOWANIA JAJA

Jajo jest kluczowym elementem rozrodu ptaków. Przeprowadzono ogromną liczbę badań, których celem było opisanie m.in. morfologii jaja, składu chemicznego itp. Zbiórcze opracowanie znalazło się w dziełach Romanoff i Romanoff (1949), Burleya i Vadhera (1989), a w polskim piśmiennictwie u Trziszki (2000).

Fizjologię formowania się jaja poznano dokładnie u gatunków hodowlanych, np. kur domowych, rzadziej u innych gatunków, np. ptaków morskich (Astheimer i Grau 1990, Warham 1990). Poniższy opis rozwoju jaja w ciele samicy sporządzono na podstawie pracy Trziszki (2000). Rozwój jaja rozpoczyna się w jajniku, gdzie znajdują się małe pęcherzyki jajowe, których u kury domowej jest około 4000, u kawki *Corvus monedula* – 24,5–26 tys. o średnicy 30–50 µm, z których dojrzeewa jedynie 16–35 (Makatsch 1957). Początkowy wzrost sprowadza się do akumulacji substancji zapasowych w postaci jasnego żółtka. Gdy jajo pierwotne osiągnie 6 mm, rozpoczyna się jego intensywny wzrost. Proces ten u kury domowej trwa 7–9 dni, a jajo osiąga średnicę 40 mm i masę 18–20 g. Po zakończeniu wzrostu jaja, pęcherzyk pęka i kula żółtkowa spływa do lejka jajowodu, gdzie przebywa, np. u kury domowej, około 15 minut. W lejku powstaje i formuje się zewnętrzna warstwa błony witelinowej i tutaj dochodzi do zapłodnienia. Po wpłynięciu kuli żółtkowej do jajowodu, w ciągu 23 godzin przemieszcza się ona wzdłuż całego jajowodu, w tym: w lejku jajowodu pozostaje przez 15 minut, w części białkotwórczej – 2–3 godziny, cieśni (przesmyku) – 1–1,5 godziny, w macicy –



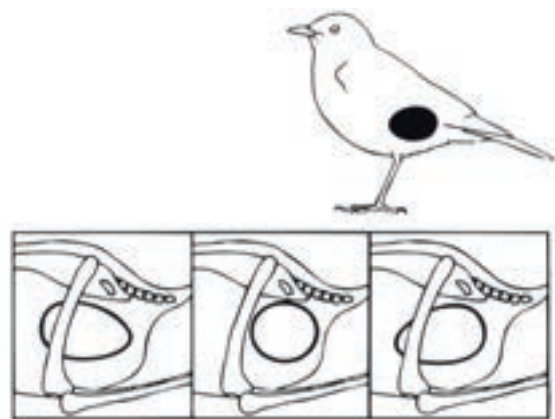
Schemat budowy jaja kury domowej – przekrój wzdłuż osi podłużnej (Trziszka 2000): 1. kutikula, 2. skorupka właściwa, 3. zewnętrzna błona podskorupowa (pergaminowa), 4. błona jajowa obławkowa, 5. komora powietrzna, 6. tarczka zarodkowa, 7. latebra i szyjka latebry, 8. żółtko jasna warstwa, 9. żółtko ciemna warstwa, 10. błona witelinowa, 11. chalazy, 12. warstwa białka gęstego, 13. warstwa białka rzadkiego.

gruczoł skorupkowy – 19–21 godzin, pochwie – kilka sekund (Gilbert 1971, Niewiarowicz 1991, Trziszka 2000). Przesuwając się przez górny odcinek jajowodu jajo zostaje otoczone białkiem, a w dalszym odcinku jajowodu pokrywa się pergaminowymi błonkami podskorupkowymi. Błona ta jest jednolitej grubości, u większości ptaków niezwykle cienka, choć grubsza w większych jajach: około 5 μm w jaju zeberki; 6 μm w jaju kury *Gallus gallus*; 100 μm w jaju nurzyka i 200 μm w jaju strusia *Struthio camelus*. Dla porównania, arkusz papieru o gramaturze 80 g ma grubość około 90 μm (Birkhead 2016). W macicy tworzy się właściwa skorupa jajowa, zbudowana z węglanu wapnia i odpowiednio już ubarwiona.

Proces wapnienia skorupy można podzielić na trzy etapy: (1) etap wstępny, kiedy pierwsze kryształy odkładają się w specyficznych miejscach nukleacji na powierzchni zewnętrznej błony skorupy jaja; (2) fazę wzrostu, kiedy następuje szybka mineralizacja skorupy w trakcie rozwoju twardej skorupy (warstwa palisadowa); oraz (3) fazę końcową, kiedy następuje zatrzymanie zwapnienia skorupy w trakcie odkładania kutikuli (Nys i Gautron 2007).

W trakcie tworzenia skorupy odkładają się w niej związki które odpowiadają za zabarwienie. Barwnik odkłada się głównie w warstwie powierzchniowej skorupki, tworząc plamy powierzchniowe, a mniejsze w warstwie podpowierzchniowej, gdzie tworzą plamkowanie głębokie. Kolor tła jaja jest zazwyczaj nakładany jako pierwszy; wszelkie plamki, smugi lub inne ciemniejsze elementy pojawiają się później.

Po uformowaniu się jaja zostaje ono wypchnięte przez pochwę na zewnątrz organizmu. Przez cały czas formowania jajo przesuwają się w drogach rodnych ostrym końcem do przodu. U kury dopiero na 1–2 minuty przed zniesieniem jajo obraca się o 180 stopni i znoszone jest tę-



Jajo przemieszczające się w kierunku gruczołu skorupkowego przesuwają się ostrym końcem, dopiero przed złożeniem obraca się o 180° i przez kloakę opuszcza organizm samicy (Bradfield 1951).

pym biegunem (Trziszka 2000). Po złożeniu jaj następuje bardzo szybkie uwstecznięcie pęcherzyków układu rozrodczego, np. u kawki *Corvus monedula* w 21 dniu wysiadki jajnik ma taki sam wygląd jak jesienią (Makatach 1957).

Wykształcenie jaja wymaga znacznych nakładów energii i pożywienia. Zniesienie pełnego lęgu w krótkim czasie jest dużym wysiłkiem, który może nadwyrężyć dzienny budżet energetyczny samicy. Niedobory żywności mogą zmniejszyć lub zatrzymać produkcję jaj, a tym samym wpłynąć na wielkość lęgów. Ogólnie rzecz biorąc, ilość energii przekazywanej do jaja waha się od 4,2 kJ na 1 gram masy jaja u ptaków wróblowych do nawet 8,4 kJ na 1 gram w bogatych w tłuszcz jajach ptaków wodnych. Wydajność transferu energii wynosi tylko około 20%. Na przykład samica wróbla *Passer domesticus* musi zjeść pokarm odpowiadający 5 kJ energii, który



Jajo mewy czarnogłowej *Ichthyophaga melanocephala* (u góry) z dobrze widocznymi plamami podpowierzchniowymi; po prawej lęg szczudłaka *Himantopus himantopus* (©Janusz Stępniewski)



jest przenoszony do jaj. Szacuje się, że dzienne koszty produkcji jaj wahają od 45 do 60% podstawowej przemiany materii u wróblowych, do 80 do 130% u ptaków brodzących i ptaków domowych, aż do ponad 200% u ptaków wodnych (Carey 1996).

Empiryczne badania nad szpakiem *Sturnus vulgaris* dowiodły, że samica przeznaczająca do 27% całkowitej energii na produkcję jaja (Vézina i Williams 2002). Samica rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* traci około 17% masy ciała między zniesieniem pierwszego a drugiego jaja (Nisbet 1977).

Świeże jajo jest całkowicie wypełnione treścią. Stopniowo, po ostygnięciu do temperatury otoczenia i przenikaniu powietrza przez pory skorupki, tworzy się komora powietrzna, która zazwyczaj formuje się przy tętym biegunie jaja.

BUDOWA OGÓLNA JAJA

Jajo, a właściwie komórka jajowa, składa się z trzech zasadniczych komponentów:

- skorupki stanowiącej zewnętrzną część jaja, która jest sztywna dzięki wysyceniu wapniem (szczegółowy opis przedstawiono dalej). Skorupka wraz z błonami podskorupkowymi stanowi około 12% jaja (Trziszka 2000).
- żółtka stanowiącego energetyczną rezerwę, oraz tarczki zarodkowe zawierające jądro. Po zapłodnieniu z tej właśnie tarczki rozwija się zarodek. Kulę żółtkową otacza błona żółtkowa, a ją z kolei gruba warstwa białka. Żółtko sta-

nowi wraz z błoną witelinową około 30% jaja (Trziszka 2000). Żółtko jest główną energetyczną rezerwą wykorzystywaną przez rozwijający się embrion, szczególnie we wczesnej fazie rozwoju (Carey et al. 1980). W budowie żółtka można wyróżnić latebrę (położoną w środku żółtka) oraz na przemian ułożone warstwy jasne i ciemne. Latebra, kształtu gruszkowatego, łączy się z powierzchnią żółtka szyjką, kończącą się lejkowatym rozszerzeniem – tarczką zarodkową. Zawieszone jest ono w jaju za pomocą tzw. chalaz, dlatego obraca się jedynie wzdłuż osi długiej jaja. Na kulce żółtka wytwarza się podstawka, na której rozwija się zarodek. Żółtko otoczone jest błoną witelinową zbudowaną z włókien keratyny i mucyny. Pełni ona rolę ochronną w stosunku do komórki jajowej, nadaje jej kształt i bierze udział w przemianach metabolicznych i dyfuzyjnych zachodzących w białku i żółtku (Trziszka 2000). Żółtko kury domowej składa się w 47,5% z wody, 33% z lipidów, 17,4% z białka, a resztę stanowią cukry, sole mineralne i witaminy (Deeming i Reynolds 2015). Żółtko u gniazdowników stanowi 15–27% masy jaja, zaś u zagniazdowników aż 30–40%.

- białka, które oprócz żółtka, stanowi zasadniczy komponent jaja. Białko kury domowej składa się w 88,5% z wody, 11,5% z substancji stałych, w tym: 10,5% to białka, 0,5% węglowodany i 0,5% substancje nieorganiczne. Jest głównym źródłem wody oraz składników mineralnych dla rozwijającego się embrionu, albumina zaś jest kluczowym elementem antybakteryjnej ochrony żółtka w trakcie rozwoju zarodka. Ponadto różne białka są inhibitorami enzymów, wiążą żelazo, są bogate w witaminy i wykazują działanie silnie bakteriobójcze (Deeming 2002). Poza tym białko pozwala na utrzymanie żółtka w odpowiedniej pozycji, jak również chroni je przed przechłodzeniem. Białko otacza błona pergaminowa złożona z dwóch ściśle do siebie przylegających blaszek, które są od siebie odsunięte jedynie przy tętym biegunie, otaczając komorę powietrzną. Białko wraz z chalazami stanowi około 58% masy jaja (Trziszka 2000).

PORY

Oddychanie rozwijającego się embrionu odbywa się przez dyfuzję, w czasie której cząsteczki gazów biernie przechodzą z obszaru o podwyższonym ciśnieniu, czyli z wnętrza jaja, na zewnątrz poprzez pory. Do wnętrza jaja transportowany jest tlen (O_2), zaś na zewnątrz dwutlenek węgla (CO_2). Pory stanowią połączenie embrionu ze



Jajo kazuara z widocznymi porami (©Józef Hordowski)

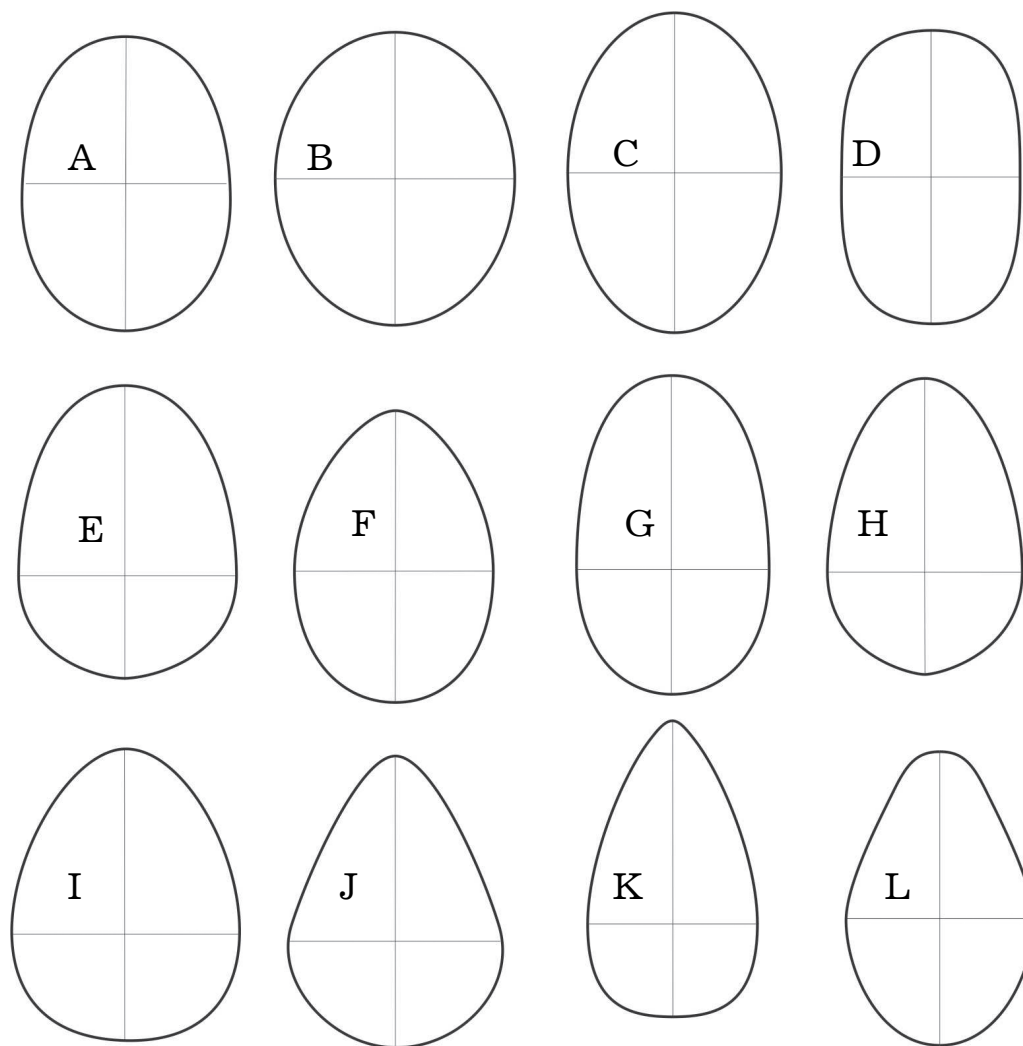
światem zewnętrznym. Część sieci naczyń krwionośnych zarodka leży poza jego ciałem i biegnie pod skorupką jaja, zbierając tlen i uwalniając dwutlenek węgla (nazwana chorioallantois). Błona ta pełni kluczową rolę w tworzeniu się kości, transportuje bowiem do zarodka ze skorupki jaja wapń (Birkhead 2016).

Pory w przekroju poprzecznym mają kształt cylindryczny; czasami ich otwory pokryte są naskórkiem. U dużych gatunków ptaków, np. strusi, pory są silnie rozgałęzione; u nandu posiadają boczne rozgałęzienia rozchodzące się z głównego pnia (Board i Scott 1980).

Największą sumaryczną powierzchnię porów (u przebadanych gatunków) stwierdzono u strusia czerwonoskórego *Struthio camelus* – 168 mm², zaś najmniejszą u nektarnika palestyńskiego *Cinnyris osea* – 0,07 mm² (Ar i Rahn 1978). Ogólna liczba porów na jajach kury domowej wynosi 7000–7500, u tracza nurogęsi *Mergus*

merganser około 5150, gęsi łabędzionosej *Anser cygnoides* 18 752 (Hoyt et al. 1979), kosa *Turdus merula* – około 6500, drozda śpiewaka *Turdus philomelos* około 6100 (Damaziak i Marzec 2022), u gatunków antarktycznych np. pingwina grzebieniastego *Eudyptes robustus* – 8800–9900 (Massaro i Davis 2005), zaś najwięcej u emu *Dromaius novaehollandiae* – ponad 30 000 (Birkhead 2016).

Liczba porów na jajach tego samego gatunku bywa zmienna. Prawie zawsze najwięcej porów znajduje się w najszerzej części jaja. Kształt porów jest także zróżnicowany i na jednym jajku pory mogą mieć różne kształty. Najczęściej kształt na zewnętrznej stronie skorupki jest okrągły, owalny, rzadko zbliżony do trójkątnego. Okrągłe pory najczęściej notowano u gatunków z rodzajów *Picus*, *Anas*, *Mareca*, *Spatula*, *Mergus*; podłużne np. u orła przedniego *Aquila chrysaetos*, szpaka *Sturnus vulgaris*; szczelino-

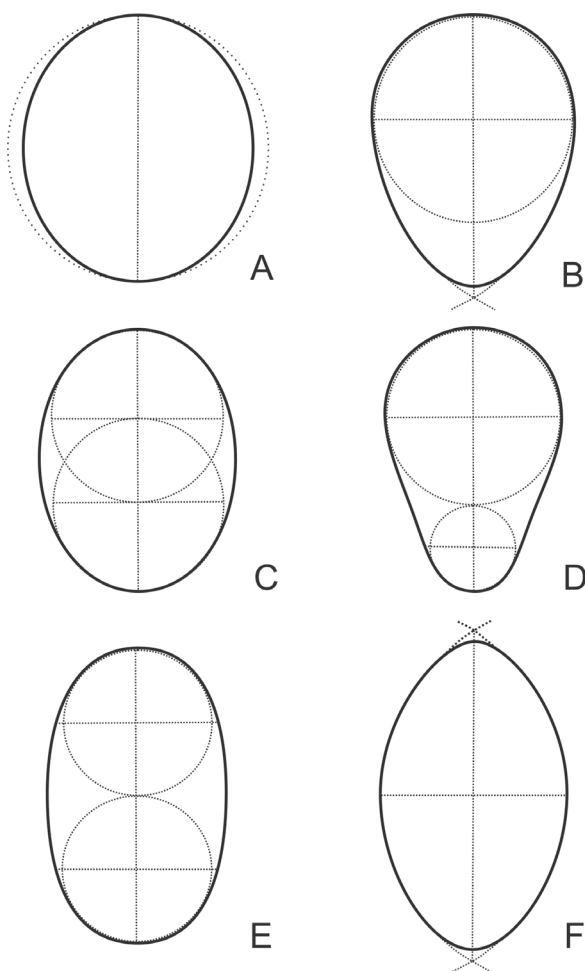


Modelowe kształty jaj. Rząd górny – równobiegunowe (symetryczne): A. owalne o tępym biegunie, B. niemal kuliste, C. Owalne o zaokrąglonych biegunach (wrzecionowate), D. walcowate; rząd środkowy – różnobiegunowe (niesymetryczne). E. jajowate mało wydłużone o tępym biegunie, F. jajowate mało wydłużone o zaokrąglonym biegunie, G. jajowate silnie wydłużone o tępym biegunie, H. jajowate silnie wydłużone o zaokrąglonym biegunie; rząd dolny – I. gruszkowate mało wydłużone o tępym biegunie, J. gruszkowate mało wydłużone, K. gruszkowate silnie wydłużone o zaokrąglonym biegunie, L. szerokoowalne o tępym biegunie (Gotzman i Jabłoński 1972, uzupełnione).

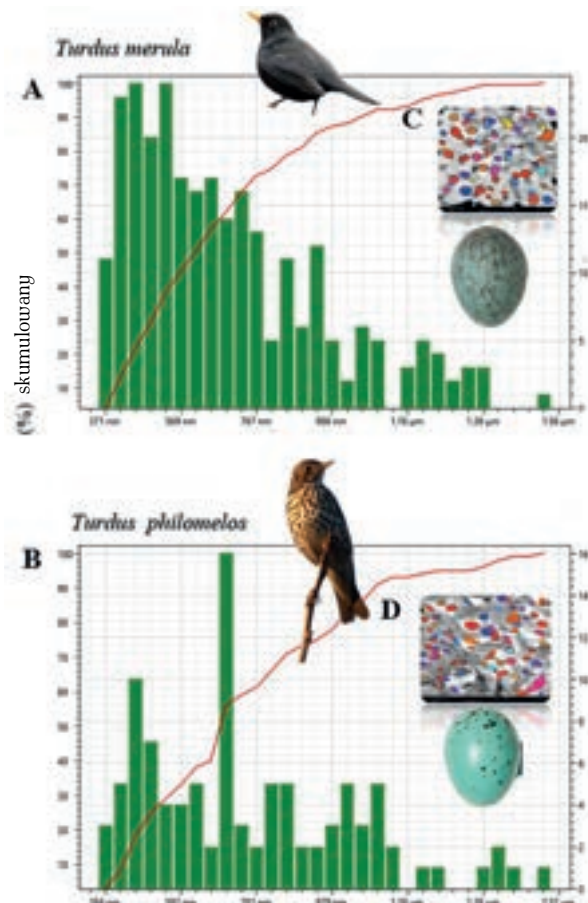
wate u fulmara *Fulmarus glacialis*; trójkątne u orłosępa *Gypaetus barbatus*.

W wyniku parowania wody jajo traci na masie. Ilość traczonej wody nie zależy od metabolizmu embrionu, a głównie od porowatości skorupki (Ar i Rahn 1980). Ptaki z obszarów polarnych, np. pingwin Adeli *Pygoscelis adeliae* czy rybitwa popielata *Sterna paradisaea* zmniejszą liczbę porów, aby tracić mniej wody. Poza tym skorupki jaj pingwinów pokryte są grubą warstwą wosku ograniczającą wymianę gazową (Carey 2002). Zmniejszone tempo spadku masy jaja należy do cech charakterystycznych dla ptaków morskich żerujących daleko od brzegu, cech które obejmują też przedłużoną inkubację i powolny rozwój zarodka (Whittow 2002).

Każdym porem przechodzą zbliżone ilości gazów (Ar i Rahn 1985). Wielkość wymiany gazowej zależy od ilości porów, ich wielkości oraz od wysokości nad poziomem morza (Rahn et al. 1977). W ciągu 21 dni inkubacji typowe jajo kury domowej o masie 60 gramów pobierze około 6 litrów O_2 i wydali 4,5 litra CO_2 i 11 litrów pary wodnej. Z powodu utraty wody jajo będzie miało



Typy kształtów jaj zaproponowane przez Taczanowskiego i Tyzenhauza (1862). A. Kulisty, B. eliptyczny, C. jajowaty, D. gruszkowaty, E. obły czyli walcowaty, F. równokończysty czyli wrzecionowaty.



Porowatość skorupki jaj kosa *Turdus merula* i drozda śpiewającego *Turdus philomelos*. Histogramy (A) i (B) przedstawiają rozkład porów o różnych średnicach mierzony oprogramowaniem PoroMetric, z wykorzystaniem skaninowego mikroskopu elektronowego Phenom (Damaziak i Marzec 2022).

finalnie masę tylko 51 gramów, a nowo wyklute pisklę – około 39 gramów (reszta to masa skorupki i błon) (Rahn et al. 1979). Dyfuzja pary wodnej dla jaj kosa *Turdus merula* wynosiła 1,95 mg/dzień/torr i drozda śpiewaka *Turdus philomelos* – 1,83 mg/dzień/torr (masa jaj około 6–7,5 g). Wartości dyfuzji nie są stałe i w przypadku wróbli *Passer domesticus*, które składają jaja o bardzo małej masie, dyfuzja wody z jaja wzrasta tylko do 4 dnia inkubacji, a następnie utrzymuje się na stałym poziomie (Damaziak i Marzec 2022). Przewodność pary wodnej jaj pingwina *Eudyptes robustus* była większa w przypadku drugiego w kolejności znoszonego jaja – 16,8 mg/dzień/torr niż dla pierwszego jaja – 14,9 mg/dzień/torr (masy jaj odpowiednio 102 g i 130 g) (Massaro i Davis 2005).

Badania przeprowadzone w standardowych warunkach laboratoryjnych na skorupkach jaj śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* nie wykazały różnicy w przewodnictwie pary wodnej pomiędzy nakrapianymi i nienakrapianymi częściami skorupki (Maurer et al. 2012).

KSZTAŁT JAJ

Wzorcowe kształty jaj

W polskiej literaturze ornitologicznej brak usystematyzowanej terminologii dotyczącej kształtu ptasich jaj. Jedynie Gotzman i Jabłoński (1972) wyróżnili 10 typów w oparciu o symetrię jaja, ich wydłużenie, zaostrenie biegunów oraz tzw. zbieżystość. Wzorcową tabelę kształtów jaj sporządzono opierając się na modelach przedstawionych przez Gotzmana i Jabłońskiego (1972), uzupełnione informacjami z innych publikacji (Taczanowski i Tyzenhauz 1862, Szielasko 1920, Busse 1962, 1967, Makatsch 1974, 1976).

Jaja równobiegunowe

- owalne, o tępych biegunach,
- niemal kuliste,
- owalne, o zaokrąglonych biegunach – wrzecionowate,
- owalne, o tępych biegunach – walcowate.

Jaja różnobiegunowe

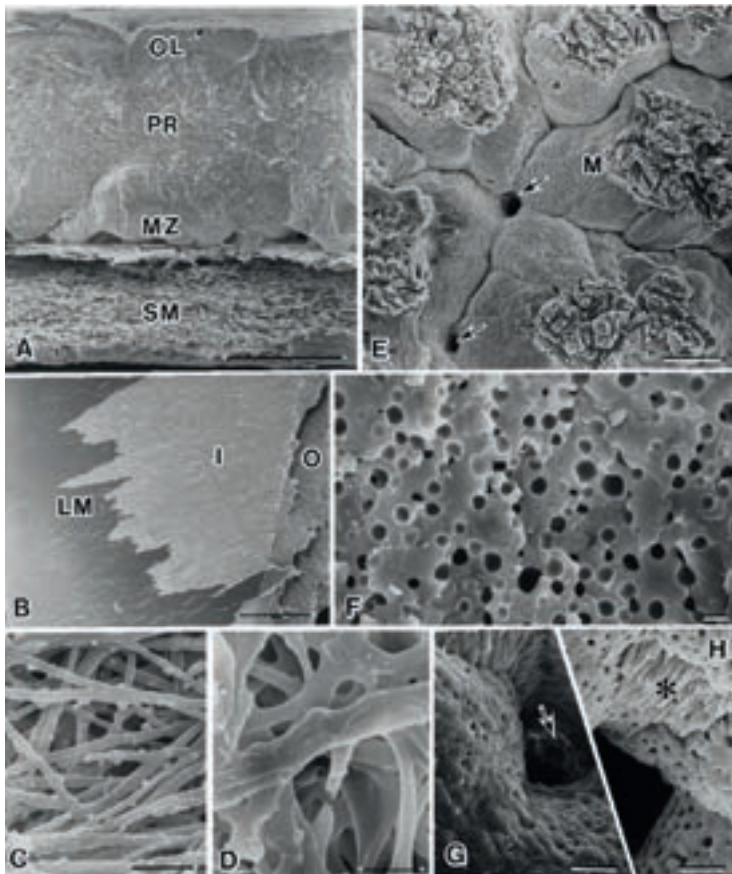
- jajowate mało wydłużone o tępych biegunach,
- jajowate mało wydłużone o zaokrąglonym biegunie,
- jajowate silnie wydłużone o tępych biegunach,

- jajowate silnie wydłużone o zaokrąglonym biegunie,
- gruszkowate mało wydłużone o tępych biegunach,
- gruszkowate mało wydłużone,
- gruszkowate silnie wydłużone o zaokrąglonym biegunie.

Tzw. bieguny leżą po przeciwległych stronach najdłuższej osi jaja. Mierzone jest zaostrenie bieguna na obszarze leżącym wokół najwyższego punktu przekroju. W przypadku jaj różnobiegunowych wyróżnia się biegun zaokrąglony i tępy – na tym drugim znajduje się komora powietrzna.

Schonwetter (1985) podsumowując dyskusję na temat definiowania kształtów jaj pisze, że po zapoznaniu się z kształtami jaj prawie wszystkich gatunków ptaków występujących na Ziemi, stwierdził, że praktycznie niemożliwe jest dokładne określenie ich kształtu, nawet u jednego i tego samego gatunku. Zmienność jest tak duża, że prawie zawsze występuje szereg typów pośrednich. Można wyróżnić jedynie tzw. krańcowe formy:

- prawie kuliste. W przyrodzie nie występują jaja kuliste, a jedynie zbliżone do kuli: np. u żołą, niektórych gatunków ptaków szponiastych z rodzajów *Accipiter*, *Aquila*, *Pernis*, *Gypaetus*, *Circus*, *Falco*, *Elanus*, *Buteo*; prawie wszystkie sowy, z wyjątkiem rodzaju



Ultrastruktura skorupki jaja i jej błon podskorupkowych w mikroskopie skaningowym u mewy japońskiej *Larus crassirostris* (Chiba 2004). (A) przekrój poprzeczny przez skorupki – oznaczenia: kutikula (CL) (słabo widoczna z powodu małego powiększenia), warstwa palisadowa (PR), warstwa brodawkowata (MZ), błony podskorupkowe (SM); (B) błona podskorupkowa złożona z membrany (LM) – wewnętrznej (I) oraz zewnętrznej (O); (C i D) – włókna wewnętrznej (C) i zewnętrznej (D) błony podskorupkowej złożonej z cienkich włókien; (E) – wewnętrzny fragment warstwy brodawkowatej oznaczonej jako M, strzałką pokazano otwór wewnętrzny pora po maceracji wodorotlenkiem potasu; (F) – warstwa palisadowa w dużym powiększeniu charakteryzująca się porowatą budową; (G i H) – duże powiększenie zewnętrznego otworu pora (H – bez maceracji, G – po maceracji). W wymacerowanym fragmencie (H) ściśle zmierzalowana warstwa palisadowa ze strukturą krystaliczną (oznaczone gwiazdką) jest odsłonięta i ukazuje chropowatą powierzchnię z powodu usunięcia wapnia z skorupki, natomiast na fotografii G powierzchnia jest gładka z powodu obecności warstwy kutikuli.

Tyto; u wielu zimorodków. U wróblowych praktycznie nie notuje się jaj kulistych. W sporadycznych przypadkach kuliste jaja można znaleźć prawie u wszystkich gatunków. Jajo kuliste zapewnia spośród wszystkich kształtów największą odporność na zewnętrzne siły ściskające (Bain 1991). Zapewnia również optymalną wymianę gazową pomiędzy rozwijającym się zarodkiem a gniazdem (Ar et al. 1974) i jest optymalne pod względem zużycia budulca skorupki (Gosler et al. 2005).

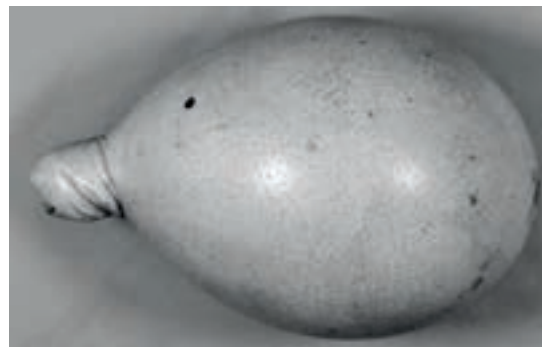
- jaja eliptyczne. Do tej formy zalicza się wydłużone jaja gatunków z rodziny Anatidae (łabędzie, gęsi, kaczki), jaj niektórych bocianów i gołębi; większości gatunków z rodzaju *Caprimulgus*. Silnie wydłużone są jaja nurów.
- jaja wrzecionowate. Oba bieguny mocno się zwężają, takie jaja spotyka się u gatunków z rodzaju *Phoenicopterus*, *Phalacrocorax*, *Podiceps*, ponadto u niektórych gatunków z rodziny Ardeidae.
- jaja owalne – wydłużone, niekiedy zbliżone kształtem do jaj wrzecionowatych. Zaliczane są tu jaja gatunków z rodziny Apodidae, niektórych gatunków z rodzaju *Remiz*. Nieco mniej wydłużone są owalne jaja rodzajów *Cygnus*, *Anser*, *Somateria*, *Grus*, jak również mniejszych gatunków z rodzaju *Upupa* i *Delichon*.
- jaja szerokoowalne, bez wyraźnego ostrego bieguna. Do tej grupy zaliczono jaja gatunków z rodzajów: *Larus*, *Sterna*, *Gyps*, *Neophron*, *Circus*, *Burhinus*, *Erithacus*, *Aegithalos*, *Emberiza*, *Perdix*, *Scolopax*. Ze względu na sub-

telne różnice niektóre jaja z tej grupy możnaby zaliczyć i do innych typów.

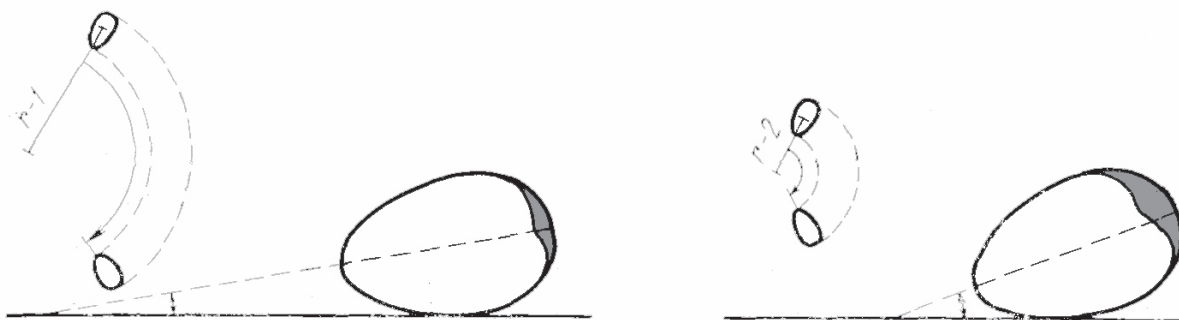
- gruszkowate. Jaja z małą osią znajdującą się blisko szerszego bieguna i silnym, ostrym biegunem. Zalicza się tutaj prawie cały rząd Charadriiformes. Nieco „mniej” gruszkowate są jaja gatunków z rodzaju *Haematopus*, *Burhinus*, jak i wielu gatunków mew. Klasycznym przykładem są niegniazdujące w Polsce gatunki z rodzaju *Uria*.
- walcowate. Jaja, które są silnie wydłużone i mają tępe bieguny. Są one bardzo rzadko spotykane u ptaków, natomiast częste u gadów. Stwierdzono je u gatunków z rodzaju *Syrhaptus*, *Pterocles*, *Macrocephalon*, *Apteryx*, oraz niektórych *Gygis* i *Crotophaga*.

Taczanowski i Tyzenhauz (1862) uważali, że wszystkie kształty jaj można sprowadzić do sześciu głównych typów: jajowatego, eliptycznego, kulistego, obłego czyli walcowatego, równo-kończystego czyli wrzecionowatego oraz gruszkowatego. Na rycinie na stronie 101 w celach poznawczych przedstawiono rysunek z pracy *Oologia ptaków polskich*.

Kształt jaja oznaczany jest zazwyczaj na podstawie jakościowej oceny. Jest to szczególnie ważne podczas pracy terenowej, kiedy w czasie krótkiej wizyty przy gnieździe musimy wprawnie ocenić kształt. Ocena taka jest subiektywna i może być obarczona znacznym błędem, oko bowiem ludzkie może wychwycić zwykle jedynie kształty skrajne, np. kuliste, jajowate, silnie



Anormalne kształty jaj kury domowej (©Józef Hordowski)



Zachowanie na płaskiej powierzchni jaja o kształcie jajowatym oraz, po prawej, o kształcie gruszkowatym, np. alki *Alca torda*. Jaja gruszkowate obracają się prawie w miejscu (Uspensky 1956, Belopolsky 1957), choć zachowanie takie nie zapobiega spadaniu jaj np. z klifu.

wydłużone, gruszkowate (patrz tablica wzorcowa kształtów). W 24 lęgach sikory bogatki *Parus major* z populacji zasiedlającej Puszcze Niepołomicką zmienność w kształcie jaj pomiędzy zniesieniami różnych samic wynosiła 67%, a pomiędzy jajami w tym samym gnieździe tylko 33% (Martyka i Śliwińska 2021).

Współczynniki kształtu e oraz k

Kształt jaja można opisać matematycznie za pomocą liczb. Analizę wyprowadza się na podstawie dwóch osi: wielkiej oraz małej. Do obliczeń wskaźnika kształtu jaja stosuje się niezależny wskaźnik $e = a/b$, gdzie a – półś mała, b – półś duża, wartość „ a ” w przypadku jaj jest prawie zawsze większa od wartości b . Jeżeli oba bieguny znajdują się w tej samej odległości od szczytów jaja, to takie jaja są symetryczne i wskaźnik przybiera wartość największą. Zwykle jednak jaja są zbliżone kształtem do owalu lub kształtu jajowatego. W takim przypadku $b =$ to odległość od tępego bieguna jest mniejsza niż połowa środka osi wzdłużnej (Schonwetter 1985).

Współczynnik kształtu k , czyli stosunek długości do szerokości jaja wynosi $k = A/B$, gdzie A – długość jaja, B – szerokość jaja. Im

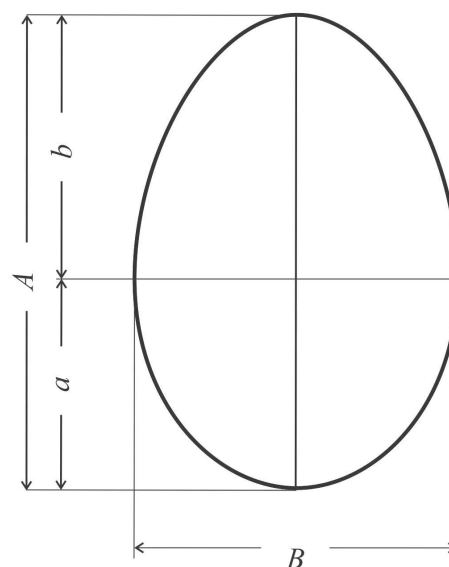
mniejszy wskaźnik k , tym jajo kształtem bliższe jest kuli, natomiast jeżeli wzrasta to jajo staje się owalne i wydłużone (Schonwetter 1985). Ze współczesnych prac omawiających współczynnik k zaliczyć można pracę Narushina et al. (2022a).

Ze względu na możliwość szybkiego fotografowania jaj, zarówno w warunkach terenowych, a zwłaszcza w warunkach laboratoryjnych rozpowszechniły się narzędzia w postaci programów komputerowych, które samodzielnie dokonują oceny kształtu, gęstości plamkowania, a także określenia wymiarów liniowych (np. doskonały program SpotEgg, wg Gomez i Lian-Cembrano 2017). Konstruowane są nowe uniwersalne równania mające na celu jak najprecyzyjniej opisać kształt jaja (np. Narushin et al. 2021, 2022 i zawarty tam przegląd literatury).

Prawie 70 lat temu Preston (1953) opublikował pionierskie badania, pozwalające na pomiar i ilościowe określanie kształtu ptasich jaj, nawet tych o kształcie gruszkowatym. Ostatnio przeprowadzone testy nad przydatnością tych



Alka *Alca torda* z jajkiem na półce skalnej (@Jesús Rodríguez Fernández/Flickr.com)



Model jaja. A – długość jaja, B – szerokość jaja, a – półś krótka, b – półś długa

równań wykazały, że ta metoda, opublikowana w latach 50. XX w. jest dokładniejsza niż wiele późniejszych badań. Można powiedzieć, że Preston przedstawił więc najdoskonalszą formułę dla „najdoskonalszej rzeczy”, jakim jest ptasie jajo (Biggins et al. 2022, Shi et al. 2023).

Analiza porównawcza jaj 310 australijskich gatunków wróblowych wykazała, że kształt jaj zawiązany jest zarówno z warunkami klimatycznymi, jak i typem gniazda. Jaja są bardziej kuliste w otwartych gniazdach w najgorętszych i suchych siedliskach, zaś najsilniej wydłużone notuje się w gniazdach zamkniętych, ulokowanych w miejscach silnie wilgotnych i zacienionych (Duursma et al. 2018).

Ponadto jaja mogą różnić się kształtem w zależności od pozycji w kolejności zniesienia, jak na przykład u kuropatwy *Perdix perdix*, gdzie wydłużenie jaj zmniejszało się, w miarę składania kolejnych jaj (Cucco et al. 2012).

Badania nad kształtem jaj modraszki *Cyanistes caeruleus* (Bańbura et al. 2018) wykazały, że jaja składane przez samice w parkach miejskich Łodzi były bardziej wydłużone aniżeli jaja składane przez ptaki zasiedlające tereny leśne (średnia sferyczność: odpowiednio 76,026% oraz 76,992%). Nie stwierdzono różnic w kształcie jaj między latami ani trendu w czasie, a także tego by kształt jaja zależał od wielkości lęgu.

Pisklęta bogatki *Parus major* z Puszczy Niepołomickiej wyklułe w gniazdach z jajami bardziej eliptycznymi osiągały największą masę ciała, a ze wzrostem asymetryczności (spiczastości) jaj, masa ciała piskląt zmniejszała się (Martyka i Śliwińska 2021).

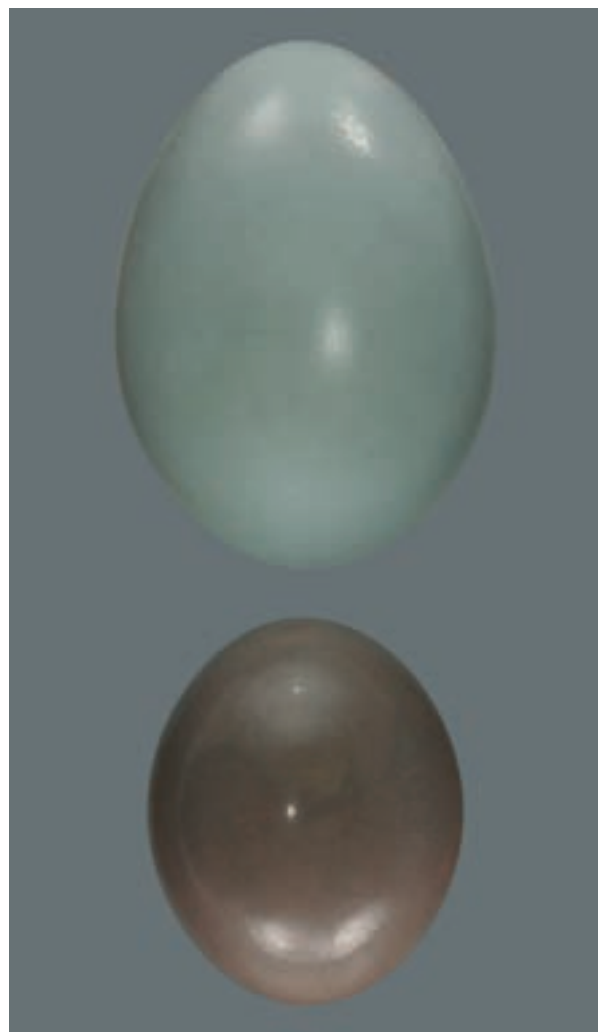
Współczynnik redukcji ϕ oraz współczynnik kształtu c

Oba współczynniki są niezbędne do szczegółowego wyznaczenia masy (G), objętości (V) i powierzchni jaja (O) (Schonwetter 1985).

Przy opisie każdego gatunku (Hordowski 2017, 2018, 2019, 2021) podano gotowe wyliczone współczynniki c i k . Sposób obliczania wskaźników podali Szielasko (1920), Schonwetter (1985), Maurer et al. (2012).

Dla podstawowych typów kształtu jaj współczynniki te są następujące według Schonwettera (1985):

- jaja kuliste lub prawie kuliste: $\phi = 1$, $c = 1$, tak np. u stepówek, papug, sów, lelków.
- jaja o kształcie mniej lub bardziej jajowatym (jeden z biegunów łagodnie się zwęża): $\phi = 0,99–0,96$; $c = 1$, tak np. u kur, niektórych mew.
- jaja o kształcie jajowatym, silnie zwężające się na jednym z biegunów: $\phi = 0,95–0,92$; $c =$



Bardzo intensywny połysk występuje na jajach kusaczy: u góry – kusacz żółtonogi *Crypturellus noctivagus*; na dole – kusacz rdzawoskrzydły *Rhynchotus rufescens* (©Józef Hordowski)

0,97–0,94, tak np. u kuropatwy *Perdix perdix*, czajek, kulika wielkiego *Numenius arquata*.

- gruszkowate: $\phi = 0,92–0,87$, $c = 0,94–0,88$, np. u słonki *Scolopax rusticola*, biegusów, pingwina królewskiego *Aptenodytes patagonicus*.
- gruszkowate silnie wydłużone (biegun zaostroszony): $\phi = 0,93–0,89$, $c = 0,95–0,91$, tak np. u nurzyka polarnego *Uria lomvia*.
- wrzecionowate (na obu biegunach mocno się zwężające): $\phi = 0,87–0,91$, $c = 0,88–0,92$, np. u perkozów, flamingów, niektórych kormoranów, czapli i warzęch.
- walcowate (oba bieguny płaskie): $\phi = 1,01$, $c = 1,02$, tak np. u kleszczojada gładkodziobego *Crotophaga ani*, kolibrów.

Anormalne kształty

Ptaki prawie każdego gatunku znoszą jaja diametralnie różne od typowych. Spowodowane jest to zwykle niedożywieniem samicy lub chorobami jajowodu. Znacznie rzadsze są przypadki,



Zależność między kształtem jaja (asymetria wyrażona za pomocą spiczastości jaja) a masą ciała opierzonych piskląt (14. dzień życia) u bogatki *Parus major* (Martyka i Sliwińska 2021)

gdy w jednym jajku znajduje się 2–3 żółtka. Nienormalnie duże jaja mają najczęściej cienką skorupkę. Takie przypadki obserwowano wśród hodowlanych kaczek, kur, gęsi oraz bażantów. Duże jaja są być może wynikiem obfitości pokarmu i braku stresu wywołwanego przez drapieżniki. Wśród gatunków z rzędu wróblowych takie przypadki rejestrowano rzadko (Trziszka 2000).

Dietrich (1929, 1934) wśród tysięcy jaj mewy siwej *Larus canus* i rybitwy czubatej *Thalasseus sandvicensis* znalazł tylko po jednym anormalnym jajku. Nie odnotował takich natomiast u krzyżówki *Anas platyrhynchos*. U mewy srebrzystej *Larus argentatus*, śmieszki *Chroicocephalus ridibundus*, rybitwy rzecznej *Sterna hirundo*, rybitwy popielatej *Sterna paradisaea*, rybitwy białoczelnej *Sternula albifrons*, ostrzygojada *Haematopus ostralegus* znajdowano nie tylko jaja nietypowych kształtów, ale również z odmiennymi od wzorca skorupkami, teksturą i ubytkami w barwnikach.

TEKSTURA

Tekstura w sensie ogólnym oznacza zespół cech powierzchni przedmiotu, wrażenie, który odbiera się za pomocą dotyku (wikipedia.pl). Teksturą nazywa się też charakterystyczne dla danego materiału powtarzalne wzory na powierzchni przedmiotów, takie jak np. słoje drewna. Tekstura jaj jest tylko jednym z elementów, który bierze się pod uwagę przy ich oznaczaniu. Należy zdawać sobie sprawę z tego, że zmien-

ność tej cechy jest duża, np. w przypadku jaj dzięciołów lub krukowatych. Kosmki w macicy kształtują wygląd skorupki. W miejscu, gdzie występuje kosmyk na skorupce pojawiają się wgłębienia i rowki, natomiast tam gdzie tylko kosmyk wystaje pojawiają się wyniosłości.

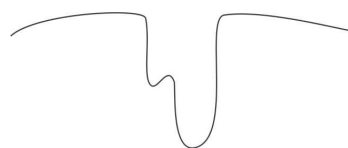
Z powodu tychże wyniosłości i wgłębień powierzchnia skorupki w dotyku może być odbierana jako:

- gruboziarnista, chropowata,
- średnioziarnista, nierówna,
- drobnoziarnista, gładka.

Przy gruboziarnistej skorupie widać na niej wyraźnie zobaczyć wyniosłości i wklęśnięcia. Szielasko (1913) wyróżnił spośród europejskich gatunków lęgowych 36 typów tekstury jaj. Zaznaczał jednocześnie, że jest szereg typów pośrednich lub typów nie dających się przyporządkować do określonego podziału. Schonwetter (1985) na podstawie własnych badań uważa jednak, że wygląd tekstury jest bardzo przypadkowy i słabo powtarzalny. Ponadto w trakcie wysiadywania wszystkie chropowatości są mechanicznie niwelowane.

POŁYSK I PRZEŚWIT

Bardzo charakterystyczną i zwykle stałą cechą jaj jest połysk skorupki. Jest on funkcją ilości substancji organicznych zawartych w skorupce, grubości tzw. ziarna. Tak więc jaja drobnoziarniste posiadają z reguły intensywny połysk, natomiast gruboziarniste wydają się bardziej matowe. Jak zawsze są od tego wyjątki, np. jajo dudka *Upupa epops*, przy drobnym ziarnie, posiada matową powierzchnię, co powoduje obecność m.in. dużej ilości nieorganicznej substancji – wapnistej powłoki. W bardzo rzadkich przypadkach, gdy wapnista powłoka nie występuje, jaja posiadają naturalny połysk. W miarę inkubacji u większości gatunków połysk staje się intensywniejszy, co jest wynikiem wygładzania skorupki przez wysiadującego ptaka, jak i osadzania się na skorupce tłuszczu. Połysk na jajach jest najintensywniejszy w okolicy, gdzie są one najszersze, a ku biegunom, gdzie ziarno stopniowo staje się coraz grubsze, nieco maleje.



Przekrój przez typowe wgłębienie w skorupce – efekt działania kosmków (Szielasko 1913)



Zmienność ubarwienia jaj w obrębie cudowronek (dawniej – ptaki rajskie) i altanników (Hartert 1910). Oznaczenia. 1. Cudowronka krasnopióra *Paradisaea raggiana augustae victoriae*, 2. Czarownik *Seleucidis melanoleucus*, 3. Cudowronka krasnopióra *Paradisaea raggiana*, 4. Cudowronka błękitna *Paradisaea rudolphi*, 5. Ozdobnik mały *Ptilorhis victoriae*, 6. Cudowronka mniejsza *Paradisaea minor minor*, 7. Cudowronka mniejsza *Paradisaea minor finschi*, 8. Astrapia lśniąca *Astrapia stephaniae*, 9. Ozdobnik wspaniały *Lophorina magnifica*, 10. Fałdowron stalowy *Phonygammus keraudrenii*, 11. Fałdowron rogaty *Manucodia comrii*, 12. Fałdowron czarny *Manucodia ater*, 13. Fałdowron zielonawy *Manucodia chalybatus*, 14. Miauczek białouchy *Ailuroedus buccoides*, 15. Jedwabnica szara *Chlamydera nuchalis*, 16–17. Jedwabnica płowobrzucha *Chlamydera cerviniventris*, 18. Zębatek *Scenopoeetes dentiostriis*, 19. Miauczek czarnouchy *Ailuroedus melanotis*, 20. Sześciopiór białoczelný *Parotia lawesii*, 21. Budnik *Prionodura newtoniana*, 22–23. Ozdobnik liroglowy *Lophorina superba*.

Zdarzają się także przypadki, że połysk występuje jedynie na pewnych fragmentach skorupki, a pozostałe części są matowe, np. u alki *Alca torda* lub nurzyka *Uria aalge* podstawowa barwa jest matowa, natomiast rysunek, szczególnie najciemniejsze i największe plamy, są mocno błyszczące.

Najsilniej lśnią jaja południowo-amerykańskich gatunków kusaczy, jakby były ręcznie polerowane lub pociągnięte lakierem. Natomiast z europejskich gatunków intensywny połysk posiadają gatunki z rodzaju *Picus*, *Mergus*, *Alcedo*, słabszy u przedstawicieli z rodzaju *Streptopelia*, *Fulica*, matowe są zaś jaja gatunków z rodzaju *Circaetus*, *Phalacrocorax*, *Fratercula*.

We wcześniej wydanych fascykułach 1–6 (patrz www.jozefhordowski.pl) zastosowano podział zaproponowany przez Szielasko (1913):

- bardzo intensywny połysk – niespotykany u europejskich gatunków,
- silny (intensywny) połysk,
- słaby połysk,
- jaja matowe.

Na skorupce występuje jeszcze połysk zwany olejnym lub tłustym, pochodzi on od tłuszczu, jaki pozostawia na jaju wysiadujący ptak. Notowany jest szczególnie u ptaków wodnych, które z mokrym upierzeniem wchodzą do gniazda, np. u mewy małej *Hydrocoloeus minutus* czy gatunków z rodziny Anatidae.

Przez prześwit należy rozumieć kolor, który odbieramy, gdy światło przechodzi przez barwniki znajdujące się między poszczególnymi warstwami skorupki, gdy obserwujemy skorupkę od wewnątrz. Barwa ta jest najlepiej widoczna, gdy patrzymy na wydmuszkę jaja pod silne światło (najlepiej słoneczne) do jej wnętrza przez wywiercony otwór, np. jaja czajki *Vanellus vanellus* mają tło skorupki żółtooliwkowe, natomiast skorupka od wewnątrz prześwituje jasnozielono. Przez niektóre skorupki światło nie przenika, np. u jaj nurów.

Niektóre gatunki wykazują bardzo stałą barwę prześwitu, np. u ptaków z rodzaju *Neophron*, *Gypaetus*, *Lagopus* jest czerwonożółta; z rodzaju *Vultur* i *Falco* – intensywnie żółta; w rodzinach Strigidae i Mergidae – żółtawa; z rodzaju *Haliaeetus*, *Buteo*, *Aquila* – zielona; u drozda śpiewaka *Turdus philomelos* i pokrzywnicy *Prunella modularis* – niebieska. Jako przykład zupełnego braku barwnika można podać gatunki z rodziny Picidae i Columbidae. Jednakże wiele gatunków ma prześwit różnych kolorów, np. u dropia *Otis tarda* – szarożółty lub szaroniebieski, śmieszki *Chroicocephalus*

ridibundus – oliwkowozielony lub niebieskawozielony. W obu przypadkach duży wpływ na kolor prześwitu ma wpływ barwa tła, jak również rozległego plamkowania (Schonwetter 1992).

SKORUPKA

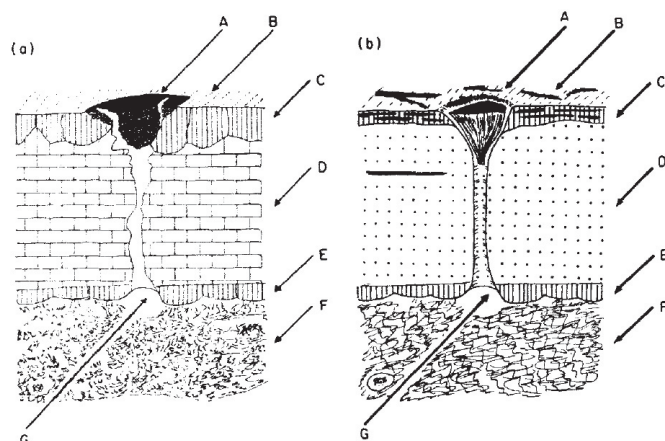
Struktura skorupki jaja ptaków jest złożona. Obserwacjom poddawano przede wszystkim skorupki jaj drobiu, zwłaszcza kury domowej. Podsumowanie najwcześniejszych badań dokonane zostało przez Romanoff i Romanoff (1949), zaś późniejszych m.in. przez Dennis et al. (1996), Abdel-Salam et al. (2006). Pojawiały się także prace dotyczące budowy skorupki jaj ptaków żyjących w naturalnym środowisku, m.in. Tyler i Simkiss (1959), Tyler (1964, 1965, 1966, 1969), Tullet et al. (1976), Tullet (1984), Mikhailov (1995, 1997), Chiba (2004), jak również gatunków wymarłych m.in. Grellet-Tinner i Dyke (2005). Gwałtowny rozwój nowych technologii spowodował pojawienie się wielu prac dotyczących budowy skorupki jaja i jej właściwości, pigmentacji (Rosenbeger et al. 2017, Birkhead et al. 2017, Stoddard et al. 2017, Rosenberger et al. 2021, Damaziak i Marzec 2022).

Skorupka składa się z kilku podstawowych warstw (Trziszka 2000):

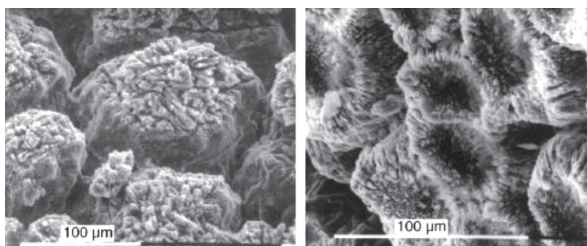
- kutikula – zewnętrzna, cienka warstwa mucynowa,
- warstwa gąbczasta (palisadowa),
- warstwa brodawkowa (mammilarna),
- błony podskorupkowe,
- kosmówka.

Skorupka jaj spełnia kilka podstawowych funkcji (Burley i Vadhera 1989):

- mechaniczną ochronę,
- zapobiega nadmiernemu odwodnieniu,
- jest głównym źródłem wapnia i magnezu dla rozwijającego się zarodka,



Przekrój przez skorupkę jaja ptaków z grupy kusaczy Tinamidae (a) oraz długoszpona małego *Microparra capensis* (b). Oznaczenia: A. podstawa pora, B. kutikula, C. zewnętrzna warstwa palisadowa, D. środkowa warstwa palisadowa, E. wewnętrzna warstwa palisadowa, F. błony podskorupkowe, G. wewnętrzny otwór pora (Board i Perrott 1979).



Widok warstwy mammilarnej skorupki kury domowej przed (po lewej) i po wykluciu (po prawej) pisklęcia (Dakhel 2008)

- pozwala na odpowiednią wymianę gazową,
- ochrania zawartość jaja przed szkodliwymi drobnoustrojami,
- służy przechowywaniu składników niezbędnych dla prawidłowego rozwoju embriona,
- nadaje jaju odpowiedni kształt.

Rozwijający się zarodek pobiera ze skorupy niezbędny wapń, w związku z tym w ciągu wysiadywania staje się ona cieńsza o 7–8% (Miand 1988). Na rycinie powyżej przedstawiono warstwę mammilarną tuż po zniesieniu jaja i po wykluciu pisklęcia (Dakhel 2008).

Grubość skorupki (d)

Badania Schonwettera (1985) wraz krytycznym przeglądem starszej literatury ornitologicznej są do dzisiaj jedyną tak dogłębną, europejską pracą na temat grubości skorupki. Badacz ten zmierzył mikrometrem, w kilku miejscach skorupy jaja, grubość 1000 jaj.

Grubość skorupki u ptaków waha się od 0,04 do 2,5 mm, jedynie u wymarłego moa *Dinornis* czy mamutaków wynosiła 3,5–4,7 mm, u mamutaka *Aepyornis maximus* nawet 5,85 mm (Krause 1900).

Grubość skorupki nie jest jednakowa w każdej części jaja. Schonwetter (1985) u 110 gatunków ptaków stwierdził, że w 45 przypadkach skorupka najgrubsza była na ostro zakończonym biegunie, 35 w najszerszej części jaja, 12 przy szerszym biegunie, w 8 przypadkach była tak samo gruba na ostrym biegunie i w środku skorupki; w 5 przypadkach tak samo gruba w tępym biegunie i na środku; w 6 przypadkach miały miejsce inne warianty. U pingwinów żółtookich *Megadyptes antipodes*, zaobserwowano dodatnią korelację pomiędzy wiekiem samicy a grubością skorupy jaja (Massaro i Davis 2004).

Na wytrzymałość skorupy wpływa przede wszystkim kształt jaja i jej grubość. U głuszca *Tetrao urogallus* stadium rozwoju zarodka nie miało istotnego wpływu na wytrzymałość skorupy, mimo że trawienie skorupy jaja przez

rozwijający się zarodek zmniejsza jej grubość. Żywotność jaj nie jest zagrożona w późniejszych stadiach rozwoju, już w trakcie wysiadywania przez samicę. Skorupki z jaj niepłodnych lub zawierających wcześniej obumarłe zarodki były o 10% grubsze niż skorupki z jaj wykłutych, co zresztą jest charakterystyczne dla zagniazdowników (Rosenberger et al. 2017).

Skorupki jaj kukułki *Cuculus canorus* są stosunkowo bardziej okrągłe i grubsze w porównaniu do rozmiaru ptaka, do którego gniazda podrzucane jajo, a także mają inną mikrostrukturę. Jest to ewolucyjna adaptacja zapobiegająca pękaniu jaja (Soler et al. 2019).

U ptaków morskich skorupki jaj Sphenisciformes i Pelecaniformes są znacznie cięższe i grubsze niż u Procellariiformes i Charadriiformes (Rahn i Paganelli 1989). Być może na znaczną grubość skorup jaj pingwinów i głuptaków, ma wpływ sposób wysiadywania – stopami.

Masa skorupki (g)

Świeża wyduszką zawiera zazwyczaj 5–10% wody i dopiero po około tygodniu wysycha całkowicie. Znając masę skorupki oraz jej wymiary liniowe, łatwo można wyliczyć masę jaja czy grubość skorupki, np. Paganelli et al. (1974) lub Schonwetter (1985).

Schonwetter (1985) – analizując ponad 400 przypadków jaj skrajnie dużych i skrajnie małych u tego samego gatunku – doszedł do wniosku, że zmiana wielkości jaja nie ma większego wpływu na grubość skorupki. Jaja góropatwy czerwonej *Alectoris rufa* pochodzące z Balearów są średnio 25% mniejsze niż u innych populacji, ale grubość skorupki jest stała – średnio 0,283 mm.



Lęg gegawy *Anser anser* (©Sergey Kouzov)



Podróżniczek *Luscinia svecica* – śpiewający samiec (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

UBARWIENIE I RYSUNEK SKORUPKI

Ubarwienie jaja składa się z dwóch komponentów:

- tła – rozmieszczonego równomiernie,
- rysunku – rozmieszczonego nierównomiernie, tworzącego na powierzchni skorupki różnego typu formy oraz kolory o różnej intensywności oraz gęstości.

Tło jest jednorodne kolorystycznie, zwykle jest to najjaśniejszy element ubarwienia skorupy, pozbawiony barwnika, co najwyżej barwnik dyfuzyjnie wnika do tła. Rysunek to ciemniejsze niż tło elementy ubarwienia skorupy, wykształcone z wielu barwników. U pierwszych w historii ewolucji ptaków wszystkie jaja były białe (Kilner 2006). Stopniowe wykształcenie ubarwienia jaj mogło wynikać z pasożytnictwa międzygatunkowego. Na przykład kukulka *Cuculus canorus* dość często składa jaja w gnieździe kapturki *Sylvia atricapilla*, ale ptaki usuwają z gniazda wszystkie odmienne od „wzorca gniazdowego” jaja (Honza et al. 2004); eksperymentalna zamiana jaj gospodarza na podobne do nich jaja innych kapturek ograniczała ich odrzucenie do 36% (Polacikova et al. 2007).

Rysunek skorupy jest jedną z najważniejszych cech jaja. Istniejąca metodyka opisu rysunku ma

prawie wyłącznie słowny charakter, co wynika z ogromnej złożoności rysunku, jak i skomplikowania figur pokrywających skorupkę.

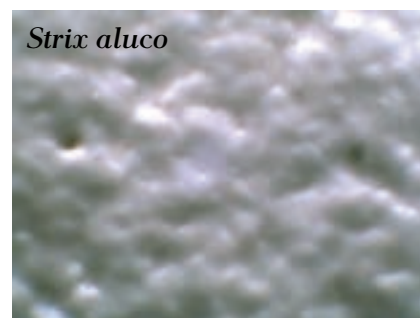
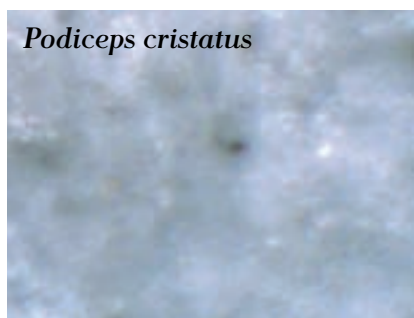
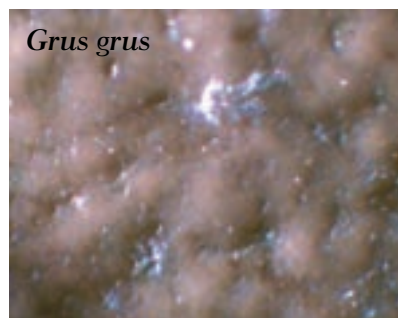
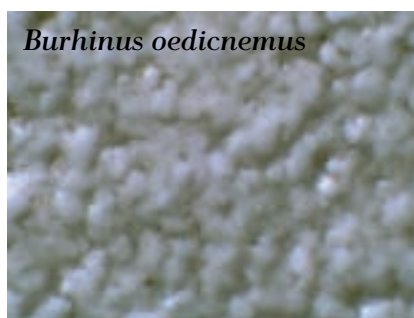
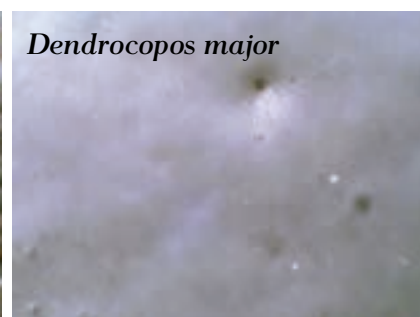
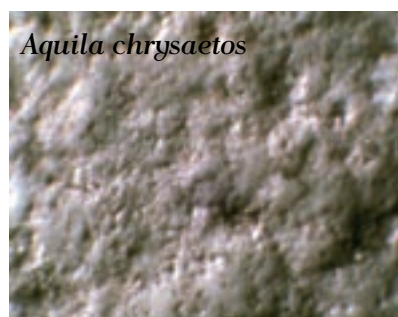
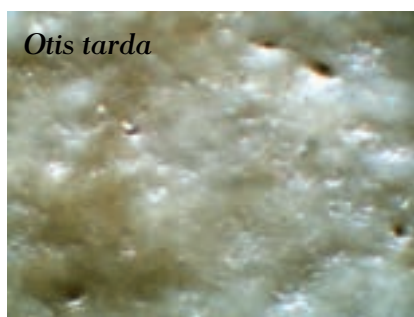
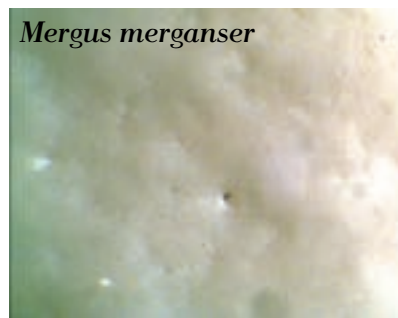
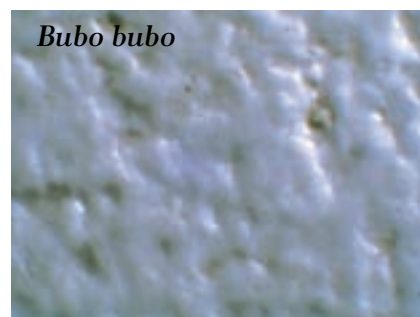
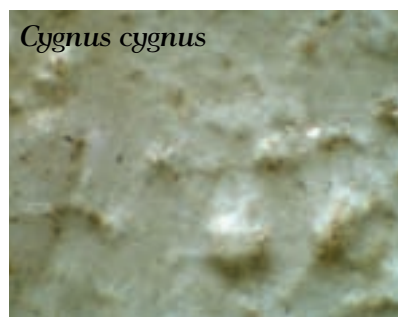
W prawie każdym rysunku na skorupce możemy wyróżnić 5 składowych:

Forma plamek

- kropki – zbliżone w kształcie do owalu, drobne, nie większe niż 1 mm średnicy,
- okrągławe – owalne i okrągławe plamy średnicy powyżej 1 mm, zwykle nieregularne, ale z zaokrąglonymi brzegami,
- nakrapiane – plamki powyżej 0,5 mm, o zmiennej formie, tj. w postaci rozchlapanych kropli i maźnięć z nierównymi, zębatymi brzegami,
- włosowate – nieregularnie, chaotycznie rozmieszczone na skorupce linie, czasami notowane jako pojedyncze wtręty, rzadko trafiają się szerokie paski.

Głębokość osadzenia plamek

- plamy powierzchniowe – rysunek osadzony w najbardziej zewnętrznych warstwach skorupki, przykryty tylko cienką kutikulą. Wizualnie plamki charakteryzują się intensywnym kolorem i wyrazistością. Na



Różnorodność tekstury skorupki jaja wybranych gatunków ptaków – powiększenie około 40 razy (©Józef Hordowski)

skorupce widoczne są zwykle oba rodzaje plamek, rzadko tylko głębokie, a jeszcze rzadziej – tylko powierzchniowe,

- plamki głębokie – rysunek osadzony jest głęboko między warstwami skorupki, wskutek czego wyrazistość rysunku jest znacznie osłabiona; określany jest jako blady, w różnych odcieniach fioletowego, albo jako jasnoszary lub bladobrazowy.

Kolor/Barwa

Omówienie na stronie 112 w osobnych rozdziałach.

Gęstość rysunku

To stosunek powierzchni skorupy zajętej rysunkiem do powierzchni całej skorupki. Przyjęto trzystopniową skalę:

- mała – rysunek pokrywa do 30% powierzchni skorupki,
- gęsta – rysunek pokrywa 31–70% powierzchni skorupki,
- zwarta – rysunek pokrywa powyżej 70% skorupki.

Charakter rozmieszczenia plamek na powierzchni skorupki

- równomierny – rysunek rozmieszczony jest mniej więcej równomiernie na powierzchni całej skorupki,



Lęg kulika wielkiego *Numenius arquata* z trzema jajami cyjanistycznymi (©Mirosław Rzepała). W Irlandii stężenie toksyn i metali ciężkich (PCB, DDT) w skorupkach jaj w porównaniu do lat 90. XX w. były niższe i mieściły się w zakresie aktualnych nor i nie mają wpływu na sukces lęgowy kulika (Power et al. 2022)

- nierównomiernie – rysunek skupia się w jednym z fragmentów skorupki,
- wianuszek – wokół jednego z biegunów (rzadko wokół obu równocześnie), rysunek w postaci wyraźnego okręgu, otaczającego przez całą szczytową część jaja,
- czapeczka – jeden z biegunów (rzadko dwa równocześnie) przykrywa zwarty i ciemniejszy w porównaniu z pozostałą częścią rysunek; obejmuje on całą okolicę bieguna.

Pod wpływem wysiadywania, jak i innych przyczyn, następują zmiany w wyglądzie jaj wielu ptaków. Powłoka wapienna może pękać, łuszczyć się i odpadać, jak np. u kormoranów lub głuptaków. Brud z gniazda oraz z ciała ptaków często silnie przykleja się do skorupki, a niekiedy przez nią przenika i zatyka pory, np. tak dzieje się u żołą lub pingwinów; częste są także zabrudzenia jaj u ptaków szponiastych. Cienka warstwa brudu widoczna jest na jajach nawet u ptaków nie stykających się na co dzień z ziemią, takich jak. np. sikory, łuszczaiki, mysikróliki. Soki z butwiejących i gnijących roślin farbują białe jaja perkozów lub gęsi na kolor od żółtego, poprzez brązowy do prawie czarnego. Od związków zawartych w niektórych gatunkach porostów wplecionych w gniazdo kolibrów *Phaethornis* jaja mogą być czerwone.

U głuszca *Tetrao urogallus* nie stwierdzono zmian ubarwienia jaj w zależności od kolejności ich składania, a także brak istotnego zróżnicowania wielkości jaj, może to przyczyniać się do zmniejszenia ryzyka szkód wywołanych przez drapieżniki. Stwierdzono również, że samice składają w kolejnych sezonach lęgowych jaja o zbliżonej grubości skorupy. Każda samica składa podobne jaja w danym lęgu, co oznacza, że cechy jaj zależą głównie od cech fizjologicznych i genetycznych (Rosenberger et al. 2021). Jednak u północnoamerykańskiego podgatunku jaskółki dymówki *Hirundo rustica erythrogaster* ostatnie jaja w zniesieniu były mniej nakrapiane od tych wcześniejszych (Beech et al. 2022).

NIETYPOWE UBARWIENIE JAJ

Podobnie jak w przypadku wielu innych cech, istnieje wewnątrzgatunkowa zmienność ubarwieniu i rysunku jaj, ale większość gatunków ptaków ma jaja o ograniczonym zakresie zmienności, co pozwala ornitologom na ich identyfikację (Walters 1994). Bardzo sporadycznie znajdowane są jednak jaja o zdecydowanie nietypowym zabarwieniu; na ogół przyjmowano, że jest to wynik anomalii gene-



Lęg rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* z jajem cyjanistycznym (©Arkadiusz Buczyński)

tycznych lub fizjologicznych (Birkhead 2022). Spotyka się cztery rodzaje nietypowego ubarwienia jaj (Schonwetter 1992):

- albinizm lub leucyzm – to niedostatek lub brak pigmentu. Jaja, które zwykle są barwne, są wtedy całkowicie białe; stwierdzono u wielu gatunków np. u szpaka *Sturnus vulgaris*, rudzika *Erithacus rubecula*, gawrona *Corvus frugilegus*.
- cyjanizm – to nadmiar barwnika zielonego lub brak porfiryry; jaja są niebieskawe lub zielonkawe; obserwowano ją u grzywacza *Columba palumbus* i kopciuszka *Phoenicurus ochruros*.
- erytrycyzm – to nieobecność zielonego barwnika, a nadmiar czerwonej frakcji porfiryry; jaja są zwykle intensywnie czerwone; zjawisko to stwierdzono u około 100 gatunków, ale na ogół jest ono rzadkością, np. u mewy śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* na 60000 przebadanych jaj, tylko w 5 przypadkach były one erytrystyczne, ale w lokalnej populacji zamieszkującej rejon środkowej Wisły aż 3% samic znosiło jaja erytrystyczne (Bukaciński i Bukacińska 1997); u nurzyka podbiałego *Uria aalge* mniej niż jedna samica na 1000 znosiła czerwone jaja (Birkhead i Montgomerie 2018).
- melanizm – bardzo silna pigmentacja – zamiast koloru białego występuje żółty, zielony lub brązowy a nawet czarniawy. Taką aberrację obserwowano u kaczki krzyżówki *Anas platyrhynchos*, podgorzałki *Aythya nyroca*, łabędzia niemego *Cygnus olor*.

Przyczyną nietypowego ubarwienia jaj może być także zwiększona ilość pestycydów w środowisku lub zakażenie bakteryjne. Nietypowe jaja są zwykle mniejsze, przeciętna wielkość



Lęg śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* z jajami cyjanistycznymi (©Arkadiusz Buczyński)

lęgu jest wówczas także mniejsza (Bukaciński i Bukacińska 1997).

Jourdain (1912a i b) oraz Jourdain i Borrer (1914) zasugerowali, że jaja cyjanistyczne mogą być wynikiem osadzania się w macicy tylko pierwszej warstwy podstawowego koloru na skorupce jaja, które jest składane przedwcześnie, przed dodaniem kolejnych warstw, które zapewniłyby normalny typowy kolor i plamistość. Autorzy ci zauważyli też, że skorupki jaj cyjanistycznych są często wadliwe. Przedwcześnie składanie jaj lub przerwanie odkładania się zabarwienia podstawowego może być wynikiem stresu (efekt środowiskowy), zwłaszcza jeśli w lęgu jest tylko jedno jajo o nienormalnym zabarwieniu. Samica składająca przez kolejne lata jaja o nietypowym kolorze, jak w przypadku jaj nurzyka *Uria aalge* (Birkhead i Montgomerie 2018), wydaje się, że ma to podłoże genetyczne.

BARWA

Opis ubarwienia wszelkich ptasich jaj wymyka się znormalizowanej i uniwersalnej nomenklaturze. Wykorzystanie słownych opisów daje tylko ogólne pojęcie o złożoności ich ubarwienia, zwłaszcza u niektórych gatunków. Na opis ko-

lorów mają bowiem wpływ liczne obiektywne i subiektywne czynniki, które oddziałują na postrzeganie przez człowieka kolorów, a zwłaszcza ich odcieni. Ponadto niebagatelny wpływ mają: charakterystyka światła (sztuczne czy naturalne), jakość wzroku badacza, jak również jego stan fizyczny i emocjonalny.

Rewolucję w badaniach nad rysunkiem i barwą jaj wniosły współczesne, czasami wyrafinowane, programy komputerowe analizujące dziesiątki cech jaj (np. Bridge et al. 2007, Gómez i Liñán-Cembrano 2017, Gómez et al. 2021). Pojawiają się też pierwsze próby standaryzacji opisu barwy skorupki i rysunku (Schmitz Ornés et al. 2014). Najpierw jaja fotografuje się aparatami cyfrowymi, a następnie odpowiednie oprogramowanie analizuje ich wymiary, barwę tła, intensywność oraz kontrastowość rysunku, jak również liczbę i wielkość plamek. Tylko w ostatnich dwóch dekadach ukazało się dziesiątki tego rodzaju prac (m.in. Surmacki et al. 2006, Stevens 2011, Troscianko i Stevens 2015, Hanley et al. 2017, Quach et al. 2020, Johnson i McRae 2022).

Dawniej uważano, że jajo przodka ptaków było białe; bardzo niedawno jednak dwa różne pigmenty znaleziono u przodków dinozaurów niebędących ptakami, co sugeruje, że jaja ptaków mogły być barwne już miliony lat temu (Wiemann et al. 2018).

W genezie ewolucyjnej gatunku znacznie ważniejsza może być pigmentacja skorupy jaj i wynikające z tego ubarwienie, a tylko w mniej-

szym stopniu – ekologia gniazdowania i tryb życia (Brulez et al. 2016).

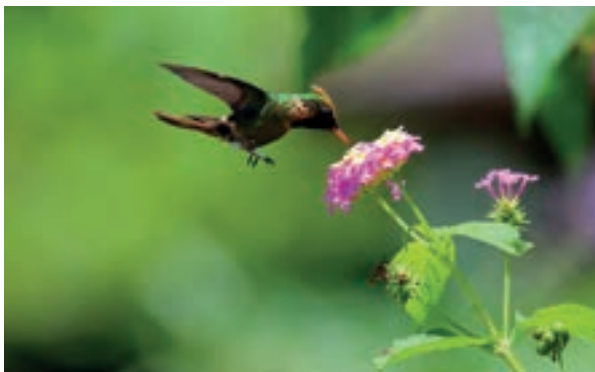
W skorupkach występują trzy podstawowe barwniki: rdzawobrazowa protoporfiryna, niebieskawozielona biliwerdyna i jej chelat z cynkiem. Większość kolorów skorupek jaj ptasich jest wynikiem mieszania tych dwóch tetrapyrrolowych pigmentów. Jednakże kolory skorupek jaj kusaczy Tinamidae nie są kombinacją tych pigmentów. Badania wykazały istnienie jeszcze dwu innych barwników: żółtobrazowej tetrapyrrolowej bilirubiny z zielonkawym zabarwieniem – u kusacza pampasowego *Eudromia elegans* i czerwonopomarańczowej tripyrolowej uroerytryny z fioletowobrazowych skorupek jaj kusacza kreskowanego *Nothura maculosa*. Oba pigmenty są znanymi katabolitami porfiryń i występują w skorupkach jaj w połączeniu z biliwerdyną IX α (Hamchand et al. 2020).

Kennedy i Ververs (1976) zbadali zawartość pigmentów w skorupkach jaj 108 gatunków ptaków i stwierdzili, że prawie połowa skorupek zawierała tylko protoporfirynę, a nieco ponad jedna trzecia zarówno protoporfirynę, jak i biliwerdynę IX α . Skorupki jaj ptaków jednolicie białe i bezbarwne niekoniecznie pozbawione są pigmentów, gdyż niektóre zawierają ślady barwników, jak np. u gołębi grzywaczy *Columba palumbus* (Kennedy i Ververs 1976).

Za niebieską barwę skorupki odpowiada biliwerdyna, powstająca w wątrobie z rozpadu hemoglobiny, zaś za kolor brązowy i wszelkie



Zmienność ubarwienia jaj perkoza dwuczubego *Podiceps cristatus*, po zniesieniu są białe, ale stopniowo, z upływem wysiadki, od gniących roślin zmieniają barwę (©Józef Hordowski)



Sylfik strojny *Lophornis ornatus* – ptak znoszący najmniejsze jaja (©Yannick Turbe/Flickr.com)

jego odcienie, z różowawym włącznie, oraz kolory czerwonawe, żółte i czarne odpowiada protoporfiryna i barwniki porfiryne. U ptaków, które mają nakrapiane jaja, plamki pochodzą też z tego ostatniego barwnika. Większość (80–87%) protoporfiryny znajduje się w wapiennych warstwach skorupy jaja, podczas gdy pozostała jej część w kutikuli (Samiullah i Roberts 2013). Biliwerdyna jest nietrwała i rozkłada się pod wpływem światła, dlatego w muzeach jaja niebieskie blakną po dłuższym czasie przechowywania. Występująca w układzie spiralnym biliwerdyna może łączyć się z metalami (w tym przypadku cynkiem), tworzy wtedy kompleks (chelat), który jest odrębnym barwnikiem skorupki jaj (Karocka 2013). Biliwerdyna może mieć pewne właściwości antyoksydacyjne (Kaur et al. 2003), co skłaniać może do hipotezy, że osadzanie tego barwnika na jajach może być kosztowne dla samic (Moreno i Osorno 2003). Wyższe stężenia biliwerdyny w skorupkach notuje się u gatunków składających jaja z grubą skorupką, zaś protoporfiryny u gatunków wijących otwarte gniazda (Brulez et al. 2016).

Oliwkowy kolor skorupki powstaje w wyniku działania obu grup barwników. Barwnik odpowiedzialny za niebieską skorupkę i barwnik jasnobrązowy dają łącznie skorupkę oliwkowozielonkawą. Natomiast barwnik powodujący skorupkę niebieską oraz ciemnobrązowy dają skorupkę oliwkową. Wzajemne relacje poszczególnych barwników z obu grup dają różne odcienie koloru zielonooliwkowego (Karocka 2013).

Barwniki odkładają się w końcowym odcinku jajowodu w gruczole skorupkowym, ale protoporfiryna odkłada się w końcowym okresie pobytu jaja w gruczole skorupkowym, tj. w ostatnich 2–3 godzinach. Największa koncentracja barwników ma miejsce w kutikuli oraz zewnętrznych warstwach skorupki. Brązowy barwnik wnika

w pory skorupki. W przypadku biliwerdyny największa koncentracja barwnika jest w zewnętrznych warstwach skorupki, a barwnik odkłada się w ciągu 3–4 ostatnich godzin przed zniesieniem jaja (Karocka 2013).

Większość ptaków znosi jaja dość podobne do siebie. Nurzyki podbielałe *Uria aalge* mogą składać jaja o barwie głęboko niebieskozielonej, jasnoróżowej, ciepłej ochry, bladoniebieskiej, kremowej lub białej; układ plam jest także wyjątkowo zmienny – od nieregularnych plamek do linii, w kolorze jasnożółtym, brązowym, jasnoczerwonym, ciemnobrązowym lub czarnym, aż do jaj pozbawionych plamkowania. To różnicowanie może pomóc każdemu nurzykowi rozpoznać w gęsto zasiedlonych koloniach lęgowych własne jajo wśród dziesiątek innych. Kształt jaj nurzyka wyewoluował w tym kierunku, by zapobiec jakimkolwiek toczeniu czy ślizganiu się na skale (Birkhead et al. 2018). Gdyby jednak jajo zaczęło się toczyć, to czyni to łukiem, a nie po linii prostej, ku krawędzi skał (Uspenski 1956, Belopolsky 1957). Dzięki szeroko zakrojonym eksperymentom Ingolda (1980) okazało się, że ani gruszkowaty kształt jajka, ani przesunięcie środka ciężkości (który zmienia się w efekcie powiększania komory powietrznej) nie zmniejsza prawdopodobieństwa staczania się jajka z półki skalnej (Birkhead et al. 2017), a większa stabilność jaj o kształcie gruszkowatym może wynikać z większej „powierzchni kontaktu”,



Gąsiorek *Lanius colluris* – samiec w okresie lęgowym (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

z jaką styka się ono z podłożem. Wyniki badań pokazują także, że zanieczyszczenia powierzchni skorupki jaj podczas wysiadywania zmniejszają efektywność wymiany gazowej poprzez skorupkę (w tępych końcach znajduje się najwięcej porów, ale nie wchodzi on w kontakt z podłożem), a powierzchnia skorupki nie ulega samooczyszczaniu, jak sugerowały wcześniejsze badania (Jackson et al. 2018).

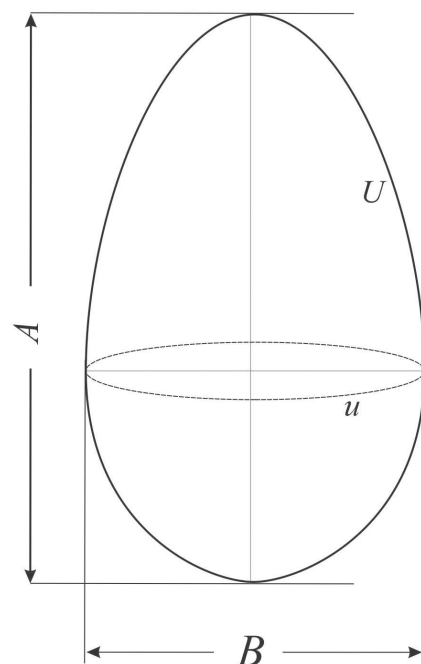
Badania nad gąsiorkiem *Lanius collurio* wykazały, że układ plam na jajach jest bardziej stały i wysoce powtarzalny (dziedziczony) niż ich wielkość i kształt (Surmacki et al. 2006).

Terminy – „kolor” i „barwa” są w języku polskim synonimami, potocznie używanymi wymiennie. Takie założenie przyjęto w tym opracowaniu. Widzenie kolorów jest wyłącznie subiektywnym wrażeniem zmysłowym powstającym w mózgu obserwatora. Żaden obiekt nie posiada własnej barwy. To jak widzimy dany kolor zależy od pochłaniania lub odbijania przez obserwowany obiekt światła. W szczególności – taki sam kolor obserwator może odczuwać odbierając różne kombinacje fal, o różnych częstotliwościach, i odwrotnie: ta sama mieszanina fal może u obserwatora wywołać odmienne wrażenia kolorystyczne, a to w zależności od wielu czynników dodatkowych.

Określając barwę jaj starano się zastosować ujednolicony, ale tradycyjny system nazewnictwa. W języku niemieckim i angielskim (czyli dwóch językach prac najczęściej tłumaczonych w Polsce) jest jedenaście zasadniczych nazw kolorów: biały, czarny, czerwony, zielony, żółty, niebieski, brązowy (brunatny), pomarańczowy, różowy, fioletowy i szary. W związku z tym takie nazewnictwo zastosowano w niniejszej pracy. Kolory zasadnicze nie wymagają opisu.

Oprócz terminologii zaczerpniętej z innych języków w polskiej literaturze ornitologicznej (Taczanowski i Tyzenhauz 1862, Sokołowski 1972, 1978, Gotzman i Jabłoński 1972, Jonsson 1998, Singer 2001) wykształcił się zręb nazewnictwa, które jest stosowane i rozumiane w środowisku ornitologów, np. kolor cielisty. Poniżej scharakteryzowano zastosowane w wydrukowanych wcześniej fascykulach (www.jozefhordowski.pl) nazwy kolorów – inne niż 11 podstawowych – oraz podano przymiotniki i przedrostki uzupełniające definiowane barwy koloru:

- blady – bledszy;
- ciemny – z dodatkiem czerni;
- jasny – z dodatkiem bieli;
- matowy – bez połysku;
- nasycony, intensywny – przeciwieństwo bladego, zawiera dużo barwnika;



Model jaja. A – długość jaja, B – szerokość jaja, u – obwód mały, U – obwód duży

białawy – z niewielkim dodatkiem innych ciemnych kolorów;

płowy – żółty z odcieniem szarości;

cielisty – mający barwę ciała;

kremowy – jasny beż, lekko wpadający w szary;

oliwkowy – żółtozielony;

beżowy – jasna, żółtawobrazowa barwa („kawa z dodatkiem mleka”);

ceglasty – pomarańczowoczerwony;

modry – intensywny niebieski;

brunatny – ciemnobrązowy z dodatkiem szarości;

kasztanowy – błyszczący brąz;

piaskowy – jasny, delikatny róż;

krwisty – bardzo intensywnie czerwony;

śmietankowy – inaczej mleczny barwa białożółta.

Osobnego wyjaśnienia wymagają także terminy stosowane dla koloru brązowego lub brunatnego. Powszechnie, zarówno w tłumaczeniach z prac zachodnich, jak i rosyjskich, utarło się przekonanie, iż brunatny i brązowy to ten sam kolor. W *Ptakach Europy* Jonssona (1998) zastosowano powszechnie termin „brunatny”; w *Ptakach Europy* Dobrowolskiego i Jabłońskiego (2000) mamy oba terminy, również w najnowszych *Ptakach Europy* (Hume et al. 2023), a u Sokołowskiego (1978) mamy tylko brązowy, podobnie jak w tłumaczeniach *Atlasu ptaków Europy* (Singer 2001), czy najnowszych *Wróblowe Europy* (Cofta 2022).

W opracowaniu *Gniazda i lęgi ptaków Polski* użyto terminu „brązowy” jako opisu dla koloru podstawowego, zaś barwa brunatna miałaby oddawać kolor ciemnobrązowy z dodatkiem szarości.

WYMIARY LINIOWE DŁUGOŚĆ (A) I SZEROKOŚĆ (B)

Podstawowe parametry morfologiczne jaj – długość, szerokość, masa oraz objętość – determinują kondycję świeżo wyklutego pisklęcia, informują o potencjale rozrodczym samicy (Lack 1968, Galbraith 1988, Bolton 1991, Bańbura 1996, Deeming i Reynolds 2015). Poznanie ciężaru właściwego komponentów jaja pozwala na określenia, w jakiej fazie wysiadywania się ono znajduje (Rahn i Ar 1974).

Przegląd prac przeprowadzony przez Krista (2011), obejmujący 283 artykułów i 162 gatunki ptaków, pokazał ścisłą korelację pomiędzy wielkością jaja a kondycją potomstwa, i wykazał, że ogólna wielkość jaja jest dodatnio skorelowana z przeżywalnością młodych. Korelacja była najsilniejsza na etapie klucia, ale utrzymywała się jeszcze w okresie po wylocie młodych z gniazda. Jednak pomimo szeroko zakrojonych badań nad czynnikami wpływającymi na wymiary jaj, przyczyny ich zmienności nie są w pełni zrozumiałe (Stępniewski et al. 2021).

Przyjęto, opierając się na terminologii dotychczas spotykanej w naszej literaturze, następujące terminy:

- długość jaja – długa oś jaja (oznaczana jako A); mierzona jest w milimetrach.
- szerokość jaja – największa średnica poprzecznego pokroju (tzw. mała oś) (oznaczona jako B), mierzona jest w milimetrach.

- biegun – fragmenty jaja leżące po obu przeciwnych stronach dłuższej osi jaja. Zaostrzenie bieguna mierzy na obszarze leżącym wokół najwyższego punktu przekroju. W przypadku jaj różnobiegunowych występują bieguny – zaostrzony i tępy; w tym drugim obszarze znajduje się komora powietrzna.

Zakres zmienności długości jaja w ponad 85% przypadków przewyższa zmienność średnicy (Klimov 2003). Wynika to z budowy jajowodu, który ogranicza maksymalną szerokość jaja, długość zaś jaja może podlegać większym modyfikacjom i cechą bardziej stabilną u większości gatunków jest szerokość jaja w porównaniu do długości, zarówno w obrębie lęgu, jak w całej populacji (Busse 1967). Pojawiają się czasem jaja asymetryczne czy jaja z wypustkami, pofałdowane itd. Najmniejsze jaja, tzw. karłowate, to jaja prawie zawsze niezapłodnione (Miand 1988).

Stwierdzono, że wraz ze wzrostem wielkości ciała samicy zwiększa się długość jaj, co wynika z ujemnej zależności między wielkością ciała, a średnicą jajowodu (Montgomerie et al. 2021). Stwierdzono (Stoddard et al. 2017), że gatunki ptaków, które wykazują wysoką efektywność lotu produkują bardziej asymetryczne (spiczaste), a zarazem także bardziej eliptyczne (wydłużone) jaja w porównaniu do gatunków cechujących się mniejszą efektywnością lotu.

Wśród współczesnych ptaków największe jaja znosi struś czerwonoskóry *Struthio camelus* – mierzą średnio 158,5 × 131,0 mm, przy masie około 1331 g (maksymalnie nawet 1732 g). Jednak jaja mamutaka *Aepyornis maximus*, żyjącego jeszcze kilkaset lat temu na Madagaskarze, były



Porównanie jaja strusia czerwonoskórego *Struthio camelus* (po lewej) z jajem mamutaka *Aepyornis maximus* (po prawej) (Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, USA, fot. James St. John, Wikimedia Commons)

znacznie większe, średnio $302,7 \times 223,6$ mm (Mlikovsky 2003), przy masie 9130 g, a największe miało 12690 g oraz 340×245 mm (Schonwetter 1960).

Najmniejsze jaja znoszą kolibry. Nie znamy jednak wymiarów jaj większości ich gatunków. Schonwetter (1985) za najmniejsze jajo świata uznał jajo sylfika strojnego *Lophornis ornatus* o wymiarach $10,5 \times 6,5$ mm, $G = 0,24$ g. Jajo koliberka miodowego *Mellisuga minima* mierzyło $10,9 \times 7,5$ mm, $G = 0,31$ g, zaś koliberka hawańskiego *Mellisuga helenae* 17 jaj miało średnio $11,0 \times 8,0$ mm, najmniejsze – $11,0 \times 7,0$ mm, $G = 0,29$ g (Martínez et al. 1998), a brzęczek cienkosterny *Microstilbon burmeisteri* – $10 \times 7,4$ mm, $G = 0,29$ g (de la Pena 2013); odrobinnę mniejsze jaja znosi pustelnik długodzioby *Phaethornis longirostris* – $11,0 \times 7,2$ mm, $G = 0,31$ g (Schonwetter 1985); lilipucik *Myrmia micrura* także znosi malutkie jaja $11,78 \times 7,45$ mm o masie 0,32 g ($n=2$, Garcia i Torres 2015). Z ptaków krajowych najmniejsze jaja o średniej masie – 5,5 g znosi mysikrólik *Regulus regulus*, a największe łabędź niemy *Cygnus olor* – $G = 321$ g (260–385). Obrazowo – w jaju mamutka zmieściłoby się 8 jaj strusia, 220 jaj kury domowej i aż 53000 najmniejszych jaj kolibra.

Wewnątrzgatunkową zmienność rozmiarów jaj opisano np. u mewy trójpalczastej *Rissa tridactyla*: stają się one krótsze, ale szersze, gdy znoszone są przez starsze samice; różnią się rozmiarami w zależności od wielkości lęgu i w zależności od tego, jakie miejsce w kolejności zniesienia zajmują. Są też coraz większe ku północy, prawdopodobnie dlatego, że to ptaki również stają się większe na północy swojego zasięgu (Coulson 2009).

U Passeriformes przeważają wyniki badań, gdzie nie stwierdzają występowania zmian wielkości jaj w trakcie sezonu lęgowego (Różycki 2014). Istotny spadek rozmiaru jaj stwierdzono zaś w badaniach nad dymówką *Hirundo rustica* (Bańbura 1996, Zieliński i Bańbura 1998) i mucholówką białoszyją *Ficedula albicollis* (Mitrus i Rogala 2001). U nurzyka polarnego *Uria lomvia* populację z wysokiej Arktyki cechował wyraźny spadek rozmiaru jaj z upływem sezonu, podczas gdy populacja z bardziej południowej strefy nie wykazywała kierunkowych tendencji (Hipfner et al. 2005). Spadek rozmiaru jaj w sezonie był często notowany podczas badań nad siewkowymi Charadriiformes, obserwowano go bowiem u siewki złotej *Pluvialis apricaria*, szablodzioba *Recurvirostra avosetta*, sieweczki morskiej *Charadrius alexandrinus* oraz u kulika długodziobego *Numenius americanus* (Różycki 2014).

Badania Wendelna (1997) wykazały, że pigmentacja może odzwierciedlać zdrowie i kondycję samic u sikorki modraszki *Cyanistes caeruleus*.

MASA JAJA (G)

Masa świeżo złożonego jaja jest jedyną wartością, której można przypisać ważne zależności allometryczne (Deeming 2002), ponieważ reprezentuje końcowy rezultat wysiłków rodzicielskich. Poznanie masy świeżo zniesionego jaja jest niezbędne, podobnie bowiem, jak przy jego objętości, jest przydatne do poznania niektórych aspektów biologii rozrodu ptaków, zwłaszcza rozwoju postembrionalnego, a także do określenia tempa metabolizmu (np. Rahn et al.



Perkoz dwuczuby *Podiceps cristatus* – jaja przykryte materiałem gniazdowym (©Tomasz Wilk)

1974), długości wysiadywania (Rahn i Ar 1974), przenikania pary wodnej oraz dziennego tempa utraty wody (Drent 1970), a także do obliczenia powierzchni, ciężaru właściwego treści jaja i ciężaru właściwego skorupki (Paganelli et al. 1974) oraz relacji masy jaja do masy samicy (Heinroth 1922, Huxley 1927). Ciężar świeżego jaja musi być określony wkrótce po zniesieniu, ponieważ jajo natychmiast zaczyna tracić na masie przez oddawanie wody przez skorupkę. Codziennie jajo traci kilka miligramów i przed wykluciem pisklęcia jest lżejsze o 10–21% w stosunku do początkowej masy. Proces ten przebiega z różną intensywnością u poszczególnych gatunków (Grant et al. 1982, Manning 1982).

Różnice w masie jaj między poszczególnymi populacjami są także wynikiem warunków klimatycznych, sezonowości lęgu, lokalizacji geograficznej (Carey 1996). W odróżnieniu od wymiarów liniowych masa jaja daje najwierniejszą i kompletną, mierzalną charakterystykę. W wydanych fascykułach (www.jozefhordowski.pl) do obliczania masy jaja zastosowano wzór przedstawiany przez Schonwettera (1985). Równania i stałe opracowane przez M. Schonwettera do obliczania grubości skorupy i świeżej masy na podstawie długości i szerokości jaja dobrze współgrają z równaniami wyprowadzonymi przy użyciu komputerów (Rahn i Paganelli 1989, Maurer et al. 2012, Narushin et al. 2022).

Pingwiny z rodzaju *Eudyptes* mają drugie jajo o 15–40% większe od pierwszego, np. pingwin szcztokozuby *Eudyptes sclateri* (Massaro i Davis 2005); u pingwina Adeli *Pygoscelis adeliae* trzecie jajo jest wyraźnie mniejsze (Hordowski 2016).

Równanie, które pozwala obliczyć masę świeżo zniesionych jaj, jest następujące:

$$G = 0,542 \cdot \varphi \cdot A \cdot B^2 + 0,50 \cdot g,$$

gdzie: A – długość jaja, B – szerokość jaja, – współczynnik φ (wyjaśnienia w innym podrozdziale), g – masa skorupki. Masę jaj mierzy się w gramach z dokładnością do 0,01 g.

OBJĘTOŚĆ JAJA (V)

Objętość jaja stanowi dla biologa bardzo istotny element poznawczy. W związku z tym od wielu lat prowadzono prace nad nieinwazyjnym sposobem określenia wielkości tego parametru, czyli nad podaniem uniwersalnego równania, które wiązałoby objętość z wymiarami liniowymi jaja. Powstało ich co najmniej kilkanaście, jednakże wszystkie obarczone są kilkuprocentowym błędem oceny, który wynika

ze zmienności kształtów jaj (np. Bergtold 1929, Westerskov 1950, Coulsen 1963, Paganelli et al. 1974, Preston 1974). We współczesnej literaturze najczęściej wykorzystywany jest wzór Hoyta (1979), dla którego błąd wynosi do 4%.

W niniejszej pracy do obliczania objętości jaja zastosowano wzór przedstawiony przez Schonwettera (1985) $V = 0,524 \cdot \varphi \cdot A \cdot B^2$, gdzie – współczynnik φ (wyjaśnienie w osobnym podrozdziale), A – długość jaja, B – szerokość jaja.

W latach 1971–2002 objętość jaj gąsiorka *Lanius collurio* znacznie się zmniejszyła, ptaki przylatywały na miejsce lęgowe znacznie wcześniej, a data przylotu określa i datę złożenia pierwszego jaja. Zmniejszanie się wielkości jaj może być konsekwencją wielu czynników, w tym zmian temperatury, tj. globalnych zmian klimatycznych (Tryjanowski et al. 2004). Również u mewy lodowej *Larus glaucescens* w ciągu 108 lat (1902–2009) rozmiar jaj zmniejszył się o 5%, co tłumaczy się pogorszeniem warunków pokarmowych związanym z raptownym zmniejszeniem się populacji śledzi na pobliskich akwenach (Blight 2011).

Kolejne jaja w zniesieniu mają coraz większą objętość u biegusa małego *Calidris temminckii* (Vaisanen et al. 1972), łyski *Fulica atra* (Horsfall 1984) i błotniaka stawowego *Circus aeruginosus* (Simmons 1994). Objętość jaj z lęgów na terenie parku miejskiego w Łodzi była średnio o 5% większa niż jaj z gniazd na terenie przyległych lasów i to w każdym roku badań (odpowiednio – średnia objętość: 1,181 cm³ oraz 1,124 cm³ (Bańbura et al. 2018).

ZMIENNOŚĆ WYMIARÓW JAJ

Na wymiary i masę jaja może wpływać wiele czynników środowiskowych, takich jak warunki pogodowe (Väisänen 1977, Ojanen 1983), dostępność wapnia (Bańbura et al. 2010), data zniesienia (Bancroft 1984), kolejność składania jaj (Orłowski et al. 2016) oraz masa ciała i wiek samicy (Desrochers i Magrath 1993, Nager i Zandt 1994). Co więcej, wymiary jaj mogą się znacznie różnić zarówno w obrębie lęgów, jak i pomiędzy nimi, a także w obrębie lat i pomiędzy nimi (Riehl 2010, Stępniewski et al. 2021).

Zmniejszanie się masy i objętości kolejnych jaj zniesienia stwierdzono u wielu gatunków ptaków. W badanych w Rosji populacji mewy siwej *Larus canus* stwierdzono to w 68%, u gołębia skalnego *Columba livia* w 70%, zaś u gawrona *Corvus frugilegus* nawet w 85%; zawartość żółtka 65% u mewy siwej, 86% u gołębia i 70% u gawrona (Bolotnikov et al. 1985).

Niekorzystne warunki atmosferyczne w Europie Środkowej, panujące w czasie składania jaj, prawie zawsze zmieniają ich parametry, np. w ciepłym roku 1976 pierwsze jaja mewy siwej *Larus canus* miały średnio 54,8 cm³, zaś ostatnie 53,33 cm³. Ale w roku następnym, znacznie chłodniejszym i z opadami śniegu pierwsze jaja miały 53,34 cm³, a ostatnie były już znacznie mniejsze – 50,18 cm³; u gawrona *Corvus frugilegus* analogicznie – w 1976 – pierwsze jajo 15,66 cm³, ostatnie 14,23 cm³, a w 1977 – pierwsze 15,63 cm³, ostatnie 13,33 cm³. Ponadto u gawrona w lęgach powtórnych jaja są nieco większe niż w zniesieniach podstawowych (Bolotnikov et al. 1985).

Zmienność wymiarów jaj wynika zarówno z uwarunkowań genetycznych, jak i z wpływu warunków środowiska (Bańbura i Zieliński 1998). U gąsiorka *Lanius collurio* w środkowowschodniej Polsce pogoda była istotniejsza na powtarzalność wymiarów jaj niż jakość terytorium (Tryjanowski et al. 2004, Goławski i Mitrus 2018). Jarvinen i Ylimaunu (1986) podali, że u niektórych gatunków wewnątrzlęgowa zmienność rozmiarów jaj nie ma jakiegokolwiek znaczenia strategicznego, a jest wynikiem wpływu, jaki wywierają na samice – wielkość zasobów środowiska oraz pogoda, np. u czajki *Vanellus vanellus* (Chamberlain i Crick 2003, Brandsma et al. 2017).

U części gatunków występują dwie podstawowe strategie lęgowe związane z kształtowaniem zdolności piskląt do konkurencji (Slagsvold et al. 1984, Bańbura 1996):

- strategia redukcji lęgu – ostatnie jajo w zniesieniu jest najmniejsze, np. u czapli białej *Ardea alba* lub ślepowrona *Nycticorax nycticorax* (Custer i Frederick 1990),

- strategia przetrwania lęgu – ostatnie jajo w zniesieniu jest stosunkowo duże.

W populacji mewy siwej *Larus canus* znad środkowej Wisły nie zaobserwowano istotnych różnic w rozmiarze pierwszych dwu jaj w zniesieniu, zaś trzecie jajo w kolejności – było jajem istotnie mniejszym od wcześniejszych (Różycki 2014).

U muchołówki białoszyjej *Ficedula albicollis* z Gotlandii masa jaj wzrastała w miarę kolejności znoszenia, a średnia masa jaja była dodatnio skorelowana z wielkością ciała samic, a ujemnie z wielkością ciała samców (Cichoń 1997). W przypadku czajki *Vanellus vanellus*, stwierdzono, że szerokość, długość, objętość i wskaźnik kształtu jaj zmienia się w zależności od długości i szerokości geograficznej (Chylarecki et al. 1997). U bączka *Ixobrychus minutus* wykazano, że objętość jaja znacznie wzrastała wraz ze wzrostem szerokości geograficznej i była dodatnio skorelowana z wielkością lęgu (Stępniewski et al. 2021).

OBWÓD DUŻY (U) I MAŁY JAJA (u)

Pomiary obwodu jaja mają tylko znaczenie teoretyczne. Obliczanie małego obwodu jest proste, przedstawia go równanie: $u = B \cdot \pi$.

Duży obwód ze względu na mnogość kształtów jest znacznie trudniejszy w ujęciu matematycznym. Schonwetter (1985) proponuje wzór

$U = (A + B) \pi/2 \cdot \chi$, gdzie $\chi = 1 + \frac{1}{4} (k-1/k+1)^2$ dla χ stworzył tabelę ułatwiającą obliczenia; współczynnik $k = A/B$. Stały błąd w ocenie wynosi 0,5–1,5%, zwykle 1%, zwłaszcza dla jaj wrzecionowatych i walcowatych.



Kukułka *Cuculus canorus* – jako pasożyt lęgowy pliszki siwej *Motacilla alba* (©Cezary Korkosz, Cezarykorkosz.pl)



Rybitwa rzeczna *Sterna hirundo* – jedno jajo jest karłowe (©Andrzej Bokotey)

POWIERZCHNIA JAJA (O)

Empiryczne ustalenie powierzchni jaja wymaga wykonania pracochłonnych odrysów lub, prościej odpowiednich programów komputerowych. Równie rzetelne wyniki uzyskuje się przy zastosowaniu odpowiednich równań uwzględniających kształt jaja.

Schonwetter (1985) zaproponował skomplikowaną funkcję, uwzględniającą ściśle kształt jaja:

$O = B^2 K^* c$, gdzie B – szerokość jaja, K – współczynnik kształtu K, współczynnik c (wyjaśnienie w poprzednich podrozdziałach) (Maurer et al. 2010).

Współczynnik K oblicza się następująco:

$K = 3,14159 + (k-1) \cdot 2,228$, gdzie k – wskaźnik kształtu jaja $k = A/B$.

STOSUNEK MASY JAJA DO MASY SAMICY (RG)

Pojęcie stosunku masy jaja do masy samicy (RG, w %) wprowadził Heinroth (1922). Przez ten termin rozumie się stosunek masy jaja do przeciętnej masy samicy w okresie lęgowym: $RG = G_{\text{jaja}} / G_{\text{samicy}}$. Wartość RG wynosi według Schonwettera (1985) od 1,3% u pingwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri* do 27,8% biegusa karłowatego *Calidris minutilla*. Raniuszek *Aegithalos caudatus* i strzyżyk *Troglodytes troglodytes*, należące do naszych najmniejszych ptaków, znoszą stosunkowo duże jaja, RG wynosi odpowiednio 11 i 16%, zaś pełny lęg ma ciężar odpowiednio około 110% i 94%. U największych ptaków, np. u dropia

Otis tarda stosunek wynosi odpowiednio – 2,4% masy samicy i 4,9% do masy lęgu, u łabędzia niemego *Cygnus olor* odpowiednio 3,9% i 22,9%, bielika *Haliaeetus albicilla* 2,8% i 5,6%.

Heinroth (1922) podaje ciekawy przykład inwestowania w jaja ptaków siewkowych. Samica brodziec piskliwego *Actitis hypoleucos* ma masę około 48 g, a znosi jaja o masie 12,5 g, czyli 26% masy ciała matki, zaś pełny lęg złożony z 4 jaj – 107%. Inaczej u mandarynki *Aix galericulata* samica osiąga masę około 500 g, zaś jajo około 50 g. Jednakże lęg u brodziec piskliwego *Actitis hypoleucos* bywa skompletowany w ciągu 4 dni, zaś u mandarynki w ciągu 12 dni (120% masy samicy).

Masa jaja strusia *Struthio camelus* stanowi tylko 1,7% masy dorosłej samicy strusia, podczas gdy u strzyżyka *Troglodytes troglodytes* – 13% masy samicy. Kiwi plamisty *Apteryx haastii* z Nowej Zelandii składa największe jajo, którego masa stanowi 25% masy ciała samicy, dlatego samice z reguły składają tylko jedno jajo w sezonie rozrodczym, tylko sporadycznie do 3 jaj. Niewielkie jaja w stosunku do masy ciała znoszą ptaki pasożytnicze, np. rodzima kukułka *Cuculus canorus* znosi jaja, których masa stanowi 2,9% masy samicy. Być może znoszenie większej liczby mniejszych jaj umożliwia kukułkom złożenie większej liczby jaj w sezonie, co zwiększa prawdopodobieństwo, że niektóre z młodych wyklują się i przeżyją.

Generalnie masa jaja maleje, gdy rośnie masa samicy. Gatunki o dłuższym rozwoju embrionalnym posiadają większe jaja (Schonwetter 1985). Makatsch (1957) stwierdził, że gniazdowniki mają przeciętnie mniejsze jaja niż zagniazdowniki $RG_{\text{zagniazdownik}} = 11,3\%$, $RG_{\text{gniazdownik}} = 6,9\%$.



Kiwi północny *Apteryx mantelli* – zdjęcia rentgenowskie szkieletu z wrysowanym jajem (©Abourachid et al. 2019)



Tokujący piskliwiec *Actitis hypoleucos*; pełny lęg złożony z 4 jaj stanowi około 107% masy samicy (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

STOSUNEK MASY SKORUPKI DO MASY JAJA (R_G)

Zależność tę oddaje wskaźnik obliczany ze wzoru $R_g = 100 \cdot g/G$.

Wskaźnik R_g oddaje procentowy stosunek ciężaru suchej skorupki jaja do masy świeżo zniesionego jaja. Wskaźnik R_g zmienia się w zakresie od 4% u kolibrów do prawie 30% u mamutaka *Aepyornis maximus* i gatunków z rodzaju frankolinów *Francolinus*. Schonwetter (1985) analizując ponad 9000 różnych gatunków i podgatunków ptaków ustalił jego przeciętną wartość na $R_g = 8\%$.

STOSUNEK MASY ŁĘGU DO MASY SAMICY (R_W)

Zależność tę oddaje wskaźnik obliczany ze wzoru $R_w = 100 \cdot G_L / \text{masa samicy}$ (G_L = masa całego łęgu).

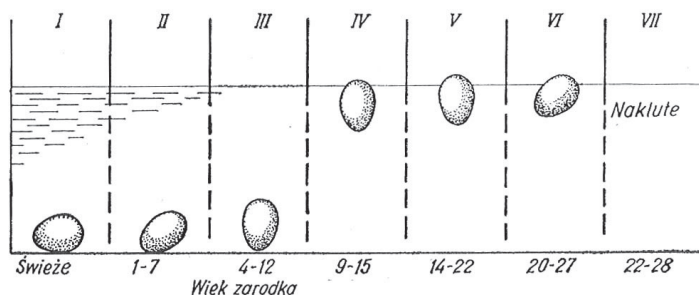
Stosunek masy łęgu do ciężaru samicy jest najniższy u dużych ptaków znoszących 1–3 jaja, np. u pingwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri* zniesienie ma ciężar jedynie 1,3% masy samicy. Niskie wartości stwierdzono m.in. u sępów, orłosepą *Gypaetus barbatus* – do 4,4%. Najwyższe zanotowano u mysikrólika *Regulus regulus* ponad 150% i kropiatki *Porzana porzana* około 150%. Wartość R_w 8–12% masy stwierdzono u nurów, żurawi i alk; u kuropatwy *Perdix perdix* – 55%; u przepiórki *Coturnix coturnix* – 88%; sikor – 80–100%, a u derkacza *Crex crex* – 91%.

ZMIANY FIZYKOCHEMICZNE TREŚCI JAJA W PROCESIE STARZENIA

Podstawowym wyznacznikiem zmian fizykochemicznych są ubytki i dyfuzja wody oraz gazów w treści jaja.

W zależności od temperatury i wilgotności względnej tempo dyfuzji jest zróżnicowane. W pierwszej kolejności następuje ubytek wody z białka przez przepuszczalne błony podskorupowe na drodze parowania przez pory w skorupie. Ponadto woda z białka może dyfundować przez błonę witelinową do żółtka, powiększając jego objętość. Przy wyższych temperaturach i niższych wilgotnościach tempo procesu jest większe. Konsekwencją ruchu wody i gazów w treści jaja są następujące zmiany (Trziszka 2000): zmniejszenie objętości białka, a przez to powiększenie się komory powietrznej; zwiększenie objętości żółtka (im jajo starsze, tym żółtko większe); zmiana podstawowego składu białka i żółtka, tj. zmniejszenie zawartości wody w białku do 83%, a wzrost w żółtku – do 54%. Z białka jaja uwalnia się po dysocjacji kwasu węglowego rozpuszczony dwutlenek węgla. Następstwem tego procesu jest alkalizacja białka jaja, objawiająca się wzrostem pH z 8,2 do 9,0, i dalej do 9,5 przy zaawansowanym procesie starzenia. Efektem zaniku interakcji lizozymu i owomucyny jest uwalnianie lizozymu i rozrzedzenie się białka.

W procesie starzenia osłabieniu ulega błona witelinowa, a to w wyniku utraty warstwy zewnętrznej. Uwzględniając fakt dyfuzji wody z białka do żółtka z jednoczesnym powiększe-



Ocena wieku zarodków rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* (Hays i LeCroy 1971; po prawej) – objaśnienia: a. 1–2 dzień inkubacji, b. 3–4 dzień, c. 5–6 dzień, d. 7–8 dzień, e. 9–10 dzień, f. 11–12 dzień, g. 13–14 dzień, h. 15–16 dzień, i. o 17–18 dzień) oraz krzyżówki *Anas platyrhynchos* (Majewski 1980) (po lewej – objaśnienia: I. jajo leży poziomo – jajo świeże, II. jajo leży na dnie, tępy koniec lekko uniesiony 1–7 dzień, III. jajo stoi na dnie pionowo – 4–12 dzień, IV – jajo unosi się pionowo na powierzchni lekko wynurzone 9–15 dzień, V. jajo unosi się pionowo na powierzchni silnie wynurzone 14–22 dzień, VI. jajo unosi się na powierzchni silnie pochylone – 20–27 dzień, VII. jajo naklute 22–28 dzień)

niem się jego objętości, a także degradację ze-wnętrzną warstwy błony witelinowej, co osłabia jej strukturę, następuje samoistne pęknięcie tej błony, co można zaobserwować w jajach starych (Trziszka 2000).

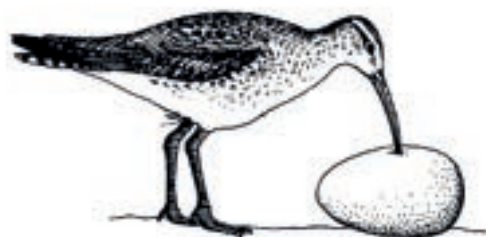
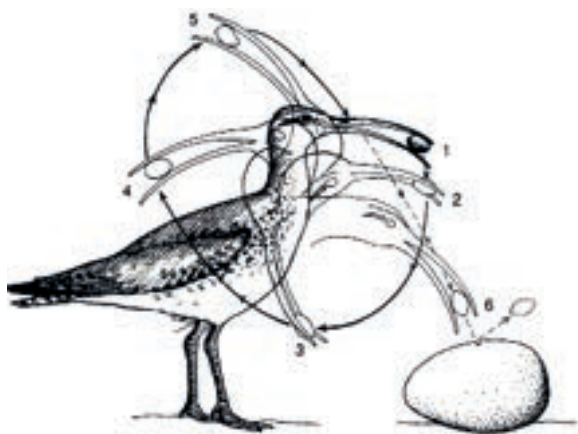
Chromatografia gazowa i spektrometria masowa związków lotnych emitowanych z jaj przepiórki japońskiej *Coturnix japonica* wykazuje, że istnieją wyraźne różnice w zapachu poszczególnych jaj. Udział różnych związków lotnych przyczynia się do tego, że każde jajo ma właściwy sobie zapach, co daje różnice pomiędzy jajami zapłodnionymi i niezapłodnionymi, a także między jajami zawierającymi embriony męskie i żeńskie (Webster et al. 2015). Różnice te pojawiają się w połowie okresu wysiadywania, a więc znacznie wcześniej niż słychać głosy dochodzące z wnętrza jaja. Nie jest jasne, czy rodzice mogą wykryć te zapachy, a reakcje rodziców na zmienność zapachu jaj nie zostały jeszcze poznane.

ZMNIEJSZANIE SIĘ GRUBOŚCI SKORUPKI W WYNIKU CHEMICZNEGO SKAŻENIA ŚRODOWISKA

Obecnie do wszechobecnych środków chemicznych należą DDE¹ oraz PCB². W wyniku powszechnego ich stosowania ptaki znosiły jaja o coraz cieńszych, lżejszych skorupkach, które były zgniatane przez wysiadujące ptaki. Pierwsze informacje o tym zjawisku podał Ratcliffe (1967, 1970) badając jaja ptaków szponiastych. Porównując skorupki trzech gatunków ptaków stwierdził, że w porównaniu do jaj z roku 1946 skorupki jaj sokołów wędrownych *Falco peregrinus* były o 19% lżejsze, krogulców *Accipiter nisus* o 24%, zaś orłów przednich *Aquila chry-*

¹DDE – DDT (dichlorodifenylotrichloroetan). Wykorzystywany był powszechnie od początku lat 40. do początku lat 60. XX w. Ówczesnie wydawał się idealnym środkiem do ochrony roślin, w latach 60. XX w. stosowany na całym świecie w ogromnych ilościach. Jest bardzo trwałym związkiem, w glebie ulega rozkładowi dopiero po kilkunastu latach i ma zdolność kumulowania się we wszystkich organizmach żywych. W krajach rozwiniętych wycofany został do połowy lat 70. XX w. W Afryce stosowany jest do dzisiaj w zwalczaniu malarii.

²PCB – polichlorowane bifenyle, ogólna nazwa organicznych związków chemicznych, pochodnych bifenylu. Stwierdzono, że w środowisku naturalnym rozkładają się bardzo powoli powodując bardzo trudne do usunięcia skażenia gleby i wody. Powodują one nowotwory i wiele innych chorób. Stosowanie tych związków zostało zabronione od 1977 w Stanach Zjednoczonych. W Polsce i Unii Europejskiej stosowanie tych związków jest legalne, aczkolwiek ściśle ograniczone.



Kulik alaskański *Numenius tahitiensis* używający kamienia do rozbijania jaja albatrosa, którego zawartość następnie zjada (Marks i Hall 1992).

saetos o 8% cieńsze. Wyniki te zostały wkrótce poparte przez rezultaty badań uzyskanych przez ornitologów brytyjskich (Hickley i Anderson 1968), którzy powiązali zmniejszenie się grubości skorupki u sokołów wędrownych *Falco peregrinus*, rybołówów *Pandion haliaetus* i orłów z wprowadzeniem w rolnictwie, na masową skalę pestycydów. Po zaprzestaniu używania DDT skorupki jaj krogulca z Wysp Brytyjskich ponownie stały się grubsze (Newton 1986). Badania eksperymentalne prowadzone na ptakach hodowlanych doprowadziły jednak do nieco innych wniosków. Mianowicie, to nie DDT, ale jeden z jego metabolitów DDE, działa jako inhibitor anhydrozy węglanowej (Peakall 1970). Proces ten powoduje zaburzenie gospodarki wapniem i spadek grubości skorupki, jak również zmiany w jego mikrostrukturze (Cooke 1975). Jaja bielików *Haliaeetus albicilla* z Niemiec były w okresie stosowania DDT o 18% cieńsze niż jaja z muzeów, najcieńsze notowano w latach 1968–1975. Od tamtego czasu grubość ich stopniowo wzrastała (Oehme 1987, 1990). Podsumowanie wcześniejszych badań podał Newton (1990). U ptaków wodnych cieńsze skorupki o 7,1–12,3% w stosunku do okresu przed stosowaniem DDT stwierdzono u amerykańskich populacji ślepowrona *Nycticorax nycticorax* (Ohlendorf et al. 1978).



Albatros ciemnonolicy *Phoebastria immutabilis*. Tylko na tym zdjęciu widać około 7000 jaj (Cott 1953).

W przypadku małych ptaków, jak również innych ptaków szponiastych nie wykazano negatywnego oddziaływania. Stwierdzono, że w przypadku kosa *Turdus merula* i śpiewka *T. philomelos* już od roku 1850, czyli na wiele lat przed stosowaniem DDT, skorupki stawały się systematycznie coraz cieńsze (o 5–10%), (Green 1998). Przyczyną zmniejszania się grubości skorupki być może są mechanizmy wywołane industrializacją. Prowadzona w Polsce analiza treści jaj myszółowa *Buteo buteo* wykazała, że zawartości pięciu pestycydów chloroorganicznych mieszczą się w granicach wartości podawanych z Europy i że pestycydy te nie mają wpływu na sukces rozrodczy (Keller et al. 1983). Ciekawe wyniki uzyskano prowadząc badania nad kondorem kalifornijskim *Gymnogyps californianus*, u którego w latach 60. XX w. stwierdzono jaja z bardzo cienką skorupką, znacznie cieńszą niż w okresie przed stosowaniem DDT (średnio spadek grubości o 16,7%, ekstremalnie – 30%). Niemniej nie zaobserwowano u tego gatunku żadnej korelacji między grubością skorupki jaja a sukcesem lęgowym; co więcej, samice znoszące najcieńsze jaja wyprowadzały największą liczbę młodych (Snyder i Meretsky 2003).

Znacznie cieńsze skorupki jaj stwierdzono u pelikanów brunatnych *Pelecanus occidentalis* i dzioborogich *P. erythrorhynchos* (Blus et al. 1971, Anderson et al. 1975), populacji głuptaków *Sula bassanus* z Quebecu, kormoranów rogatych *Nannopterum auritum* z Kanady, nurzyków *Uria aalge* (Gress et al. 1971) i innych ptaków morskich (Nisbet 1994).

DDT i produkty jego rozpadu, DDD i DDE, zostały szeroko przetestowane. Badania terenowe wykazały, że narażenie na duże stężenia DDT (212 mg/kg w mózgu, 838 mg/kg w wątrobie) u bielika amerykańskiego *Haliaeetus leucocephalus* powoduje u ptaków drgawki i śmierć (Garcelon i Thomas 1997), a badania te wyko-



Lęg sokoła wędrownego *Falco peregrinus* – gatunku bardzo wrażliwego na użycie środków chemicznych (©Józef Hordowski)

rzystano do określenia progowej wartości DDE w jajach – 8 mg/kg świeżej masy.

W niektórych krajach Afryki DDT jest w dalszym ciągu legalnie stosowane do zwalczania malarii. Jego powszechne stosowanie w Republice Południowej Afryki doprowadziło do wysokiego skażenia środowiska na rozległych obszarach. Wysokie stężenia DDT było prawdopodobnie odpowiedzialne za brak kolonialnie gniazdujących ptaków wodnych w dolinie rzeki Limpopo oraz w prowincji KwaZulu-Natal (Bouwman et al. 2019). Najcieńsza skorupka jaja pelikana brunatnego *Pelecanus occidentalis* (0,40 mm) miała najwyższe stężenie DDT; zaś najgrubsza (0,96 mm) miała najniższe stężenie – różnica

wynosiła aż 58%, co skutkuje znacznie niższym sukcesem reprodukcyjnym. W miejscach gdzie zanieczyszczenie było najwyższe, praktycznie nie notowano sukcesu lęgowego.

Badane jaj bocianów czarnych *Ciconia nigra* z Estonii wykazało, że miały one wysokie stężenie DDT w skorupkach. Ponieważ brak lokalnych źródeł skażenia, a także nie stwierdzono wysokich poziomów zanieczyszczeń u innych gatunków wrażliwych na te związki – sugeruje to, że bociany czarne ulegają skażeniu podczas wędrówki i na zimowiskach, najprawdopodobniej w Afryce Wschodniej (Strazds et al. 2015). Możliwość „importu zanieczyszczeń” z zimowisk została stwierdzona w odniesieniu do co najmniej jednego gatunku – krogulca *Accipiter nisus* (Jagannath et al. 2008).

Samice pobierają część wapnia potrzebnego do produkcji skorupki jaj z własnych tkanek kostnych, a uzupełniają to przez spożycie wapnia kości, skorupy ślimaków (Bures i Weidinger 2003, Tilgar et al. 2005). W ostatnich latach pojawił się problem zakwaszania środowiska, w wyniku opadów tzw. kwaśnych deszczy co ogranicza pulę takiego egzogenego wapnia. Spadek liczebności ślimaków lądowych powodował niekiedy niższą liczbę jaj w lęgu u ptaków leśnych. Eksperymentalne dodawanie wapnia powoduje wzrost liczby jaj w zniesieniu, zwiększenie objętości i grubości skorupy jaja oraz polepsza stan zdrowotny piskląt (Mand et al. 2000, Reynolds et al. 2004). Badania prowadzone w Stanach Zjednoczonych



Sieweczka obrożna *Charadrius hiaticula* (©Piotr Świętochowski)



Kowalik *Sitta europaea* (©Josefine Stenudd/Flickr.com)

nad lasówką granatową *Setophaga caerulescens* oraz w Wielkiej Brytanii nad modraszką *Cyanistes caeruleus* nie dały przekonujących dowodów o ich wpływie na właściwości skorupki (Ramsay i Houston 1999, Taliaferro et al. 2001).

OCENA WIEKU ZARODKA W JAJU

Diagnozowanie stadium inkubacji jaj pozwala na określenie momentu, kiedy samica złożyła pierwsze jajo, a przede wszystkim terminu klucia piskląt. Rozpowszechniły się dwie główne metody:

- prześwietlenie jaj za pomocą światła słonecznego w specjalnych tubach,
- zanurzenie jaj w wodzie.

Druga metoda jest znacznie łatwiejsza do zastosowania w warunkach terenowych, np. dla grupy ptaków wodno-błotnych. Opracowano schematy dla wielu gatunków, np. dla krzyżówki *Anas platyrhynchos* (Majewski 1980, 1986), łabędzi niemych *Cygnus olor* (Nedzinskas 1972), czy łyski *Fulica atra*. Metoda polega na włożeniu jednego lub kilku jaj do przezroczystego naczynia (np. słoika) wypełnionego wodą.

W przypadku braku naczynia można ocenić fazę wysiadki wkładając jaja do wody w bezpośrednim sąsiedztwie gniazda, na otwartej dłoni. Zależnie od wieku zarodka jajo tonie lub unosi się na powierzchni wody i przyjmuje przy tym charakterystyczne pozycje.

DRAPIEŻNICTWO JAJ

Powszechnie funkcje koloru jaja, zwłaszcza ubarwienie kryptyczne, wiąże się z uczynieniem gniazda „niewidzialnym” dla drapieżnika (O'Connor 1985). Nie można jednak pominąć innych ważnych funkcji, takich jak termoregulacja, wymiana gazowa, ochrona przed promieniowaniem słonecznym (Underwood i Sealy 2002). W krajobrazie leśnym jaja z intensywnym brązowym plamkowaniem mają większe szanse na przetrwanie, zaś w krajobrazie rolniczym jaja z brązowym tłem, bo takiej barwy jest ziemia (Castilla et al. 2007). Niektóre drapieżniki i gryzonie działają nioselektywnie i zjadają każde jajo, niezależnie od ubarwienia.

Składanie jaj między kamieniami, jak i przynoszenie kamienie przez niektóre ptaki jest uwa-



Nietypowe kształty i ubarwienie jaj mewy śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* – na dole po prawej jajo albinotyczne (©Józef Hordowski)

żane za przystosowanie przed drapieżnictwem. Jednakże niektóre badania wskazują, że przynoszenie jasnych (białych) kamieni do gniazda zwiększa niebezpieczeństwo wykrycia gniazda, a ptaki jak dowodzą eksperymenty przynoszą białe kamienie, bowiem odbijają one promienie słoneczne i chronią jaja przed przegrzaniem, np. tak robi sieweczka błada *Charadrius melodus* (Mayer et al. 2009).

W przeszłości zbierano bardzo dużo jaj niektórych ptaków na potrzeby konsumpcji, stąd oolodzy mogli gromadzić duże próbki bardzo rzadkich jaj. Najbardziej znanym przykładem jest nurzyk podbelały *Uria aalge*, którego jaja o niezwykle zmiennym kolorze zbierano w dziesiątkach tysięcy rocznie, zwłaszcza na cyplu Flamborough w północno-wschodniej Anglii. Początkowo jaja te zbierano w celach kulinarnych, ale wraz ze wzrostem popularności oologii w XIX w. nabywali je również kolekcjonerzy, którzy byli gotowi zapłacić wysoką cenę za okazy o nietypowym kolorze (Nelson 1907). Rzeczywiście, większość jaj nurzyków znajdujących się obecnie w muzeach, to głównie jaja nietypowe (Birkhead 2016).

Innym europejskim gatunkiem ptaków, którego jaja były masowo pozyskiwane, była czajka *Vanellus vanellus* (Shrubb 2007). W latach 1700–1900 w Wielkiej Brytanii, Holandii i niektórych innych krajach istniał ogromny handel jajami czajki (Shrubb 2007). Na przykład szacuje się, że w latach 90. XIX stulecia z Fryzji w Holandii do Londynu ekspediowano do 800 000 jaj czajki rocznie (Newton 1896). Oprócz zbierania jaj czajki na własne potrzeby, „siewki”, czyli jaja czajki, stały się modne w londyńskich restauracjach, a ich wartość rynkowa pod koniec lat 70. i na początku 80. XIX w. wynosiła 3 lub 4 szylingi za tuzin (równowartość aż około dzisiejszych 17 funtów), a w latach 90. XIX w. – 4 lub 5 szylingów za tuzin (dzisiaj około 32 funty) (Birkhead 2022). Nawet dzisiaj, w XXI stuleciu, we wspomnianej wyżej Fryzji znalezienie pierwszego jajka jest ważnym wydarzeniem towarzyskim i niestety „sport” ten zdobywa coraz więcej zwolenników (<https://www.demoanne.nl/it-leste-aai-rekwiem-foar-in-fugel-1/>).

Cott (1953) wymienia tylko 9 innych gatunków prześladowanych na podobną skalę: pingwin przyłaskowy *Spheniscus demersus*, edredon *Somateria mollissima*, kurka *Gallinula chloropus*, mewa srebrzysta *Larus argentatus* sensu lato, mewa śmieszka *Chroicocephalus ridibundus*, rybitwa popielata *Sterna paradisaea*, rybitwa rzeczna *Sterna hirundo*, nurzyk *Uria aalge* i nurzyk polarny *Uria lomvia*.

LITERATURA

- Abdel-Salam Z.A., Abdou A.M., Harith M.A. 2006. Elemental and ultrastructural analysis of the eggshell: Ca, Mg and Na distribution during embryonic development via LIBS and SEM techniques. *International Journal Poultry Science* 5, 1: 35–42.
- Abourachid A., Castro I., Provini P. 2019. How to walk carrying a huge egg? Trade-offs between locomotion and reproduction explain the special pelvis and leg anatomy in Kiwi (Aves; Apteryx spp.). *Journal Anatomy*, [ff10.1111/joa.13072](https://doi.org/10.1111/joa.13072), [ff10.1111/joa.13072](https://doi.org/10.1111/joa.13072), [ff10.1111/joa.13072](https://doi.org/10.1111/joa.13072).
- Anderson D.W., Jehl J.R., Risebrough R.W., Woods L.A., Weese L.R., Edgecomb W.G. 1975. Brown pelicans: improved reproduction off the Southern California coast. *Science* 190: 806–808.
- Ar A., Rahn H. 1978. Interdependence of gas conductance, incubation length and weight of the avian egg. [w:] J. Piiper (ed.) *Respiratory function in birds, adult and embryonic*. Springer-Verlag, Berlin, ss. 227–236.
- Ar A., Rahn D.H. 1980. Pore in avian eggshells: gas conductance, gas exchange and embryonic growth rate. *Resp. Physiol.* 61: 1–20.
- Ar A., Paganelli C.V., Reeves R.B., Greene D.G., Rahn D.H. 1974. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness and functional pore area. *Condor* 76: 153–158.
- Astheimer L.B., Grau C.R. 1990. A comparison of yolk growth rates in seabird eggs. *Ibis* 132: 380–394.
- Bain M.M. 1991. A reinterpretation of eggshell strength. [w:] Solomon S.E. (ed.) *Egg and eggshell quality*. Wolfe Publishing Limited, London, ss. 131–144.
- Bancroft G.T. 1984. Patterns of variation in size of Boat-tailed Grackle *Quiscalus major* eggs. *Ibis* 126, 4: 496–509.
- Bańbura J. 1996. Zmienność wewnątrzpopulacyjna rozmiarów jaj dymówki *Hirundo rustica*. Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego.
- Bańbura J., Zieliński P. 1998. An analysis of egg-size repeatability in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ardeola* 45: 183–192.
- Bańbura M., Sulikowska-Drozd A., Kaliński A., Skwarska J., Wawrzyniak J., Kruk A., Zieliński P., Bańbura J. 2010. Egg size variation in Blue tits *Cyanistes caeruleus* and Great tits *Parus major* in relation to habitat differences in snail abundance. *Acta Orn.* 45, 2: 121–129.
- Bańbura M., Gładalski M., Kaliński A., Markowski M., Skwarska J., Wawrzyniak J., Zieliński P., Bańbura J. 2018. A consistent long-lasting pattern of spatial variation in egg size and shape in blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Frontiers Zoology* 15: 34.
- Belopolsky L.O. 1957. *Ecology of marine colonial birds of the Barents Sea. Moscow and Leningrad*, Publishing House of the Academy of Sciences of USSR.
- Bergtold W.H. 1929. Egg weight from egg measurements. *Auk* 46: 466–473.
- Beech A-R., Santos M.C., Smith E.B., Berejka B.W., Liu Y., Tsunekage T., Levin I.I. 2022. High within-clutch repeatability of eggshell phenotype in Barn Swallows despite less maculated last-laid eggs. *Ornithology* 139, 4: 1–13.
- Biggins J.D., Montgomerie R., Thompson J.E., Birkhead T.R. 2022. Preston's universal formula for avian egg shape. *Ornithology* 139, 4: [ukac028](https://doi.org/10.1093/ornithology/139.4.000).
- Birkhead T.R. 2016. *The most perfect thing: the inside and outside of a bird's egg*. CSIRO Publishing.
- Birkhead T.H. 2022. As rare as hen's teeth: aberrantly coloured eggs of the northern Lapwing *Vanellus vanellus* and the interface between oology and ornithology. *European Zoological Journal*, 89, 1: 152–166.
- Birkhead T.R., Montgomerie R. 2018. Rare red eggs of the Common Guillemot: birds, biology and people at Bempton, Yorkshire, in the early 1900s. *Archives Natural History* 45: 69–79.
- Birkhead T.R., Thompson J.E., Biggins J.D. 2017. Egg shape in the common guillemot *Uria aalge* and Brunnich's guillemot *U. lomvia*: Not a rolling matter? *J. Orn.* 158: 679–685.
- Birkhead T.R., Thompson J.E., Jackson D., Biggins J.D. 2017. The point of a guillemot's egg. *Ibis* 159: 255–265.
- Birkhead T.R., Thompson J.E., Montgomerie R. 2018. The Pyriform Egg of the Common Murre (*Uria aalge*) is more Stable on Sloping Surfaces. *Auk* 135: 1020–1032.
- Blight L.K. 2011. Egg Production in a Coastal Seabird, the Glaucous-Winged Gull (*Larus glaucescens*), Declines during the Last Century. *PLoS ONE* 6 (7): e22027. doi:10.1371/journal.pone.0022027.

- Blus L.J., Heath R.G., Gish C.D., Belisle A.A., Prouty R.M. 1971. Eggshell thinning in the brown pelican: implication of DDE. *BioScience* 21: 1213–1215.
- Board R.G., Perrott H.R. 1979. The plugged pores of Tinamou (Tinamidae) and Jacana (Jacanidae) eggshells. *Ibis* 121: 469–474.
- Board R.G., Scott V.D. 1980. Porosity of the Avian Eggshell. *Am. Zool.* 20, 2: 339–349.
- Bolotnikov A.M., Surakov A.I., Kamenskij U.N., Dobrinskij L.N. 1985. *Ekologia rannego ontogeneza ptic. AN SSSR, Swierdłowski.*
- Bolton M. 1991. Determinants of chick survival in the lesser black-backed gull: relative contributions of egg size and parental quality. *J. Anim. Ecol.* 60: 949–960.
- Bouwman H., Yohannes Y.B., Nakayama S.M.M., Motohira K., Ishizuka M., Humphries M.S., van der Schyff V., du Preez M., Dinkelmann A., Ikenaka Y. 2019. Evidence of impacts from DDT in pelican, cormorant, stork, and egret eggs from KwaZulu-Natal, South Africa. *Chemosphere* 225: 647–658.
- Bradfield J.R.G. 1951. Radiographic studies on the formation of the hen's egg shell. *J. Exp. Biol.* 28, 2: 125–141.
- Brandsma O.H., Kentie R., Piersma T. 2017. Why did Lapwings *Vanellus vanellus* in managed habitat advance egg laying during a period without warming early springs? *Ardea* 105: 19–26.
- Bridge E.S., Boughton R.K., Aldredge R.A., Harrison T.J.E., Bowman R., Schoech S.J. 2007. Measuring egg size using digital photography: testing Hoyt's method using Florida Scrub-Jay eggs. *Journal Field Ornithology* 78: 109–116.
- Brulez K., Miksik I., Cooney Ch.R., Hauber M.E., Lovell P.G., Maurer G., Portugal S.J., Russell D., Reynolds S.J., Cassey P. 2016. Eggshell pigment composition covaries with phylogeny but not with life history or with nesting ecology traits of British passerines. *Ecol Evol* 6: 1637–1645.
- Bukaciński D., Bukacińska M. 1997. Production of erythristic eggs by the Black-headed Gull in Poland. *Wilson Bulletin* 109, 1: 177–182.
- Bures S., Weidinger K. 2003. Sources and timing of calcium intake during reproduction in flycatchers. *Oecologia* 137: 634–636.
- Burley R.W., Vadhera D.V. 1989. *The Avian Egg: Chemistry and Biology.* New York, J. Wiley.
- Busse P. 1962. Zmienność wielkości, kształtu i ubarwienia jaj w podwarszawskiej populacji mazurek *Passer montanus* (L.). *Not. Orn.* 3: 23–33.
- Busse P. 1967. Zmienność wielkości, kształtu i ubarwienia jaj podwarszawskich populacji sikor: *Parus major* L. i *Parus caeruleus* L. *Not. Orn.* 8: 33–50.
- Carey C. 1996. *Avian Energetics and Nutritional Ecology.* Chapman and Hall, New York.
- Carey C. 2002. Incubation in extreme environments. [w:] *Avian Incubation. Behaviour, Environment, and Evolution* (D.C. Deeming ed.) Oxford University Press, Oxford, ss. 238–253.
- Carey C., Rahn H., Parisi P. 1980. Calories, water, lipid, and yolk in avian eggs. *Condor* 82: 335–343.
- Castilla A.M., Dhondt A.A., Diaz-Uriarte A., Westmoreland D. 2007. Predation in ground nesting birds: an experimental study using natural egg-color variation. *Avian Conservation Ecology* 2 (1): 2 [online].
- Chamberlain D.E., Crick H.Q.P. 2003. Temporal and spatial associations in aspects of reproductive performance of Lapwings *Vanellus vanellus* in the United Kingdom, 1962–99. *Ardea* 91: 183–196.
- Chiba A. 2004. Microscopic structure and distribution of various elements in the eggshell of the black-tailed gull, *Larus crassirostris*, as revealed by scanning and transmission electron microscopy and X-ray compositional microanalysis. *Orn. Sci.* 3: 125–132.
- Chylarecki P., Kuczyński L., Vogrin M., Tryjanowski P. 1997. Geographic Variation in Egg Measurements of the Lapwing (*Vanellus vanellus*). *Acta Orn.* 32, 2: 137–148.
- Cichoń M. 1997. Egg weight variation in Collared Flycatchers *Ficedula albicollis*. *Ornis Fennica* 74: 141–147.
- Cofta T. 2022. Przewodnik do rozpoznawania ptaków w locie. Wróblowe Europy oraz wybrane niewróblowe. Warszawa, Multico.
- Cooke A.S. 1975. Pesticides and eggshell formation. *Symp. Zol. Soc. London* 35: 339–361.
- Cott H.B. 1953. The exploitation of wild birds for their eggs. *Ibis* 95, 3: 409–449, 643–675; 1954, 96, 1: 129–149.
- Coulsen J.C. 1963. Egg size and shape in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. *Proc. Zool. Soc. London* 140: 211–227.
- Cucco M., Grenna M., Malacarne G. 2012. Egg shape in the Grey partridge. *J. Zool.* 287: 186–194.
- Custer T.W., Frederick P.C. 1990. Egg Size and laying order of Snowy Egrets, Great Egrets, and Black-Crowned Night-Herons. *Condor* 92, 3: 772–775.
- Dakhel H.R. 2008. Using eggshell as a filler in elastomeric compounds: effect of incubation period on its performance toward elastomers. *e-Polymers* 140: 1–9.
- Damaziak K., Marzec A. 2022. Analysis of ultrastructure and microstructure of blackbird (*Turdus merula*) and song thrush (*Turdus philomelos*) eggshell by scanning electron microscopy and X-ray computed microtomography. *Scientific Reports* 12: 1–12.
- Deeming D.C. 2002. Functional characteristics of eggs. [w:] Deeming, D.C. (ed.), *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*, ss. 28–42. Oxford University Press.
- Deeming D.C., Reynolds S.J. 2015. *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction.* Oxford University Press, Oxford.
- Dennis J.E., Xiao S-Q., Agarwal M., Fink D.J., Heuer A.H., Caplan A.L. 1996. Microstructure of matrix and mineral components of eggshells from White Leghorn chickens (*Gallus gallus*). *J. Morphol.* 228: 287–306.
- Desrochers A., Magrath R.D. 1993. Age-specific fecundity in European Blackbirds (*Turdus merula*): Individual and population trends. *Auk* 110: 255–263.
- Dietrich F. 1929. Riesen- und Doppel-eier, normale Eier, Spareier und Abnormitäten. *Beitr. Fortpfl. Biol. Vogel* 5: 132–137.
- Dietrich F. 1934. Über Spareier. *Beitr. Fortpfl. Biol. Vogel* 10: 184–187.
- Dobrowolski K., Jabłoński B. 2000. *Ptaki Europy.* PWN, Warszawa.
- Drent R. 1970. Functional aspects of incubation in the Herring Gull. *Behaviour Suppl.* 17: 1–132.
- Duursma D.E., Gallagher R.V., Price J.J., Griffith S.C. 2018. Variation in avian egg shape and nest structure is explained by climatic conditions. *Scientific Reports* 8: 4141.
- Galbraith H. 1988. Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *J. Zool. Lond.* 214: 383–398.
- Garcelon D., Thomas N.J. 1997. DDE Poisoning in an adult Bald Eagle. *J. Wildl. Dis.* 33, 2: 299–303.
- García R.B., Torres M. 2015. Estrategia reproductiva de las aves de los manglares de San Pedro de Vice – Piura. *Indes* 3, 1: 18–32.
- Gilbert A.B. 1971. Egg albumen and its formation. [w:] Bell D.J., Freeman B.M. (eds.), *Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl*, vol. 3: 1291–1329. Academic Press, London, .
- Gill F.B. 2007. *Ornithology*, 3 ed. Freeman, New York.
- Gill F.B., Prum R.O. 2019. *Ornithology*. 4 ed. W. H. Freeman and Company, New York.
- Gładalski M., Wolski G.J., Bańbura M., Kaliński A., Markowski M., Skwarska J., Wawrzyniak J., Bańbura J. 2021. Differences in use of bryophyte species in tit nests between two contrasting habitats: An urban park and a forest. *European Zoological Journal* 88: 807–815.
- Gólawski A., Mitrus C. 2018. Weather conditions influence egg volume repeatability in clutches of the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Zool Stud* 57: 2. doi:10.6620/ZS.2018.57-02.
- Gosler A.G., Higham J.P., Reynolds S.J. 2005. Why are birds' eggs speckled? *Ecology Letters* 8: 1105–1113.
- Gotzman J., Jabłoński B. 1972. *Gniazda naszych ptaków. Państwowe Zakłady Wydawnictw Szkolnych, Warszawa.*
- Grant G.S., Pettit T.N., Rahn H., Whittow G.C., Paganelli C.V. 1982. Water loss from Laysan and Black-footed albatross eggs. *Physiol. Zool.* 55: 405–414.
- Graveland J., Drent R. H. 1997. Calcium availability limits breeding success of passerines on poor soils. *J. Anim. Ecol.* 66: 279–288.
- Green R.E. 1998. Long-term decline in the thickness of eggshells of thrushes, *Turdus* spp., in Britain. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 679–684.
- Grellet-Tinner G., Dyke G.J. 2005. The eggshell of the Eocene bird *Lithornis*. *Acta Palaeontologica Polonica* 50, 4: 831–835.
- Gómez J., Gordo O., Minias P. 2021. Rozpoznawanie jaj: znaczenie ilościowego określania wielu powtarzalnych cech jako sygnałów identyfikacji wizualnej. *PLoS ONE* 16(3): e0248021. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248021>
- Gómez J., Liñán-Cembrano G. 2017. SpotEgg: An image-processing tool for automatized analysis of colouration and spottiness. *J. Avian Biology* 48, 4: 502–512.

- Gress F., Risbrough R.W., Sibley F.C. 1971. Shell thinning in eggs of the common murre, *Uria aalge*, from the Farallon Islands, California. *Condor* 73, 3: 368–369.
- Hamchand R., Hanley D., Prum R.O., Brückner Ch. 2020. Expanding the eggshell colour gamut: uroerythrin and bilirubin from tinamou (Tinamidae) eggshells. *Scientific Reports*, 10:11264.
- Hanley D., Grim T., Igic B., Samas P., Lopez A.V., Shawkey M.D., Hauber M.E. 2017. Egg discrimination along a gradient of natural variation in eggshell coloration. *Proc. R. Soc. B* 284, 20162592.
- Hartert E. 1910. On the eggs of the Paradiseidae. *Novitates Zoologicae* 17: 484–491.
- Harvey W. 1651. *Exercitationes de generatione animalium*. Apud Ioannem Ravesteynium, Amsterdam.
- Hays H., LeCroy M. 1971. Field Criteria for Determining Incubation Stage in Eggs of the Common Tern. *Willson Bull.* 83, 4: 425–429.
- Heinroth O. 1922. Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *J. Orn.* 70: 172–285.
- Hickley J.J., Anderson D.W. 1968. Chlorinated hydrocarbons and eggshell changes in raptorial and fish-eating birds. *Science* 162: 271–273.
- Hipfner J.M., Gaston A.J., Gilchrist H.G. 2005. Variation in egg size and laying date in thick-billed murre populations breeding in the low Arctic and high Arctic. *Condor* 107: 657–664.
- Honza M., Procházka P., Stokke B.G., Moksnes A., Roskaft E., Capek M., Mrlík V. 2004. Are blackcaps current winners in the evolutionary struggle against the common cuckoo? *J. Ethol.* 22: 175–180.
- Hordowski J. 2016. Oomorphological characteristics of the birds of King George Island. South Shetland Islands (Antarctic). *Kosienice*.
- Hordowski J. 2017. Gniazda i legi ptaków Polski. Perkozy Podicipedidae. Faszkuł 1, Kosienice, nakładem autora.
- Hordowski J. 2017. Gniazda i legi ptaków Polski. Pustynnik, kukulka, dropie, nur czarnoszyi, bociany, rybołów. Faszkuł 2, nakładem autora, Kosienice.
- Hordowski J. 2018. Gniazda i legi ptaków Polski. Kaczkowate Anatidae. Faszkuł 3, Kosienice.
- Hordowski J. 2018. Gniazda i legi ptaków Polski. Kaczkowate Anatidae, część II. Faszkuł 4, Kosienice.
- Hordowski J. 2019. Gniazda i legi ptaków Polski. Ptaki szponiaste i sokoły Accipitriformes, Falconiformes. Faszkuł 5, Kosienice.
- Hordowski J. 2021. Gniazda i legi ptaków Polski. Czaplowate, kormorany, Zurawiove Ardeidae, Phalacrocoracidae, Gruiformes. Faszkuł 6, nakładem autora, Kosienice.
- Horsfall J.A. 1984. Food supply and egg mass variation in the European Coot. *Ecology* 65: 89–95.
- Hoyt D.F. 1979 Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96: 73–79.
- Hoyt D.F., Board R.G., Rahn H., Paganelli C.V. 1979. The eggs of the Anatidae: conductance, pore structure, and metabolism. *Physiol. Zool.* 52: 438–450.
- Hume R., Still R., Swash A., Harrop H. 2023. *Ptaki Europy*. Przewodnik do rozpoznawania. Warszawa, Multico.
- Huxley J.S. 1927. On the relation between egg weight and body weight in birds. *J. Linnean Soc. London* 36: 457–466.
- Ingold P. 1980. Anpassungen der Eier und des Brutverhaltens von Trottellummen (*Uria aalge* Pont.) an das Bruten auf Felssimsen. *Zeitschrift Tierpsychologie* 53: 341–388.
- Jackson D., Thompson J.E., Hemmings N., Birkhead T.R. 2018. Common guillemot (*Uria aalge*) eggs are not self-cleaning. *Journal Experimental Biology*, 221, jeb188466. doi:10.1242/jeb.188466.
- Jagannath A., Shore R.F., Walker L.A., Ferns P.N., Gosler A.G. 2008. Eggshell pigmentation indicates pesticide contamination. *J. Appl. Ecol.* 45: 133–140.
- Jarvinen A., Ylimaunu J. 1986. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions. *Auk* 103: 235–237.
- Jerzak L., Bocheński M., Kuczyński L., Tryjanowski P. 2000. Repetability of size and shape of eggs in the Urban Magpie *Pica pica* (Passeriformes: Corvidae) population. *Acta Zool. Cracov.* 43: 165–169.
- Jia C.X., Sun Y.H., Swenson J.E. 2010. Unusual incubation behavior and embryonic tolerance of hypothermia by the blood pheasant (*Ithaginis cruentus*). *Auk* 127: 926–931.
- Johnson E.W., McRae S.B. 2022. Interclutch variability in egg characteristics in two species of rail: Is maternal identity encoded in eggshell patterns? *PLoS ONE* 17(1): e0261868. doi.org/10.1371/journal.pone.0261868.
- Jonsson L. 1998. *Ptaki Europy i obszaru śródziemnomorskiego*. Warszawa.
- Jourdain F.C.R. 1912a. Blue eggs among the waders. *British Birds* 9: 281–282.
- Jourdain F.C.R. 1912b. Blue eggs of terns and gulls. *British Birds* 9: 251–252.
- Jourdain F.C.R., Borrer C. 1914. Erythricism in the eggs of British Birds. *British Birds* 7: 246–260.
- Karocka J. 2013. Kolory skorupki. <http://www.papugi.dt.pl>.
- Kaur H., Hughes M.N., Green C.J., Naughton P., Foresti R., Motterlini R. 2003. Interaction of bilirubin and biliverdin with reactive nitrogen species. *FEBS Letters* 543: 113–119.
- Keller M., Nowogrodzki M., Sokołowski M. 1983. Zawartość pestycydów chloroorganicznych i rtęci w jajach myszółowa (*Buteo buteo*) na Polesiu Lubelskim. *Not. Orn.* 24, 1–2: 37–43.
- Kennedy G.Y., Vevers H.G. 1976. A survey of avian eggshell pigments. *Comp. Biochem. Physiol.* 55B: 117–123.
- Kilner R.M. 2006. The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews* 81: 383–406.
- Klimov S.M. 2003. Ekologo-evolyutsionnye aspekty izmenchivosti oomorfologicheskikh pokazateley ptits. *Lipetsk*.
- Krause G. 1900. Aepyornis-Eier, oologische Studie. *Ornithologische Monatsschrift des Vereines zum Schutze der Vogelwelt* 25: 299–304.
- Krist M. 2011. Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biol. Rev.* 86: 692–716.
- Lack D.L. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. *Methuen*, London.
- Majewski P. 1980. Metoda oceny wieku zarodka kaczkii krzyżówki (*Anas platyrhynchos* L.) przez zanurzenie jaj w wodzie. *Wiad. Ekol.* 26: 151–158.
- Majewski P. 1986. Breeding ecology of the Mallard on a flooded area of the Warta river mouth Poland. *Wildfowl* 103: 88–103.
- Makatsch W. 1957. Ptak i gniazdo, jajo, piskle. PWN, Warszawa.
- Makatsch W. 1974, 1976. Die Eier der Vogel Europas. vol. 1–2. Neumann Verlag, ss. 928.
- Mand R., Tilgar V., Leivits A. 2000. Reproductive response of great tits, *Parus major*, in a naturally base-poor forest habitat to calcium supplementation. *Can. J. Zool.* 78: 689–695.
- Manning T.H. 1982. Daily measurements of variation in weight loss of eggs of seven passerine species before and during natural incubation. *Can. J. Zool.* 60: 3143–3149.
- Marks J.S., Hall C.S. 1992. Tool use by Bristle-thighed Curlews feeding on albatross eggs. *Condor* 94: 1032–1034.
- Martínez O., Bacallao L., Nieves E. 1998. Estudio preliminar de la conducta reproductiva de *Mellisuga helenae* (Aves, Apodiformes) en condiciones naturales. *El Pitirre* 11, 3: 102–106.
- Martyka R., Śliwińska E.B. 2021. Różnorodność kształtu ptasich jaj – przyczyny i konsekwencje. *Chroń. Przrz. Ojcz.* 77, 3: 29–41.
- Massaro M., Davis L.S. 2005. Differences in egg size, shell thickness, pore density, pore diameter and water vapour conductance between first and second eggs of Snares Penguins *Eudyptes robustus* and their influence on hatching asynchrony. *Ibis* 147: 251–258.
- Massaro M., Davis L.S., 2004. The Influence of Laying Date and Maternal Age on Eggshell Thickness and Pore Density in Yellow-Eyed Penguins. *Condor* 106: 496–505.
- Maurer G., Portugal S.J., Cassey P. 2012. A comparison of indices and measured values of eggshell thickness of different shell regions using museum eggs of 230 European bird species. *Ibis* 154: 714–724.
- Mayer P.M., Smith L.M., Ford R.G., Watterson D.C., McCutchen M.D., Ryan M.R. 2009. Nest construction by a ground-nesting bird represents a potential trade-off between egg crypticity and thermoregulation. *Oecologia* 159: 893–901.
- Miand R. 1988. *Vnutripopuliatshzhnaya izmenchivost ptich'ich jait*. Tallin: Valgus.
- Mikhailov K.E. 1995. Eggshell structure in the shoebill and pelecaniform birds: comparison with hamerkop, herons, ibises, and storks. *Can. J. Zool.* 73: 1754–1770.
- Mikhailov K.E. 1997. *Avian Eggshells: An Atlas of Scanning Electron Micrographs*. British Ornithologists' Club Occasional Publications, no. 3. The Nature Conservancy Bureau Limited, Newbury.
- Mitrus C., Rogala B. 2001. Egg size variation in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża Forest (NE Poland). *Acta Orn.* 36: 7–12.

- Mlikovsky J. 2003. Eggs of extinct aepyornithids (Aves: Aepyornithidae) of Madagascar: size and taxonomic identity. *Sylvia* 39: 133–138.
- Montgomerie R., Hemmings N., Thompson J., Birkhead T. 2021. The Shapes of Birds' Eggs: Evolutionary Constraints and Adaptations. *American Naturalist* 198. 10.1086/716928.
- Moreno J., Osorno J.L. 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letters* 6: 803–806.
- Nager R.G., Zandt H.S. 1994. Variation in egg size in great tits. *Ardea* 82: 315–328.
- Narushin V.G., Romanov M.N., Griffin D.K. 2021. Egg and math: introducing a universal formula for egg shape. *Annals New York Academy of Sciences* 1505: 169–177.
- Narushin V.G., Romanov M.N., Mishra N., Griffin D.K. 2022. Mathematical progression of avian egg shape with associated area and volume determinations. *Annals New York Academy of Sciences* 1513: 65–78.
- Narushin V.G., Griffin A.W., Romanov M.N. 2022a. Measurement of the neutral axis in avian eggshells reveals which species conform to the golden ratio. *Annals New York Academy of Sciences* 1517: 143–153.
- Nedzinskas V. 1972. Clutch size and defining the incubation phases in Mute Swan. ss. 76–77, [w:] Eighth Baltic Ornithological Conference, Kumari E., Onno S., Renno O. (eds.). Academy of Sciences of Estonian S.S.R. Tallinn.
- Nelson T.H. 1907. The birds of Yorkshire. Brown: London.
- Newton A. 1896. A dictionary of birds. London: A&C Black.
- Newton I. 1986. The Sparrowhawk. Calton, Poyser.
- Newton I. 1990. Population ecology of raptors. T&AD Poyser, Calton.
- Niewiarowicz A. 1991. Budowa, skład chemiczny, właściwości fizykochemiczne i funkcjonalne oraz wartość odżywcza jaj. *Technologia jaj*. (A. Płotki red.), WNT, Warszawa.
- Nisbet I.C.T. 1977. Courtship feeding and clutch size in Common Terns. ss. 101–109 [w:] *Evolutionary ecology*, Stonehouse B., Perrins C. (eds.), London.
- Nisbet I.C.T. 1994. Effects of pollution on marine birds. [w:] *Nettle-ship D.N., Burger J., Gochfeld M. (eds.) Seabirds on Islands: Threats, Case Studies, and Action Plans. BirdLife Conservation Series no. 1*, Smithsonian Institution Press, Cambridge, ss. 8–25.
- Nys Y., Gautron J. 2007. Structure and formation of the eggshell. *Bio-active Egg Compounds*, 99–102. doi:10.1007/978-3-540-37885-3_15.
- O'Connor R.J. 1985. Eggs. [w:] Campbell B., Lack E. (eds.). *A dictionary of birds*. T and AD Poyser, Calton, ss.173–176.
- Oehme G. 1987. Zum Phanomen der Eidunnschaligkeit allgemein sowie am Beispiel des Seeadlers, *Haliaeetus albicilla* L., in der DDR. [w:] Stubbe M. (ed.). *Populationsökologie Greifvogel. Eulenarten 1*. Wiss. Beitr. Univ. Halle 14: 159–170.
- Oehme G. 1990. Population status and reproduction of the White-tailed Sea Eagle, *Haliaeetus albicilla* L. and their trends in German Democratic Republic (GDR), 1971–1988. *Baltic Birds* 5: 59–63.
- Ohlendorf H.M., Klaas E.E., Kaiser T.E. 1978. Environmental pollutants and eggshell thinning in the Black-crowned Night Heron. [w:] *Wading birds. Res. Rep. 7 Nat. Aud. Soc.* ss. 63–82.
- Orłowski G., Hałupka L., Pokorny P., Klimczuk E., Sztwiertnia H., Dobicki W. 2016. Variation in egg size, shell thickness, and metal and calcium content in eggshells and egg contents in relation to laying order and embryonic development in a small passerine bird. *Auk* 133, 3: 470–483.
- Paganelli V.C., Olszowka A., Ar A. 1974. The avian egg: Surface area, volume, and density. *Condor* 76, 3: 19–32.
- Peakall D.B. 1970. Pesticides and the reproduction of birds. *Scientific American* 222: 73–78.
- de la Pena M.R. 2013. Nidos y reproducción de las aves argentinas. Ediciones Biológica. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad N° 8. Santa Fe, Argentina.
- Polacikova L., Honza M., Prochazka P., Topercer J., Stokke B.G. 2007. Colour characteristics of the blunt egg pole: cues for recognition of parasitic eggs as revealed by reflectance spectrophotometry. *Animal Behaviour* 74: 419–427.
- Power A., White P., McMahon B.J., Kelly S.B.A., Colhoun K., McGovern E., McHugh B., O'Connor I. 2022. A preliminary investigation of persistent pollutants in Eurasian Curlew *Numenius arquata* eggs in Ireland. *Wader Study* 129, 3: 216–223.
- Preston F.W. 1953. The shapes of birds' eggs. *Auk* 70: 160–182.
- Preston F.W. 1974. The volume of an egg. *Auk* 91: 132–138.
- Quach L., Miller A.E., Hogan B.G., Stoddard M.C. 2020. Egg patterns as identity signals in colonial seabirds: a comparison of four alcid species. *J. Exp. Zool.* 1–11.
- Rahn H., Ackerman R.A., Paganelli C.V. 1977. Humidity in the avian nest and egg water loss during incubation. *Physiol. Zool.* 50: 269–283.
- Rahn H., Ar A. 1974. The avian egg: incubation time and water loss. *Condor* 76: 147–152.
- Rahn H., Ar A., Paganelli C.V. 1979. How bird eggs breathe. *Sci. Am.* 240: 46–55.
- Rahn H., Paganelli C.V. 1989. Shell mass, thickness and density of avian eggs derived from the tables of Schonwetter. *J. Orn.* 130, 1: 59–68.
- Rahn H., Paganelli C.V., Ar A. 1974. The avian egg: air-cell gas tension, metabolism and incubation time. *Respir. Physiol.* 22: 297–309.
- Ramsay S.L., Houston D.C. 1999. Do acid rain and calcium supply limit eggshell formation for blue tits (*Parus caeruleus*) in the U.K.? *J. Zool.* 247, 1: 121–125.
- Ratcliffe D.A. 1967. Decrease in eggshell weight in certain birds of prey. *Nature* 215: 208–210.
- Ratcliffe D.A. 1970. Changes attributable to pesticides in egg breakage frequency and eggshell thickness in some British birds. *J. Appl. Ecol.* 17: 67–107.
- Reynolds S.J., Mand R., Tilgar V. 2004. Calcium supplementation of breeding birds: directions for future research. *Ibis* 146, 4: 601–614.
- Riehl C. 2010. Egg ejection risk and hatching asynchrony predict egg mass in a communally breeding cuckoo, the Greater Ani (*Crotophaga major*). *Behavioral Ecology* 21, 4: 676–683.
- Romanoff A.L., Romanoff A.J. 1949. The avian egg. John Wiley and Sons Inc., New York.
- Rosenberger J., Deeming D.Ch., Łukaszewicz E., Kowalczyk A. 2017. Changes of eggshell characteristics during embryo development in Western Capercaillie (*Tetrao urogallus*). *Avian Biology Research* 10, 2: 92–97.
- Rosenberger J., Pytlak K., Łukaszewicz E., Kowalczyk A. 2021. Variation in bird eggs—does female factor, season, and laying order impact the egg size, pigmentation, and eggshell thickness of the eggs of Capercaillie? *Animals* 11: 3454.
- Różycki A.Ł. 2014. Fenologia rozrodu i produkcja jaj mew: uwarunkowania i konsekwencje w warunkach środkowej Wisły. Rozprawa doktorska. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok.
- Rydgren K., Indreeide B., Slagsvold T., Lampe H.M. 2023. Nest building in titmice *Paridae*: Selectivity in bryophyte use. *Ecology Evolution*, 13, e9852. 10.1002/eece3.9852.
- Samiullah S., Roberts J.R. 2013. The location of protoporphyrin in the eggshell of brown shelled eggs. *Poultry Science* 92: 2783–2788.
- Schmitz Ornés A., Herbst A., Spillner A., Mewes W., Rauch M. 2014. A standardized method for quantifying eggshell spot patterns. *J. Field Orn.* 85: 397–407.
- Schonwetter M. 1960. Handbuch der Oologie. Lieferung 1. Akademie-Verlag, Berlin.
- Schonwetter M. 1985. Handbuch der Oologie. Lieferung 41, B. Mathematische Teil. Meise W. (ed.), Akademie Verlag, Berlin.
- Schonwetter M. 1992. Handbuch der Oologie. Lieferung 46, Meise W. (ed.), Akademie Verlag, Berlin.
- Shi P., Wang L., Quinn B.K., Gielis J. 2023. A New Program to Estimate the Parameters of Preston's Equation, a General Formula for Describing the Egg Shape of Birds. *Symmetry*. 15, 1: 231, <https://doi.org/10.3390/sym15010231>.
- Shrubb M. 2007. The Lapwing. T. & A.D. Poyser, London.
- Singer D. 2001. Atlas ptaków Europy. Delta, Warszawa.
- Simmons R.E. 1994. Supplemental food alters egg size hierarchies within Harrier clutches. *Oikos* 71: 341–348.
- Slagsvold T., Sandvik J., Rofstad R., Lorensten O., Husby M. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *Auk* 101: 685–697.
- Snyder N.F.R., Meretsky V.J. 2003. California Condors and DDE: a re-evaluation. *Ibis* 145, 1: 136–151.
- Soler M., Rodríguez-Navarro A.B., Pérez-Contreras T., García-Ruiz J.M., Soler J.J. 2019. Great spotted cuckoo eggshell microstructure characteristics can make eggs stronger. *J. Avian Biol.* 50, jav.02252.
- Sokołowski J. 1972. Ptaki ziem polskich. tom 1 i 2. Państwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa.
- Sokołowski J. 1978. Ptaki Polski, WSiP Warszawa.

- Strazds M., Bauer H.G., Väli Ü., Kukäre A., Bartkevičs V. 2015. Recent impact of DDT contamination on Black Stork eggs. *J. Orn.* 156, 1: 187–198.
- Stevens M. 2011. Avian vision and egg colouration: concepts and measurements. *Avian Biol. Res.* 4: 168–184.
- Stępniewski J., Hałupka L., Czyż B. 2021. Eggs of little bitterns show high variation and their size increases with latitude. *European Zoological Journal* 88, 1: 891–899.
- Stoddard M.C., Yong E.H., Akkaynak D., Sheard C., Tobias J.A., Mahadevan L. 2017. Avian egg shape: form, function, and evolution. *Science* 356: 1249–1254.
- Surmacki A., Kuczyński L., Tryjanowski P. 2006. Eggshell patterning in the Red-backed Shrike *Lanius collurio*: relation to egg size and potential function. *Acta Orn.* 41: 145–151.
- Szielasko A. 1913. Die Bedeutung der Eischalenstruktur der Vögel für die Systematik. *J. Orn.* 61: 52–117, 229–361.
- Szielasko A. 1920. Die Gestalt der normalen und abnormen Vogeleier, analytisch betrachtet. Berlin (Junk).
- Taczanowski W., Tyzenhauz K. 1862. *Oologia ptaków polskich*. Warszawa.
- Taliaferro E.H., Holmes R.T., Blum J.D. 2001. Eggshell characteristics and calcium demands of a migratory songbird breeding in two New England Forests. *Willson Bull.* 113, 1: 94–100.
- Tilgar V., Mand R., Kilgas P., Reynolds S.J. 2005. Chick development in free-living Great Tits *Parus major* in relation to calcium availability and egg composition. *Physiological Biochemical Zoology* 78: 590–598.
- Troscianko J., Stevens M. 2015. Image calibration and analysis toolbox—A free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods Ecology Evolution* 6, 11: 1320–1331.
- Tryjanowski P., Sparks T.H., Kuczyński L., Kuźniak S. 2004. Should avian egg size increase as a result of global warming? A case study using the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *J. Orn.* 145: 264–268.
- Tryjanowski P. 2002. A long-term comparison of laying date and clutch size in the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in Silesia, southern Poland. *Acta Zool. Hung.* 48: 101–106.
- Trziszka T. (red.) 2000. *Jajczarstwo*. Nauka, technologia, praktyka. Wyd. AR, Wrocław.
- Tullet S.G. 1984. The porosity of avian eggshells. *Comp. Biochem Physiol* 78A: 5–13.
- Tullet S.G., Board R.G., Love G., Perrott H.R., Scott V.D. 1976. Vite-rinite deposition during eggshell formation in the cormorant, gannet and shag, and in “shell-less” eggs of the domestic fowl. *Acta Zool. (Stockh)* 57: 79–87.
- Tyler C. 1964. A study of the egg shells of the Anatidae. *Proc. Zool. Soc. London.* 142: 547–583.
- Tyler C. 1965. A study of the egg shells of the Sphenisciformes. *J. Zool. (London)* 147: 1–19.
- Tyler C. 1966. A study of the egg shells of the Falconiformes. *J. Zool. (London)* 150: 413–425.
- Tyler C. 1969. A study of the egg shells of the Gaviiformes. *J. Zool. (London)* 158: 395–412.
- Tyler C., Simkiss K. 1959. A study of the eggshells of ratite birds. *Proc. Zool. Soc. London* 133: 201–243.
- Underwood T.J., Sealy S.G. 2002. Adaptive significance of egg coloration. [w:] *Avian incubation, behaviour, environment and evolution*, Deeming D.C. (ed.). Oxford University Press, Oxford, ss. 280–298.
- Uspenski S.M. 1956. The bird bazaars of Novaya Zemlya. Canadian-Wildlife Service Translation of Russian Game Reports, vol. 4. Ottawa.
- Väisänen R.A. 1977. Geographic variation in timing of breeding and egg size in eight European species of waders. *Annales zoologici Fennici* 14: 1–25.
- Vaisanen R.A., Hilden O., Soikkeli M., Vuolanto S. 1972. Egg dimension variation in five wader species: the role of heredity. *Ornis Fennica* 49: 25–44.
- Vezina F., Williams T.D. 2002. Metabolic costs of egg production in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Bioch. Zool.* 75: 377–385.
- Vleck C.M. 2001. Hormonal control of incubation. [w:] *Avian incubation, behaviour, environment and evolution*. Deeming D.C. (ed.), Oxford University Press, Oxford. ss. 54–62.
- Vleck C.M., Mays N.A., Dawson J.W., Goldsmith A. 1991. Hormonal correlates of parental and helping behavior in cooperatively breeding Harris Hawks (*Parabuteo unicinctus*). *Auk* 108: 638–648.
- Walters M. 1994. *Eyewitness Handbooks Birds Eggs*. New York, Dorling Kindersley.
- Warham J. 1990. *The Petrels. Their Ecology and Breeding Systems*. Academic Press: London.
- Webster B., Hayes W., Pike T.W. 2015. Avian egg odour encodes information on embryo sex, fertility and development. *PLoS ONE*, 10(1), e0116345.
- Wendeln H. 1997. Allocation of Parental Duties and Foraging Behavior Influence Body Condition of Adult Common Terns, *Sterna hirundo*. *Bird Behav.* 12: 47–54.
- Wesołowski T., Wierzcholska S. 2018. Tits as bryologists: patterns of bryophyte use in nests of three species cohabiting a primeval forest. *J. Orn.* 159: 733–745.
- Westerskov K. 1950. Methods for determining the age of game bird eggs. *J. Wildl. Manag.* 14: 56–67.
- Whittow G.C. 2002. Seabird reproductive physiology and energetics. ss. 409–437, [w:] *Biology of marine birds*, Schreiber E.A., Burger J. (eds.). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Wiemann J., Yang T.-R., Norell M.A. 2018. Dinosaur egg colour had a single evolutionary origin. *Nature* 563: 555–558.
- Zieliński P., Bańbura J. 1998. Egg size variation in the Barn Swallow *Hirundo rustica*. *Acta Orn.* 33: 191–196.

TYPY ROZWOJOWE PISKŁĄT

Współcześnie wyróżnia się pięć podstawowych typów rozwojowych piskląt (Skutch 1976, Starck 1993). Polską nomenklaturę przyjęto za Makatschem (1957).

1. Superzagniazdowniki. Rodzice nie opiekują się pisklętami, a wydłużony czas inkubacji czyni ptaki zdolnymi do lotu zaraz po wykluciu. Do tej grupy zalicza się około 20 gatunków nogali.
2. Zagniazdowniki właściwe. Pisklęta wykluwają się pokryte gęstym puchem i z otwartymi oczami. Żółtko w jajach tych gatunków stanowi średnio 37% masy jaj (Starck 1993). Pisklęta, np. przepiórek, mew i rybitw, osiągają 90% zdolności termoregulacyjnych osobników dorosłych w ciągu pierwszego tygodnia życia (Dawson i Whittow 2000).
 - podtyp 1. Rodzice opiekują się pisklętami, które za nimi podążają, ale poszukują pokarmu samotnie; pisklęta pokryte są grubą warstwą puchu, np. u Anatidae, Charadriidae, Tinamidae, Jacanidae, u niektórych Phasianidae,
 - podtyp 2. Podobnie jak podtyp 1, ale pokarmu szukają i pokazują rodzice, tak np. u indyków, niektórych kuraków,
 - podtyp 3. Podobnie jak podtyp 2, ale pisklęta karmione są przez rodziców, tak np. u Gruidae, Rallidae.
3. Zagniazdowniki niewłaściwe. Pisklęta pokryte są puchem, ale początkowo opuszczają gniazdo jedynie w przypadku zagrożenia, by wrócić do niego; karmione i chronione są przez

rodziców, tak np. u Laridae, Stercorariidae, większość Alcidae.

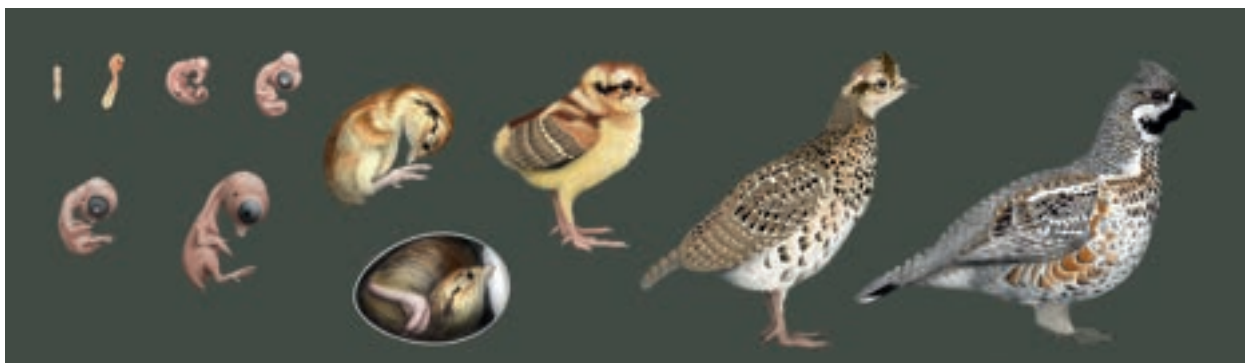
4. Gniazdowniki niewłaściwe. Pisklęta pokryte puchem, ale nie opuszczają gniazda, karmione przez rodziców; charakteryzują się wysokim tempem wzrostu po urodzeniu, tak np. u Ciconiidae, Ardeidae, Accipitridae.
5. Gniazdowniki właściwe. Pisklęta pozbawione są wewnętrznej termoregulacji – przez pierwszych kilka a nawet kilkanaście dni. Eksperymentalne golenie piskląt bogatki *Parus major* i muchołówki białoszyjej *Ficedula albicollis* zwiększyło zużycie tlenu odpowiednio o 25 i 15% (Shilov 1973). Żółtko w tych jajach stanowi 22% ich masy (Starck 1993).
 - podtyp 1. Pisklęta nie wykazują żadnej aktywności ruchowej, okryte puchem, w chwili klucia mają zamknięte oczy, tak np. u Strigidae, Columbidae, Phalacrocoracidae.
 - podtyp 2. Pisklęta praktycznie bez puchu, nagie, otwory uszne i oczy są zamknięte, tak np. Passeriformes i niektórych Psittacidae, Pelicaniformes, Sulidae.

Ogromna większość ptaków, około 70%, czyli ponad 5500 gatunków Passerines oraz około 1500 Nonpasserines, to gniazdowniki. Ptaki te budują najbardziej złożone gniazda, które chronią pisklęta. Spowodowało to w wyniku ewolucji możliwość wykluwania się piskląt nągich, ślepych i całkowicie zależnych od rodziców (Starck 1993).

Pomimo widocznych różnic zewnętrznych pomiędzy gniazdownikami i zagniazdownikami, Starck i Ricklefs (1998) stwierdzili, że istnieje niewiele różnic morfologicznych pomiędzy zarodkami o różnych trybach rozwoju, a czas

Typ rozwojowy	Typ rozwojowy wg Starcka (1993)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Superzagniazdownik	Superzagniazdownik											
Zagniazdowniki właściwe	Podtyp 1											
	Podtyp 2											
	Podtyp 3											
Zagniazdowniki niewłaściwe	Zagniazdowniki niewłaściwe											
Gniazdowniki niewłaściwe	Gniazdowniki niewłaściwe											
Gniazdowniki właściwe	Podtyp 1											
	Podtyp 2											

Opis cech gniazdowników i zagniazdowników wg Starcka i Ricklefsa (1998). Objaśnienia: 1. Obecność upierzenia puchowego, 2. Czynność ruchowa, 3. Aktywność lokomotoryczna, 4. Podążanie za rodzicami, 5. Samodzielne poszukiwanie pokarmu, 6. Pisklęta karmione przez rodziców, 7. Pobyt w gnieździe, 8. Oczy zamknięte po wykluciu, 9. Pisklęta nagie, 10. Brak interakcji między pisklętami a rodzicami, 11. Pióra częściowo rozwinięte.



Rozwój embrionalny i postembrionalny pisklęcia jarząbka *Tetrastes bonasia* (zagniazdownik właściwy) (©Tomasz Cofta)

trwania wczesnych stadiów embrionalnych (faza różnicowania) jest stosunkowo jednolity u różnych gatunków, natomiast istnieje większe zróżnicowanie w długości późniejszych stadiów (faza wzrostu).

KLUCIE

Klucie jest najbardziej krytyczną fazą w rozwoju embrionalnym, ponieważ prowadzi do wyjścia pisklęcia z jaja. Przebicie skorupki jest dość trudne, ale w czasie rozwoju pisklęcia część zawartego w niej wapnia zostaje zużyta do budowy szkieletu pisklęcia, a tym samym skorupka staje się znacznie cieńsza niż w początkowym okresie.

Proces klucia rozpoczyna się od tego, że pisklę manewruje ciałem tak, aby jego oś długa była równoległa do osi długiej jaja, a szyja była wygięta tak, aby głowa leżała na piersi. Dziób zostaje przesunięty pod prawe skrzydło tak, aby jego czubek znalazł się w pobliżu komory powietrznej. Podczas tego procesu resztki żółtka są transportowane do jamy brzusznej. Kolejnym etapem wykluwania jest częściowe przebicie przez ząb jajowy, umiejscowiony na górnej żuchwie, wewnętrznej błony skorupy, co umożliwia pisklęciu dostęp do powietrza. Pozwala to na

wypełnienie płuc i worków powietrznych przed wybiciem otworu w skorupie jaja.

Pisklęta wydostają się z jaja na dwa sposoby. Pierwszy to regularne dziobanie, prowadzące do oddzielenia wierzchołka jaja i wypchanie go przez wykluwającego się ptaka; tak postępują np. bażanty. Drugi to zrobienie kilku dziur, aż skorupka rozpadnie się na kilka nieregularnych kawałków – sposób charakterystyczny dla np. kulików wielkich *Numenius arquata*.

Już na poziomie embriogenezy u niektórych gatunków występują różnice w rozwoju zarodka w zależności od płci. U pustulki *Falco tinnunculus* zarodki samicy rosną szybciej i mają nieco krótszy okres inkubacji (o około 2 godziny), dzięki czemu w późniejszym okresie dominują w gnieździe (Blanco et al. 2003), zaś u nurnika *Uria aalge* jest odwrotnie – to samce rozwijają się nieco szybciej i wykluwają się o jeden dzień wcześniej (Cook i Monaghan 2004). Różnice w rozwoju płci w czasie ontogenezy mogą zatem wpływać na sukces reprodukcyjny. U innych gatunków nie stwierdzono takiego zróżnicowania, np. u mewy śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* czy kawki *Corvus monedula* (Salomons et al. 2006) i prawdopodobnie jest to model przeważający wśród krajowych gatunków. Pisklęta z jaja



Pisklęta pelikana kędzierzawego *Pelecanus crispus* – świeżo wyklute pisklęta z dobrze widocznym zębem jajowym (©Pierandrea Brichetti)



Gniazdownik właściwy – pisklęta cierniówki *Curruca communis* (©MyFWCmedia/Flickr.com)



Zagniazdownik właściwy – żuraw *Grus grus* (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)

wykluwają się same, sporadycznie u żurawi *Grus grus* rodzice mogą im nieco pomagać w wydostaniu się ze skorupki. Zwykle ptaki dzienne kłują się w ciągu dnia, zaś nocne w większości przypadków w nocy.

Rozróżnia się klucie synchroniczne i asynchroniczne. W przypadku klucia synchronicznego wysiadywanie rozpoczyna się po zniesieniu ostatniego jaja, a pisklęta wykluwają się w ciągu kilku godzin. Zsynchronizowane klucie piskląt jest charakterystyczne dla ptaków wodnych, kuropatw, wielu gatunków kuraków, przepiórek, części wróblowych. Dla przykładu pisklęta krzyżówki *Anas platyrhynchos* z lęgu złożonego z 12 jaj wykluły



Zagniazdownik niewłaściwy – czapla biała *Ardea alba* (©Matthew Paulson/Flickr.com)



Zagniazdownik właściwy – ostrygojad *Haematopus ostralegus* (©Nottsexminer/Flickr.com)

się w ciągu 2 godzin, mimo że okres składania jaj wynosił około 2 tygodni (Fisher 1961, 1963, Dyrz 2023). Pisklęta, będąc jeszcze w skorupce jaja, porozumiewają się między sobą. Synchroniczne klucie jest szczególnie ważne w przypadku zagniazdowników, kiedy pisklęta w ciągu kilkunastu godzin muszą opuścić gniazdo.

Klucie asynchroniczne występuje wówczas, kiedy ptaki rozpoczynają wysiadywanie po zniesieniu pierwszego jaja, np. u orłosępa *Gypaetus barbatus* klucie trwa do 50 godzin. W tym przypadku rozwój młodych jest silnie zróżnicowany. Pisklęta kłują się w takich samych odstępach, w jakich zostały złożone jaja. Jest to powszechne wśród ptaków szponiastych, sów, kormoranów, czapli, bocianów, żurawi, dzięciołów. Lęg chroniony jest przez rodzica od zniesienia pierwszego jaja. Pierwsze wyklute pisklę jest największe i najintensywniej żębrze o pokarm i w efekcie tego najszybciej się rozwija. Młodsze pisklęta często głodują, a najmłodsze zazwyczaj ginie – przeżywa jedynie w lata obfitujące w pokarm. Strategia ta nazywana jest rodzicielską redukcją potomstwa.

ZĄB JAJOWY I MIĘSIĘN PISKŁĘCY

W celu przebiccia skorupki jaja pisklęta wytworzyły dwa przystosowania:

- ząb jajowy (gwoździak). Jest rogowym tworem, który tworzy się na końcu górnej części dzioba w ostatnich dniach rozwoju embrionalnego i przybiera kształt ostrego występu. Zwykle odpada po kilkunastu godzinach po wykluciu, ale np. u sów może być widoczny jeszcze przez 7 dni. U części gatunków jak kulika wielkiego *Numenius arquata* lub biegusa zmiennego *Calidris alpina* tworzy się drugi gwoździak na końcu dolnej części dzioba.



Ząb jajowy u piskląt drozda śpiewaka *Turdus philomelos* (©Nottsexminer/Flickr.com)



Ząb jajowy u piskląt gołębia grzywacza *Columba palumbus* (©Nottsexminer/Flickr.com)

- mięsień pisklęcy *musculus complexus*. Jest to mięsień, który rozciąga się z tyłu czaszki, a jego funkcją jest podnoszenie głowy. Rozwija się gwałtownie w ostatniej fazie zarodkowej, a maksymalny wzrost osiąga na dzień przed kluciem piskląt. Po wykluciu, w ciągu kilku dni mięsień zanika. Ta sekwencja doprowadziła do postawienia hipotezy, iż mięśnie ułatwiają ruchy głową oraz dziobem i stopniowe przebijanie zębem jajowym twardej skorupki jaja (Gill 2007). Ponadto, przez pierwsze dni życia pisklęcia, mięśnie te pomagają podnosić głowę, zanim wykształcą się właściwe mięśnie szyi, mają więc wpływ na kondycję piskląt (natarczywiej domagają się pokarmu) i ustalenie hierarchii w gnieździe (Lipar i Ketterson 2000, Lipar 2001). Obecność tego mięśnia stwierdzono u dziesiątków gatunków ptaków (Gill 2007).

GŁOSY PISKŁĄT W JAJU

Większość piskląt gatunków z grupy zagniazdowników na kilka dni przed kluciem wydaje różne głosy, jeszcze przez skorupkę jaja. U gniazdowników prawie się tego nie spotyka (Oppenheim 1972). U kaczki krzyżówki *Anas platyrhynchos* zidentyfikowano aż trzy rodzaje głosów: zaniepokojenia, zadowolenia i „zadumy” (Brua 2002). Pisklęta wielu gatunków perkozów regularnie wydają głosy na 1–2 dni przed kluciem. Takie głosy słychać niekiedy z odległości 2–3 metrów, np. u zausznika *Podiceps nigricollis* (Brua et al. 1996). Pisklęta wydają głosy z reguły dopiero po przebiciu wewnętrznych błon jaja, ale np. perkozy mogą się odzywać już wówczas kiedy błony te są jeszcze nienaruszone (Brua et al. 1996). Głosy mają wpływ na rodziców, a zatem na czas, który pisklęta spędzą na gnieździe, przewracanie jaj. Ponadto informują rodziców, że pisklę żyje i wkrótce się wykluje, co ma szczególne znaczenie przy kluciu asynchronicznym (Brua et al. 1996). Ponadto nie tylko pisklęta, ale i rodzice uczą się zawczasu głosów piskląt, co być może ułatwia późniejszą komunikację (Gottlieb 1991).

Komunikacja taka pozwala na zsynchronizowane klucia całego legu. Starsze pisklęta, które już są gotowe do klucia, stukają wolno, nakłaniając tym młodsze rodzeństwo do przyspieszenia klucia; stwierdzono to u śnieżycy *Anser caerulescens*. Odwrotnie, młodsze pisklęta nakłaniają starsze szybkim stukaniem, do opóźnienia klucia, niekiedy nawet do 33 godzin (Brua 2002). Ostatecznym sygnałem do klucia wszystkich piskląt jednocześnie są wstrząsy, jakie powstają przy wydobyciu się ze skorupki pierwszego pisklęcia (Dyrz 2023).



Rozwój jajowych zębów u piskląt trzech amerykańskich gatunków perkozów (Fisher 1961)



Karmienie piskląt pelikana brunatnego *Pelecanus occidentalis* (©Florida Fish and Wildlife/Flickr.com)

OPIEKA RODZICIELSKA

W pierwszym tygodniu życia większość piskląt potrzebuje opieki ze strony rodziców, tj. ochrony przed wysokimi i niskimi temperaturami, a przede wszystkim – przed drapieżnikami. Nawet pisklęta zagniazdowników, np. przepiórki *Coturnix coturnix* i ptaków wodnych, „potrzebują” rodziców, by znaleźć pokarm. Dużą ilość czasu i energii rodzice poświęcają na ochronę piskląt przed drapieżnikami. Najlepszym przykładem jest tutaj czajka *Vanellus vanellus*, jej pisklęta same poszukują pokarmu, ale bez ochrony rodziców miałyby nikłe szanse na przeżycie. Duże ptaki wodne, takie jak łabędzie



Karmienie piskląt brzegówki *Riparia riparia* (©Maciej Szymański)



Karmienie piskląt gołębiaka plamouchego *Zenaida auriculata* (©Alex E. Proimos/Flickr.com)

i gęsi, prawie zawsze bronią swoich gniazd lub lęgów, sycząc i trzepocząc potężnymi skrzydłami. Jeśli drapieżnik podejdzie zbyt blisko, uderzą go i drapią pazurami. Mniejsze ptaki, jak sieweczki czy bekasy, polegają na kryptycznym ubarwieniu, i aby uniknąć drapieżników – zwykle przywierają nieruchomo do podłoża. Dorosłe ptaki, niektórych siewek udają zranienie, aby przykuć uwagę drapieżników; dorosły ptak może ciągnąć w tej sytuacji jedno skrzydło po ziemi, tworząc iluzję, że można je łatwo schwytać i zjeść. Gdy tylko odciągnie potencjalnego drapieżnika daleko od jaj lub młodych, pozornie chory rodzic przechodzi transformację i z łatwością ucieka.

Słonka *Scolopax rusticola* może w niebezpieczeństwie przenosić swoje młode; chwytając je nogami i dociskając dziobem do tułowia, a orientację w czasie lotu z pisklęciem umożliwia jej oczy, które położone są wysoko, po bokach



Karmienie piskląt kormorana czubatego *Gulosus aristotellus* (©Darrel Birkett/Wikimedia Commons)



Karmienie piskląt wróbla *Passer domesticus* (©Loz (L.B. Tettenborn)/Wikimedia Commons)



Karmienie piskląt czapli białej *Ardea alba* (©Jimmy Smith/Flickr.com)



Pisklęta pokutnika perlistego *Laniocera hypopyrra* mają pomarańczowy puch oraz wiele piór nitkowych. Takim ubarwieniem upodabniają się do toksycznych gąsienic ciem z rodzajów *Podalia* lub *Megalopyge* (Londoño et al. 2015).

głowy (Pac-Pomarnacki 1937). Perkołyski amerykańskie *Heliornis fulica* także przenoszą swoje młode w locie, umieszczając je w „woreczku” pod każdym skrzydłem. Młode dudki *Upupa epops* w obliczu zagrożenia wydają śmieszającą substancję, przypominającą zapachem zgniłe mięso. Już w 6 dni po wykluciu pisklęta mogą precy-

zyjnie wyrzucać strumień kału i owej cuchnącej cieczy na odległość 25–50 cm w kierunku zbliżającego się drapieżnika. Kwiczoły *Turdus pilaris* stosują podobną obronę, dorosłe ptaki, niekiedy z całej kolonii lęgowej, strzelają z góry ciekłymi ekskrementami w intruza, także w ludzi. Młode mewy, jak i wiele innych ptaków morskich, mogą zaatakowane, wydalać fekalia i wymiociny. Naśladownictwo barwnego wzoru i zachowania gąsienic jest prawdopodobnie jedną z najbardziej niezwykłych adaptacji obronnych piskląt (Londoño et al. 2015) – pisklęta pokutnika perlistego *Laniocera hypopyrra* mają pomarańczowy puch oraz wiele piór nitkowych (filoplume) z jasnymi zakończeniami, co upodabnia je do toksycznych gąsienic ciem z rodzajów *Podalia* i *Megalopyge*. 6-dniowe pisklęta, niepokozone, powoli poruszają głowami z boku na bok, takimi ruchami przypominając ruchy gąsienic. Powolne tempo wzrostu tych piskląt w połączeniu z wysokim wskaźnikiem drapieżnictwa faworyzuje ich ekstremalny system obronny.



Karmienie młodej kawki *Corvus monedula* (©Den is/Flickr.com)



Samica głuszca *Tetraodon urogallus* odwodząca intruza (©Thomas Grimm)



Fazy rozwojowe piskląt pustulki *Falco tinnunculus* (©Tomasz Cofta)

Szukanie pożywienia, karmienie piskląt, brońenie ich przed drapieżnikami wymaga od rodziców ogromnej ilości energii oraz czasu. W tym czasie codzienne wydatki energetyczne mogą ulec zwiększeniu o 50% (Gill 2007). Samice, które w okresie znoszenia jaj mają najwyższą masę ciała, po wykluciu piskląt wyraźnie chudną, co początkowo powoduje konieczność ogrzewania piskląt, a później intensywne ich karmienie (Chastel i Kersten 2002). Stwierdzono to m.in. u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca*, jaskółki dymówki *Hirundo rustica*, białorzytki *Oenanthe oenanthe*. Aby sprostać takiemu wyzwaniu energetycznemu ptaki wydłużają czas żerowania, używają rezerw zgromadzonych w organizmie, korzystają z pomocy partnera lub innych osobników. Chociaż u pingwina małego *Eudyptula minor* wychowanie piskląt zajmuje jedynie 16% czasu w roku, to okres ten jest najbardziej kosztowny energetycznie i stanowi 31% rocznych wydatków energetycznych; najwyższe koszty ponoszą rodzice w końcowym okresie rozwoju piskląt. W tym czasie codzienna

ilość pokarmu dla piskląt może przekraczać 60% masy dorosłego osobnika (Gales i Green 1990).

Czas spędzony w gnieździe zależy od liczby piskląt, pisklęta bowiem ogrzewają się wzajemnie, a suma dostępnego ciepła rośnie proporcjonalnie do liczby piskląt. Gdy w gnieździe są tylko 2–3 pisklęta, rodzice częściej muszą je ogrzewać, ponosząc tym samym koszt energetyczny (Clark 1984). Pisklęta wróbla *Passer domesticus* dopiero 10 dnia życia są niezależne termicznie; masa ciała samców przez cały okres reprodukcyjny jest mniej więcej na tym samym poziomie (Chastel i Kersten 2002).

Udział płci w karmieniu jest bardzo różny. Generalnie u wróblowych, początkowo przyniesieniem pokarmu zajmuje się głównie samiec, a samica ogrzewa pisklęta. U gawrona *Corvus frugilegus* takie zachowanie może trwać aż do 20 dnia życia piskląt, w tym okresie samiec dostarcza pokarm dla samicy i młodych (Hordowski 2009). Samce niektórych gatunków mogą inwestować swoją energię dla własnego potomstwa, u potrzosa *Schoeniclus schoeniclus* gdzie nawet



Pisklę czarnowrona *Corvus corone* (©Steve Babb/Flickr.com)



Pisklę dudka *Upupa epops* z dobrze widocznymi zajadami (©Artur Gerersdorf)

55% młodych w 86% gniazd pochodzi więcej niż od samca socjalnego, samce poświęcają największą uwagę tym gniazdom, w których znajduje się najwięcej własnych potomków. Oceniają prawdopodobieństwo „ojcostwa” (na nieznane nam jeszcze sposoby), by następnie dostosować swoje wysiłki w wychowanie tych właśnie młodych (Dixon et al. 1994). U dziwonii ogrodowej *Haemorrhous mexicanus* udział samców w opiece nad pisklętami zależy od koloru upierzenia samców, a bezpośrednio – od poziomu prolaktyny. Czerwone samce o niskim poziomie prolaktyny praktycznie nie uczestniczyły w wychowaniu piskląt, zaś samce ubarwione matowo, o wysokim poziomie hormonu, wychowywały pisklęta. Taka taktyka dawała czerwonym samcom wyższe prawdopodobieństwo przeżycia sezonu reprodukcyjnego, ale z ich gniazd wylatywało mniej piskląt, natomiast matowe samce żyły krócej, ale produkowały więcej potomstwa (Duckworth et al. 2003).

KARMIENTE PISKŁĄT

Wśród ptaków istnieje duża różnorodność sposobu podawaniu pokarmu przez rodziców i przyjmowaniu przez pisklęta. Inaczej może się to odbywać we wczesnej fazie rozwoju postembrionalnego, a inaczej tuż przed wylotem z gniazda. Występuje kilka wrodzonych sposobów karmienia piskląt:

- pokarm przyniesiony jest przez ptaki dorosłe w dziobie i podawany wprost do dzioba piskląt lub pobierany z dzioba rodzica, tak np. u pelikanów,
- pokarm przenoszony jest do gniazda, a następnie rozrywany i podawany do dzioba małym jeszcze pisklętom, tak np. u szponiastych,
- pokarm przynoszony jest w dziobie lub pazurach i pozostawiony w gnieździe, a pisklęta samodzielnie pobierają zdobycz, tak np. robią starsze pisklęta ptaków szponiastych,



Rozwój zarodka płomykówki *Tyto alba*. Okres inkubacji wynosi zwykle 30–31 dni. Pierwszy rząd od góry, od lewej – 6 dzień, 8 dzień i 9 dzień; rząd środkowy od lewej 10 dzień, 11 dzień, 13 dzień; trzeci rząd na dole, od lewej – 20 dzień, 30 dzień i całkowicie wyrosnięte pisklę przed wykluciem (Koppl et al. 2005).

- regurgitacja – pokarm zwracany jest na gniazdo lub wprost do dzioba piskląt, np. u dzięciołów,
- pisklęta krótko po wykluciu samodzielnie lub tylko z niewielką pomocą rodziców poszukują pokarmu,
- dorosłe zwracają pokarm na brzeg gniazda i następnie podają go do dzioba piskląt.

Gniazdowniki otrzymują pokarm, który podawany jest bezpośrednio do otwartego dzioba, czasami bardzo głęboko do gardła. Ptaki morskie, czaple, kormorany i bociany zwracają pokarm na brzeg gniazda lub bezpośrednio do dzioba (regurgitacja). Młode pingwiny i kolibry zanurzają dziób głęboko w przełyku rodziców. Warzęchy i albatrosy krzyżują z pisklętami dzioby.

Ptaki owadożerne zwykle karmią na raz tylko jedno pisklę, mięsożerne – zwykle wszystkie młode. Kolejność karmienia ustala hierarchia w gnieździe, a najedzone pisklęta przesuwają się do tyłu, czasami przemieszczając się jeszcze na skraj gniazda, by się wypróżnić.

Pisklęta większości zagniazdowników same poszukują pokarmu i samodzielnie go połykają. Czasami, jak to jest u kuraków, samice pokazują pokarm pisklętom i zachęcają do konsumpcji.

Rodzice większości gatunków z grupy wróblowych przynoszą pokarm w dziobie i wkładają go do rozdziawionej paszczy piskląt. Gdy rodzic zapadnie na gniazdo, młode natychmiast unoszą głowy do góry i „żebrzą” o pokarm.

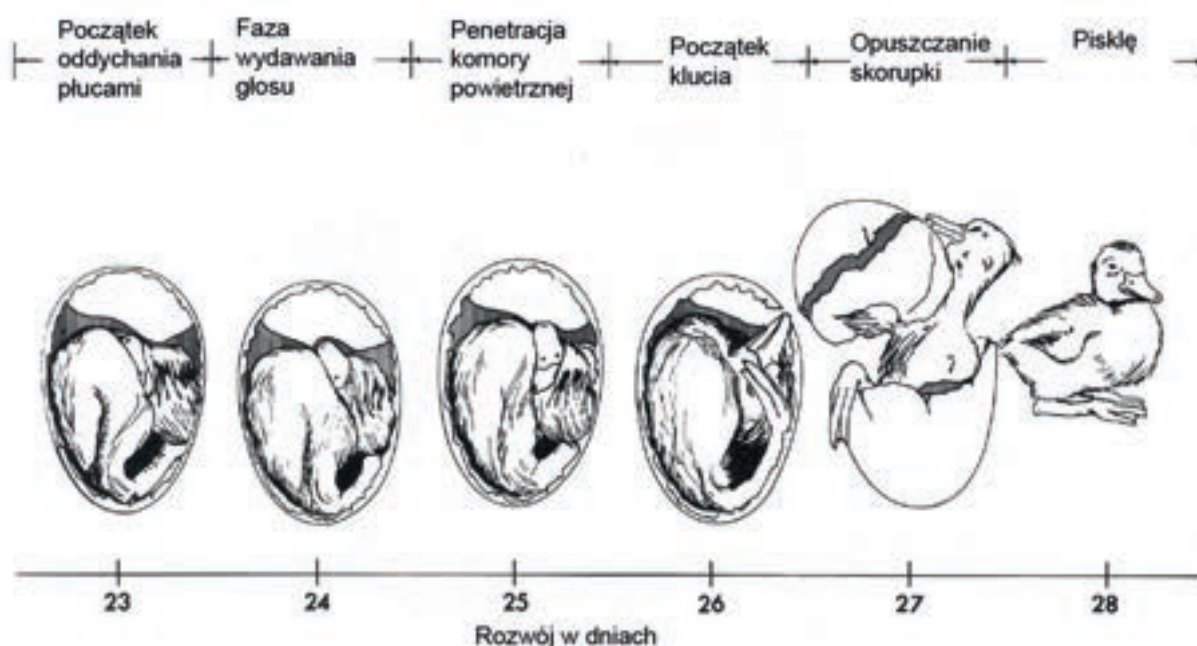
Sowy i zdecydowana część szponiastych karmione są dwustopniowo. W początkowym okresie rozwoju piskląt rodzice przynoszą pokarm do

gniazda, następnie dzielą go na małe kęsy i podają wprost do dzioba. W późniejszym okresie zwykle oddają całą zdobycz, którą pisklęta połykają w całości lub rozrywają samodzielnie.

Bociany i niektóre mewy zwracają pokarm na gniazdo, skąd młode pobierają go samodzielnie; u czapli pokarm zwracany jest początkowo wprost do gardzieli, a później z wola na gniazdo, skąd pobierają go młode. Wyrośnięte młode czaplowate lub kormorany agresywnie zmuszają rodziców do zwrócenia pokarmu, w związku z tym na gnieździe w czasie karmienia jest bardzo głośno. Niektóre petrele cały dzień polują, a pokarm dla piskląt przechowują w wolu. Do młodych wracają dopiero nocą, kiedy nie są narażone na ataki dużych mew lub wydrzyków. Oprócz pokarmu ptaki nielicznych gatunków przynoszą swoim młodym wodę do picia i ochłody, tak robią np. bociany białe *Ciconia ciconia* i kormoran *Phalacrocorax carbo*. Pustynnik *Syrhaptus paradoxus* przynosi wodę w specjalnie przekształconych piórach na piersi, które namakają, zanurzone w wodzie, jak gąbka. Poza tym chronią swoje pisklęta przed przegrzaniem lub wyziębieniem (Cramp i Simmons 2004).

ŻEBRANIE O POKARM

Takie zachowanie dotyczy głównie piskląt z grupy gniazdowników. Zebranie obejmuje sygnały wokalne i wizualne. Pisklęta gniazdowników zwykle unoszą wysoko głowę, która drży, i jednocześnie wykonują nieskoordynowane ruchy całym ciałem, ponadto donośnie kwilą. Z czasem, wraz z rozwojem zmysłu słuchu i wzroku, pisklęta



Ostatnie dni rozwoju embrionalnego kaczki krzyżówki *Anas platyrhynchos* (Gottlieb 1991)



klucie



1 dzień



2 dzień



3 dzień



4 dzień



5 dzień

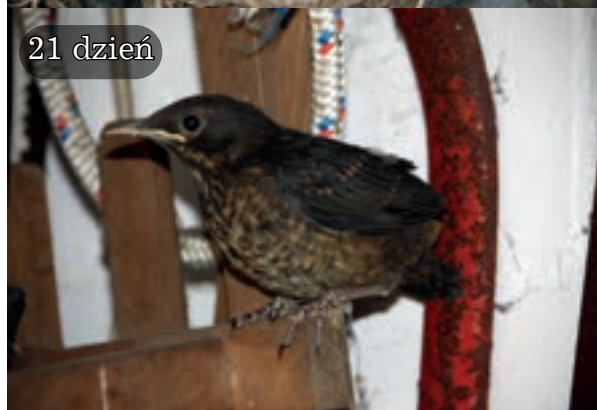


6 dzień



7 dzień

Fazy postembrionalnego rozwoju kosa *Turdus merula* (©Romate/Wikimedia Commons)



Kolejne etapy postembrionalnego rozwoju kosa *Turdus merula* (©Romate/Wikimedia Commons)

zwracają paszcze w kierunku dzioba rodziców. Zazwyczaj żebrające o pokarm ptaki mają jaskrawo ubarwione zarówno wnętrze paszczy, jak i zajady. Żebranie może pobudzać rodziców do przynoszenia pokarmu do gniazda. Z drugiej strony każdy powrót rodziców do gniazda i głośne nawoływania żebrających piskląt potęgują możliwość odkrycia gniazda przez drapieżniki.

Żebranie jest wiarygodnym sygnałem potrzeb piskląt, których rodzice nie są wszak w stanie ocenić bezpośrednio (Godfray 1995). Wiele badań wykazało, że intensywność żebrania rośnie u piskląt wraz ze wzrostem ich potrzeb, np. podczas niedoborów pokarmu (Budden i Wright 2001, Przydacz 2005).

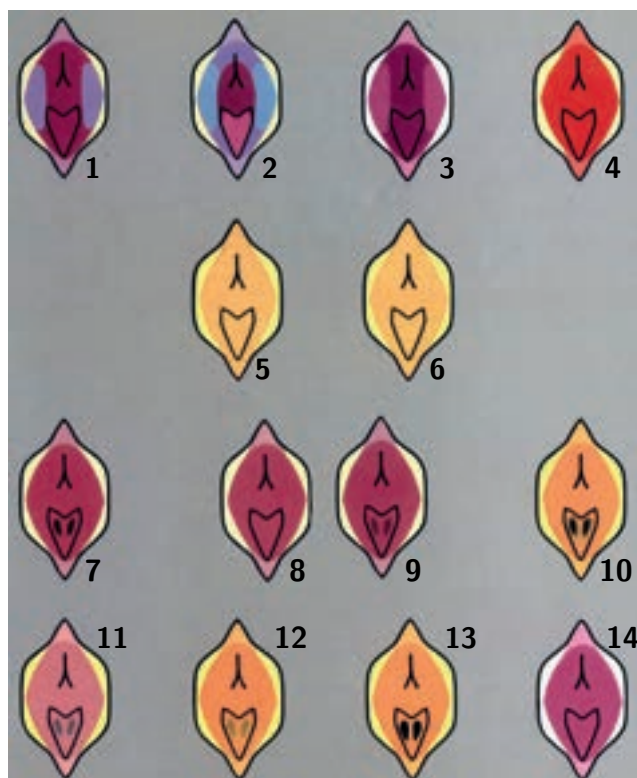
Potrzeby piskląt mogą wpływać nie tylko na intensywność żebrania (głośność lub czas trwania), lecz także na parametr głosu piskląt, jak np. na długość trwania poszczególnych dźwięków (Leonard i Horn 2001, Sacchi et al. 2002). Zmieniając parametry swego głosu, pisklęta mogą przekazywać rodzicom więcej informacji o swoich potrzebach niż poprzez samą intensywność żebrania (Leonard i Horn 2001).

Siatkówka ptasiego oka jest wrażliwa na ultrafiolet. Badania przeprowadzone nad pi-

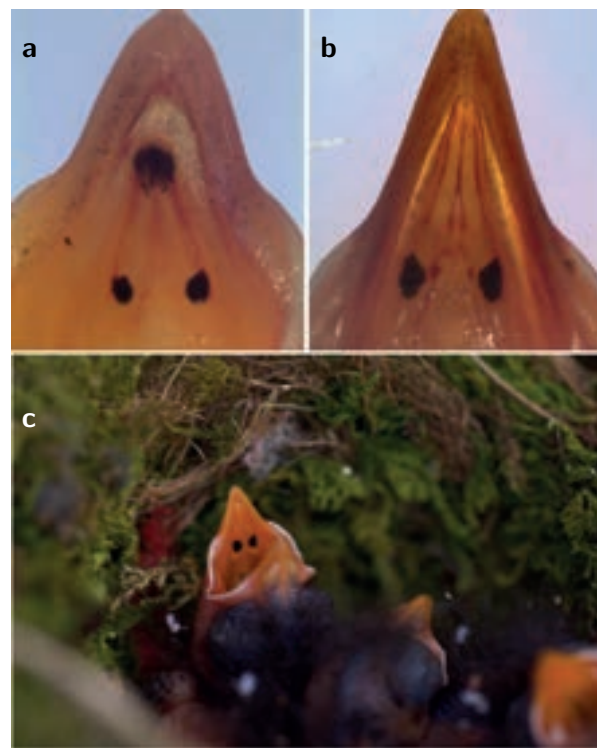
skłętami modraszki *Cyanistes caeruleus*, wróbla *Passer domesticus*, dymówki *Hirundo rustica*, kosa *Turdus merula* i trzcinniczka *Acrocephalus scirpaceus* wykazały, że wnętrze paszczy piskląt tych gatunków, a zwłaszcza zajady, odbijają szczególnie dużo promieni ultrafioletowych. Z zbadanych piskląt najjaskrawiej wyglądały wnętrze paszczy dziuplaków, co sugeruje, że w ciemnej dziupli rodzice najlepiej widzą właśnie takie światło. Badania sugerują również, że najgłośniejsze pisklęta najsilniej odbijają ultrafiolet (Thorogood et al. 2008, Rajchard 2009, Soler i Aviles 2010). Wnętrze paszczy i zajady piskląt niektórych gatunków kukułek, np. *Cuculus canorus* odbijają znacznie jaskrawiej promienie UV niż pisklęta gospodarza, dzięki czemu przybrani rodzice skupiają się na karmieniu kukułki (Tanaka et al. 2011).

Pisklęta mogą koordynować żebranie o pokarm, co stwierdzono u mewy śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* (Mathevon i Charrier 2004). Rodzice reagowali nie na pojedyncze najgłośniejsze pisklę, ale na łączną intensywność żebrania.

Zajady to kolorowo ubarwione, zazwyczaj żółte lub pomarańczowe, brzegi dzioba u ptaków wróblowych zaopatrzone w liczne zakończenia nerwowe, a więc szczególnie czułe na dotyk. Wnętrze paszczy u wróblowych jest także jaskrawo ubarwione: żółte lub czerwone; niekiedy



Schemat ubarwienia wnętrza dzioba (Gotzman i Jabłoński 1972, rys. J. Desselberger). 1. *Pyrrhula pyrrhula*, 2. *Coccythraustes coccythraustes*, 3. *Fringilla coelebs*, 4. *Serinus serinus*, 5. *Turdus philomelos*, 6. *Lanius collurio*, 7. *Sylvia atricapilla*, 8-9. *Sylvia borin*, 10. *Curruca nisoria*, 11. *Curruca communis*, 12. *Curruca curruca*, 13. *Hippolais icterina*, 14. *Linaria cannabina*.



Plamy na języku u piskląt pokrzywnicy *Prunella modularis* (Lara et al. 2021) (a) język 2-dniowego pisklęcia; (b) język 8-dniowego pisklęcia z dwoma kropkami u podstawy; (c) widok z góry gniazda z czterema pisklętami, jedno z nich ma plamy na języku.

na górnej szczęce lub języku znajdują się ułożone symetrycznie ciemne plamki. Plamki są zapewne sygnałem pobudzającym rodziców do karmienia, ale niekiedy uważa się, że nie pełnią żadnej funkcji (Dugas 2010, 2015). Schuetz (2005) usunął kropki z zajądów piskląt astryldy falistej *Estrilda astrild*, po czym pisklęta bez kropek karmiono rzadziej niż te z cętkami, co sugeruje, że ubarwienie paszczy może wskazywać na kondycję osobniczą. Świeżo po wykluciu z jaj pisklęta kierują rozwarte dzioby „na oślep”, instynktownie unosząc dziób do góry. Z czasem, wraz z rozwojem słuchu i wzroku, pisklęta zwracają paszcze w kierunku dzioba rodziców, a kropki na języku i szczękach dzioba zanikają. Dlatego przedstawione na rycinie (str. 144) schematyczne wzory wnętrza paszczy mogą odzwierciedlać różne fazy zanikania, a niekiedy, tak jak u pokrzywnicy *Prunella modularis*, mogą pojawiać się kropki dodatkowe (Lara et al. 2021). Jednak ta dodatkowa rozmyta plamka na końcu języka, stwierdzona u 87% badanych piskląt (n=200), ma tendencję do zanikania w 3–6 dni po wykluciu, a wszystkie plamy zanikają do miesiąca po wykluciu.

Liczba przylotów z pokarmem do gniazda

W okresie karmienia piskląt ptaki pracują najintensywniej w całym roku. U szpaka *Sturnus vulgaris* efektywny czas pracy wynosi przeciętnie – 17,1 godziny, jaskółki oknówki *Delichon*

urbicum – 18,05 godziny, bogatki *Parus major* – 18,37 godziny, jerzyka *Apus apus* – 19,09 godziny, muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca* – 19,3 godziny, muchołówki szarej *Muscicapa striata* – 20,13 godziny, a u pleszki *Phoenicurus phoenicurus* – 20,18 godziny (Mikheev 1996).

Małe i średniej wielkości ptaki przylatują do gniazda 4–12 razy na godzinę. Bielik amerykański *Haliaeetus leucocephalus* pojawia się 4–5 razy dziennie. Najwięcej, bo aż 990 lotów dziennie, dziennie zanotowano w dużym lęgu bogatki *Parus major*; muchołówka żałobna *Ficedula hypoleuca* przynosi jedzenie co dwie minuty, wykonując około 6200 lotów przez cały okres gniazdowy, zaś fibik oliwkowy *Sayornis phoebe* w ciągu 17 dni przyniósł pokarm do gniazda aż 8942 razy (Podulka et al. 2004). Rekordzistą był samiec strzyżyka śpiewnego *Troglodytes aedon*, który karmiąc 12-dniowe pisklęta przez około 14 godzin przyniósł pokarm 1217 razy, czyli co 47 sekund (Podulka et al. 2004). Rodzice muszą zebrać mniej więcej 2–3 razy tyle pokarmu dla piskląt niż potrzebują dla siebie, m.in. dlatego jerzyk *Apus apus* w poszukiwaniu pokarmu wykonuje codziennie loty o długości 1000 km (Gill i Prum 2019). Niezwykle wśród ptaków morskich są albatrosy, które na polowaniu przebywają nawet przez 10 dni, w odległości prawie 2000 kilometrów od kolonii (Pinaud et al. 2005).

Rodzice większości ptaków wróblowych nie latają tak daleko po pokarm dla piskląt jak ptaki



Mewa biała *Larus hyperboreus* zjadająca jaja edredona *Somateria mollissima* (©Allan Hopkins/Flickr.com)

morskie. Zazwyczaj lot trwa kilka/kilkanaście sekund na odległość do 150 metrów od gniazda. U wodniczki *Acrocephalus paludicola* średnia długość lotu wynosiła niecałe 32 metry, a przy obfitości zdobyczy samice schodziły z gniazda i na piechotę poszukiwały pokarmu (Dyrzcz 2020). Co do zasady, im ptaki są większe, tym dalej latają po pokarm, np. kwiczoł *Turdus pilaris* poszukuje pokarmu do 300 metrów wokół gniazda (Norman 1994); ale błotniak stawowy *Circus aeruginosus* zazwyczaj 1,5–3 km (Clark 1995); ptaki szponiaste nawet do 10 km.

Szpak *Sturnus vulgaris* pojawia się przy gnieździe do 198 razy na dobę; jaskółka dymówka *Hirundo rustica* do 295 razy, dzięcioł duży *Dendrocopos major* do 300 razy, pleszka *Phoenicurus phoenicurus* do 469 razy, muchołówka szara *Muscicapa striata* do 484 razy, muchołówka żałobna *Ficedula hypoleuca* do 561 razy (Mikheev 1996); natomiast duże ptaki szponiaste i sokoły pojawiają się przy gnieździe 2–3 razy dziennie, część gatunków morskich tylko raz, a pingwiny co kilka dni, a nawet tygodni.

WZROST I ROZWÓJ PISKŁĄT

Świeżo wyklute pisklę nie jest w stanie regulować swojej temperatury ciała. Dzięki plamie lęgowej rodzice lub rodzic utrzymują odpowiednią temperaturę ciała pisklęcia, zbliżoną do poziomu, przy którym enzymy trawienne działają najlepiej. Gdy pisklę rośnie, zaczyna wyrastać puch, a później pióra młodociane. Kiedy pisklę



Rytuał karmienia u pingwina królewskiego *Aptenodytes patagonicus* (©Elizabeth Oliver/Flickr.com)

potrafi już przetwarzać pokarm przynoszony przez rodziców także na energię i wykorzystuje ją do termoregulacji, to zwykle u wróblowych ma już otwarte oczy; niedługo później większość młodych posiada już zdolności termoregulacji.

Wzrost sam w sobie stanowi główną część całkowitych wydatków energetycznych we wczesnym okresie rozwoju piskląt. W całym okresie rozwoju skierowana na wzrost stanowi 21–40% budżetu energetycznego pisklęcia.

Pisklęta wymagają dużych ilości białka, szczególnie we wczesnym okresie rozwoju. Ilość spożywanego przez pisklęta pokarmu jest ogromna i w ciągu pierwszych dni życia może przekraczać ciężar samego pisklęcia. Wskutek tego masa piskląt za dobę u wróblowych zwiększa się



Pisklęta i rodzice kulona *Burhinus oedicnemus*, zwraca uwagę krytyczne ubarwienie piskląt (©Dominique Tissier)

o 20–30%, czasami nawet do 60%. Osiągnięcie masy dorosłych ptaków jest także zróżnicowane. U ptaków o małej masie ciała przyrost przebiega zwykle szybciej niż u ptaków dużych. Młody strzyżyk *Troglodytes troglodytes* już w 8 dniu życia osiąga masę osobnika dorosłego, kobuz *Falco subbuteo* – w 26 dniu życia (Gill 2007). Pisklę wrony amerykańskiej *Corvus brachyrhynchos* ma po wykluciu masę 15 gramów, ale po 18 dniach wzrostu masa wzrasta do ponad 300 gramów (Ignatiuk i Clark 1991), co oznacza 20-krotny przyrost. W miarę rozwoju pisklęcia wzrost ulega spowolnieniu; gdy większość młodych wróblowych opuszcza gniazdo, ma masę 70–80% ciężaru ciała rodziców.

U niektórych gatunków pisklęta w okresie gniazdowym mają tak dużą masę, że są cięższe niż ich rodzice. Ekstremalnym przykładem jest wymarły gołąb wędrowny *Ectopistes migratorius*. Młode tuż przed wylotem z gniazda miały masę ciała większą niż rodzice, w związku z tym rodzice pozostawiali je na gnieździe i odlatywali. Młode stopniowo traciły na masie i kiedy osiągały ciężar rodziców, opuszczały gniazdo (Schorger 1955); u albatrosa szarogłowego *Thalassarche chrysostoma* pisklęta mają w pewnym okresie masę do 30% większą niż rodzice, zanim spadnie ona przed samym wylotem z gniazda (Reid et al. 2000). Zjawisko to zapewnia pisklątom wystarczające zasoby w kluczowym dla nich okresie wzrostu piór przed opuszczeniem gniazda. Podobny wzorzec wzrostu występuje u jerzyków *Apus apus*; nadmiar masy u piskląt związany jest tu z kosztami rozwoju wyjątkowo dużych



Pisklę kulika wielkiego *Numenius arquata* – typowy zagniazdownik (©Piotr Świętochowski)



Pisklęta pingwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri* (©Martha de Jong-Lantink/Flickr.com)

i kluczowych piór skrzydeł i z precyzyjnym dostosowaniem ich masy w momencie wylotu.

Zasobność rewiru lęgowego w pokarm może wpływać na płęć przyszłych pokoleń. Samice namorzynka seszelskiego *Acrocephalus sechellensis* na ubogich w pokarm terytoriach manipulowały płcią swego potomstwa w ten sposób, że z jaj głównie wykluwały się samce (z 77% wszystkich jaj), bo te szybko się usamodzielniają i odlatują, a na terytoriach zasobnych kłuło się tylko 13% samców, podczas gdy 87% były to samice, które pozostawały na miejscu i przystępowały do rozrodu (Komdeur et al. 2002).

Embriogeneza

Hamburger i Hamilton (1951) przedstawili szczegółowe stadia rozwoju zarodków kury, dzieląc je na 45 etapów, z kilkoma podetapami. Klasyfikacja ta jest powszechnie stosowana, także dzisiaj (Bellairs i Osmond 2005). Poniżej przedstawiono uproszczony schemat rozwoju zarodka przedstawiający kolejne doby. Rozwój zagniazdowników i gniazdowników jest bardzo zbliżony (Koppl et al. 2005).

Fazy rozwojowe piskląt kury domowej:

1 dzień

- 16 godzin – widoczny zarodek
- 18 godzina – widoczny przewód pokarmowy
- 20 godzina – rozpoznawalny jest kręgosłup
- 21 godzina – rozwija się układ nerwowy
- 22 godzina – formuje się głowa
- 24 godzina – skupisko komórek w okolicy głowy zapoczątkowują powstawianie oczu

2 dzień

- 25 godzina – widoczne serce
- 35 godzina – zawiązki ucha
- 42 godzina – bicie serca

3 dzień

- 60 godzina – początek nosa
- 62 godzina – formują się nogi
- 64 godzina – początek rozwoju skrzydła



Pisklę czajki *Vanellus vanellus* (©Michał Baran)

4 dzień – widoczny język



Samiec wróbla *Passer domesticus* karmiący pisklę tuż przed jego wylotem z gniazda (©CJ Berry/Flickr.com)

- 5 dzień – tworzenie narządów płciowych i różnicowanie płci
- 6 dzień – widoczny jest dziób
- 7–8 dzień – początek formowania się piór
- 9 dzień – koniec dzioba utwardza się, tworzy ostry ząb
- 13 dzień – na nogach rogowacieje naskórek i powstają pazury
- 14 dzień – zarodek przyjmuje pozycję właściwą do przebicia skorupki
- 16 dzień – pazury i dziób są pełni ukształtowane
- 18 dzień – dziób obraca się w kierunku komory powietrznej
- 19 dzień – woreczek żółciowy zaczyna być wchłaniany
- 20 dzień – woreczek żółciowy zostaje całkowicie wchłonięty, a embriion zajmuje całą przestrzeń jaja z wyjątkiem komory powietrznej
- 21 dzień – klucie.

W początkowym etapie rozwoju piskląt wymagają one dużych ilości białka. W tym czasie ptaki niektórych gatunków, które na co dzień odżywiają się pokarmem roślinnym, karmią swoje pisklęta wyłącznie pokarmem pochodzenia zwierzęcego, np. wróbel *Passer domesticus*, mazurek *Passer montanus*. Gołębie, flamingi i pingwiny przetwarzają wstępnie pokarm w specjalnych narządach (u gołębi – w wolu) i dopiero później karmią pisklęta. Mleczko flaminga różowego *Phoenicopterus roseus* początkowo jest jedynym pokarmem piskląt, zawiera dużo tłuszczu, ale mniej białka niż mleczko gołębia. Przetworzony w przełyku pokarm pingwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri* jest bardzo bogaty w tłuszcz i białko, dzięki czemu w pierwszym tygodniu życia pisklęta podwajają masę ciała (Gill i Prum 2019). Również gołębie skalne *Columba livia*



Wykluwanie się piskląt mewy siwej *Larus canus* (©Viðir Örn Jónsson)



Wykluwanie się piskląt sowy uszatki *Asio otus* (©Vasiliy Vishnevskiy)

Pisklęta śmieszki *Chroicocephalus ridibundus*, u góry świeżo wyklute pisklę (©Michał Baran)

cehuje, dzięki mleczku, nadzwyczajne tempo rozwoju. Mleczko składa się głównie z białka 11,0–18,8% i tłuszczu 4,5–12,7%, reszta to woda 64–87% i niewielka ilość węglowodanów 1–2% (Sales i Janssens 2003). Wydzielanie mleczka regulowane jest przez prolaktynę – hormon przysadki, który wpływa na intensywny rozrost i grubienie nabłonka wyścielającego ściany wola. Rozrastając się nabłonek się łuszczy, a w wolu nagromadza się żółtawy, serowaty płyn, który

składa się z komórek nabłonka, kropelek tłuszczu i śliny. Skład mleczka zmienia się przez czas karmienia piskląt, a mniej więcej po trzech tygodniach od wyklucia piskląt grubość nabłonka wola wraca do normy (Podulka et al. 2004).

Tempo wzrostu regulowane jest wieloma czynnikami. Do najważniejszych należą ilość i jakość pokarmu, warunki pogodowe (temperatura i deszcz). U jerzyków *Apus apus* okres po-



Pisklęta pokrzywnicy *Prunella modularis* (©Nottsexminer/Flickr.com)

bytu w gnieździe waha się od 35–56 dni i zależy od warunków pokarmowych, a pisklęta mogą przetrwać praktycznie bez pokarmu nawet 21 dni; w tym czasie obniżają temperaturę ciała i przestają rosnąć (Gill 2007).

PRZYGOTOWANIE DO PIERWSZEGO LOTU

Większość wróblowych opuszcza gniazdo po około 9–12 dniach od wyklucia. Przed uzyskaniem pełnej samodzielności, rozpraszają się zwykle w gęstwinie roślin, cały czas nawołując rodziców. Dzięki temu rozproszeniu pisklęta są bezpieczniejsze niż w gnieździe. W miarę jak ich pióra się rozwijają, pisklęta są karmione coraz rzadziej, aż do momentu, gdy stają się samodzielne. W tym czasie uczą się poszukiwania pokarmu, podnoszenia jedzenia, łapania owadów. Pisklęta niektórych ptaków morskich i słodkowodnych często opuszczają gniazdo na długo przed uzyskaniem lotności; te ptaki kontynuują rozwój na wodzie, do momentu, gdy już potrafią latać. Błotniaki stawowe *Circus aeruginosus* często zrzucają młodym myszy w taki sposób, aby te musiały łapać je w powietrzu. Niektóre zimorodki *Alcedo atthis* mogą w obecności młodych wypuszczać do wody osłabione ryby, które są łatwym celem dla dorastających młodych.

Rodzice i młode w tym okresie wydają szereg głosów, które trzymają rodzinę w kontakcie: rodzice wydają głosy nawoływania, aby przywabić swoje młode; głosy alarmowe wydawane przez dorosłe lub młode natychmiast wywołują reakcję kucania i zastygania u piskląt, a głosy zaniepokojenia wydawane przez młode przyciągają dorosłych w ich pobliże. W miarę jak

pisklęta dorastają, w grupie zwykle wykształca się hierarchia, młode często rywalizują ze sobą.

Duże ptaki, takie jak pelikany, bociany, ptaki szponiaste itd., przed wykonaniem pierwszego lotu intensywnie ćwiczą skrzydła. Wykonują to na skraju gniazda lub na okolicznych gałęziach, skałach, krzewach. Rodzice często zachęcają młode do opuszczenia gniazda, głośno nawołując. Pierwszy lot jest zazwyczaj niepewny i krótki. Pisklęta gągoła *Bucephala clangula* mają utrudnione zadanie, opuszczają bowiem dziuplę położoną niekiedy kilkanaście metrów nad ziemią. W trakcie skoku pisklęta rozkładają szeroko stopy z płetwami pomiędzy palcami i intensywnie machają niewykształconymi jeszcze skrzydłami; upadek na ziemię nie przynosi im jednak żadnej szkody, dzięki grubej warstwie puchu i chrzęstnym kościom, które amortyzują upadek. W miastach samice kaczki krzyżówki *Anas platyrhynchos* prowadzą młode ulicami, niekiedy między jadącymi samochodami. Pisklęta kazarek gniazdujących na dachach także skaczą na ziemię. Pisklęta ptaków morskich gniazdujących na wysokich klifach skaczą wprost do wody niekiedy z wysokości 200 metrów.

Po wylocie z gniazda rodzice zazwyczaj doprowadzają młode bliżej źródeł pokarmu. Pisklęta większości ptaków wróblowych po uzyskaniu lotności przebywają z rodzicami jeszcze przez 2–3 tygodnie. W tym czasie uczą się od rodziców i innych osobników w stadzie wyszukiwania źródeł pokarmu, obrony przed drapieżnikami, zachowań socjalnych, komunikacji w stadzie, znajdowania odpowiednich noclegowisk itd. U mew i rybitw rodzina może przebywać razem nawet do pół roku, a u łabędzi czarnodziobych *Cygnus atratus* młode mogą trzymać się rodziców nawet przez 2 lata. Rodzice sokołów wędrownych *Falco peregrinus* rozwijają umiejętności młodych poprzez zabawę i inne działania w grupie, intensywnie szkoląc



Kainizm u orlika *Clanga pomarina*, starsze pisklę dziobie to wyklute później (©Lubelskie Towarzystwo Ornitologiczne)



Pisklę rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* (©Michał Baran)

się w lataniu i polowaniu. W takich akrobatycznych zabawach odbierają od rodziców jeszcze żyjącą, ale osłabioną zdobycz, i rozwijają sztukę polowania. Ponadto młode ptaki gonią wszystkie większe gatunki ptaków, dopiero z czasem zaczynają się skupiać na ptakach mniejszych, czyli potencjalnych ofiarach; młode sokoły zależne są od rodziców jeszcze przez 1–2 miesiące.

U łabędzi czarnodziobych *Cygnus columbianus* rodzice chronią młode na dwa sposoby: reagują agresywnie, gdy ich potomstwo jest zagrożone, a także, co bardziej subtelne, sama obecność dorosłych zmniejsza zagrożenie ze strony innych dorosłych łabędzi. Chociaż rodzice nie bronią już potomstwa w drugim i trzecim roku życia, to potomkowie nadal mogą odnosić korzyści z obecności rodziców (Scott 1980).

Wśród wróblowych czas od wyklucia do uzyskania samodzielności waha się od około 25 dni do kilku miesięcy. Młode stają się jednak sprawnymi lotnikami w wieku około 17 dni, a całkowicie niezależne – w wieku około 28 dni. Zwykle duże ptaki drapieżne potrzebują nawet 6 miesięcy dla całkowitego usamodzielnienia się.

Większość młodych ptaków nie rozpoznaje swoich rodziców przez jakiś czas po wykluciu.

Pisklęta zebrzą o pokarm prawie u każdego ptaka, który zbliża się do gniazda – nawet u drapieżnika; z czasem uczą się rozpoznawać swoich rodziców i oszczędzają energię na zebranie, wybierając tylko te momenty, kiedy jest najbardziej prawdopodobne, że doprowadzi to otrzymania pokarmu.

Młode wielu gatunków gniazdujących kolonijnie rozpoznają własnych rodziców już we wczesnym wieku. Identyfikacja ta pozwala im przygotować się na przyjęcie pokarmu, gdy tylko rodzic przybędzie; pisklęta rozpoznają nawoływania rodziców w 6 dniu życia u mewy karaibskiej *Leucophaeus atricilla*, w 3 dniu u nurzyka polarnego *Uria lomvia*, w co najmniej w 14 dniu (Gill i Prum 2019).

UBARWIENIE PISKŁĄT

Okrycie puchowe

Świeżo wyklute pisklęta pokrywa puch, choćby szczątkowy. Nagie lub prawie nagie po wykluciu z jaja są pisklęta gniazdowników, dzięciołów i kormoranów, a przede wszystkim ptaków wróblowych, takich jak pokrzewki, trzciniaki, wróble itd. Pisklęta zagniazdowników pokrywa



Pisklęta kawki *Corvus monedula*, typowego gniazdownika właściwego (©Michał Radziszewski)

Wodnik *Rallus aquaticus* – typowy gniazdownik niewłaściwy (©Jacek Drozda)



obfity puch, który niekiedy jest barwny i tworzy na ciele piskląt wymyślne wzory – szczególnie ładnie wyglądają pisklęta siewek lub rybitw, który mają w tej szacie wyraźne ubarwienie ochronne.

Pierwotne pióra puchowe wyrastają w miejscach zwanych pteryliami, zaś naga skóra, nieporośnięta puchem nazywana jest apterium. W miarę rozwoju piskląt puch zastępują pióra. U pewnych grup ptaków, np. u sów lub ptaków szponiastych, pierwotny puch (neoptyl) zastępowany jest po kilku, najwyżej kilkunastu dniach przez drugą szatę puchową zwaną mezoptylem. Pióra te zwykle mają stosinę, ale ich chorągiewki są zbudowane z rzadko rozmieszczonych, cienkich promieni zaopatrzonych w promyki, ale bez haczyków (Cofta 2011). Stąd pisklęta sów wyglądają jak puszyste kulki, w grubej warstwie izolacji cieplej. W takiej postaci opuszczają gniazdo

i przesiadują w otoczeniu gniazda (z wyjątkiem sóweczki *Glaucidium passerinum*, której młode wylatują z gniazda). W skład mezoptylu sów wchodzi sterówki i lotki, a jego resztki pozostają najdłużej na wierzchu głowy, brzuchu, po bokach u dołu tułowia i na goleniach (Cofta 2011).

Zmienność osobnicza wzorów ubarwienia u piskląt blaszkodziobych, perkozów i niektórych chruścieli jest bardzo duża. Rozmiary i kształt plamek oraz pasków to cechy ściśle osobnicze (Cofta 2007). Cechy przedstawiane na rycinach są więc siłą rzeczy uśrednione. Kolejnym utrudnieniem w rozpoznawaniu piskląt z grupy Nonpasserines mogą być mieszańce międzygatunkowe; ponadto kaczki, ze względu na pasożytnictwo lęgowe, mogą wodzić pisklęta różnych gatunków, a obserwując samice z młodymi określonego gatunku, trzeba pamiętać, że może ona wodzić młode innego gatunku.



Pisklęta płomykówki *Tyto alba* – typowego gniazdownika właściwego (©Michał Radziszewski)

Pterylioza

Pióra puchowe są doskonałymi izolatorami, pod pewnymi względami przewyższającymi materiały izolacyjne stosowane w ludzkiej odzieży, naturalne lub sztuczne, takie jak wełna czy poliestry. Jest to szczególnie ważne dla ptaków żyjących w chłodnym klimacie, jak również dla ptaków wodnych, nurkujących lub pływających. Ostatnie badania przypisują te wyjątkowe zdolności izolacyjne puchu niezwykle delikatnej strukturze jego włókien.

Zbyt duża ilość puchu utrudnia przekazywanie ciepła z ciała rodzica do młodych. Dlatego pisklęta często mają tylko skąpy puch, co pozwala na bardziej efektywne otrzymywanie



Turdus viscivorus



Carpodacus erythrinus



Schoeniclus schoeniclus



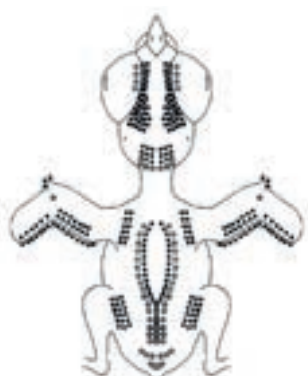
Turdus pilaris



Turdus iliacus



Turdus philomelos



Corvus corax



Turdus torquatus



Turdus merula



Corvus monedula



Corvus frugilegus



Corvus corone

Pterylioza grzbietowej części ciała piskląt wybranych gatunków (Ilâşenko 2015)

ciepła przez ciepłą, nagą skórę (plama lęgowa) na brzuchu rodzica. W niektórych przypadkach, u wolniej rozwijających się młodych (np. u jastrzębi i sów), które nie potrafią latać przez wiele tygodni po wykluciu i spędzają wiele dni samotnie w gnieździe, pisklęta mogą mieć puch utrzymujący się przez większą część okresu gniazdowego.

U ptaków w okresie lęgowym wyróżniamy trzy rodzaje piór puchowych:

- puch pierwotny (tzw. puch pisklęcy, pióro pierwotne, puch natalny, neoptyl), rozwijający się już w okresie zarodkowym, utrzymujący się najwyżej do drugiego tygodnia życia. Jest on często gęsty i zwarty; tworzy trwałą izolację cieplną, jakby futerko. Stanowi wierzchołkową część piór definitywnych. U gniazdowników wyrasta jedynie na pteryliach, jednakże czasami praktycznie nie występuje (np. u dziuplaków), zaś u zagniazdowników, np. blaszkodziobych, rozmieszczony jest równomiernie na całym ciele. Pióra puchowe są pozbawione dutki i stosiny.
- puch wtórny (mezoptyl, druga szata puchowa),
- drugi, rzadko trzeci puch pisklęcy pojawiający się najpóźniej w drugim tygodniu życia piskląt, np. z rzędu blaszkodziobych czy sów. Jest on zazwyczaj bardziej zszarżały i mniej kontrastowy w porównaniu do puchu pierwotnego. Kształt ma bardziej wydłużony i welnisty, zatem przysłania intensywnie barwy i rysunek puchu pierwotnego.

Puch podszytowy spotykany u ptaków dorosłych. Składa się z bardzo krótkiej stosiny (rzadko stosiny brak) i osadzonych na jej górnym końcu gałązek prostych i rozwidlonych, posiadających promienie o delikatnych i wiotkich chorągiewkach. Zwykle jest równomiernie rozmieszczony na ciele. U ptaków związanych ze środowiskiem wodnym w okresie lęgowym na brzusznej stronie ciała tworzy się jakby podusz-



Pisklę bataliona *Calidris pugnax* – typowego zagniazdownika właściwego (©Tomasz Cofta)

ka z puchu. U edredona *Somateria mollissima* puch wyściełający gniazdo ma masę nawet 20 g.

ŻŁOBKI

Po opuszczeniu gniazd młode niektórych gatunków, takich jak pelikany, flamingi, pingwiny czy rybitwy, zbierają się w tzw. żłobki, którymi opiekuje się jeden lub więcej osobników dorosłych. Liczba młodych w żłobku jest zróżnicowa-



Pisklę głuszca *Tetrao urogallus* (u góry) oraz cietrzewia *Lyrurus tetrix* (u dołu) – oba gatunki to typowe zagniazdowniki właściwe (©Tomasz Cofta)

na w zależności od gatunku: żłobki pingwinów liczą po kilkanaście młodych (np. u pingwina Adeli *Pygoscelis adeliae*) do ogromnych zgrupowań liczących kilka tysięcy młodych (np. u pingwina królewskiego *Aptenodytes patagonicus*), jeszcze większe żłobki tworzą flamingi małe *Phoeniconaias minor* – te liczą do 30000 piskląt (Podulka et al. 2004). Wiek, w jakim młode gromadzą się w żłobki, jest także zróżnicowany – pisklęta flamingów czynią to już w wieku 3–5 dni życia, kakadu różowego *Eolophus roseicapilla* w wieku 46 dni, pingwin Adeli i pingwin białobrewy *Pygoscelis papua* – w 2–3 tygodniu życia, a pingwina cesarskiego *Aptenodytes forsteri* dopiero w wieku 6 tygodni.

Tworzenie żłobków jest mało poznane, ale z pewnością pisklęta pingwinów gromadzą się w zwarte grupy po to, by oszczędzać energię w zimnym polarnym klimacie – temperatura wewnątrz grupy jest o około 10°C wyższa niż na zewnątrz żłobka, a nakłady metaboliczne zmniejszą się o 13–47%. Ponadto tylko niewielka liczba dorosłych musi pilnować piskląt, a pozostałe ptaki mogą nawet na wiele dni opuścić kolonię poszukując pokarmu (Le Maho et al. 1976, Podulka et al. 2004).

Pisklęta amerykańskiego pelikana dzioborogiego *Pelecanus erythrorhynchos* skupiają się w gromady głównie w nocy, kiedy rodzice wylatują na żerowiska, rano, gdy rodzice wracają z pokarmem, żłobki się rozpadają.

Nieco inny charakter mają żłobki tworzone przez ptaki wodne. Pisklęta tych gatunków są typowymi zagniazdownikami i wkrótce po wykluciu są bardzo samodzielne i same poszukują pokarmu. Dorosłe ptaki jedynie pilnują takiej gromady piskląt i prowadzą je na obfite żerowiska. Większe zgromadzenia piskląt skuteczniej konkurują o zasoby pokarmowe (Podulka et al.

2004). Z rodzimych gatunków małe żłobki tworzą np. gągoły *Bucephala clangula*, hełmiatki *Netta rufina*, krzyżówki *Anas platyrhynchos*, bernikle, i edredon *Somateria mollissima*.

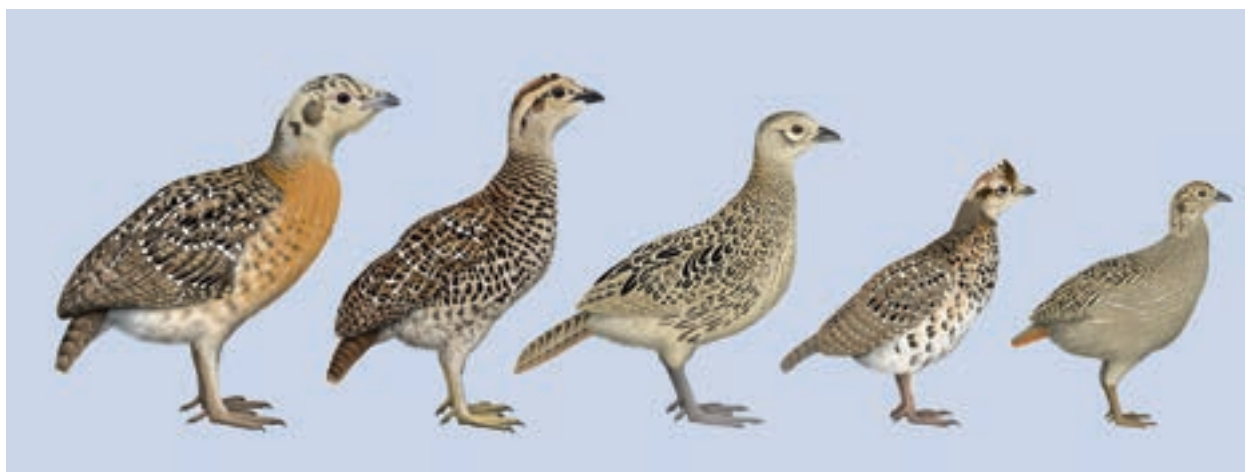
EFEKTYWNOŚĆ LĘGOWA

Ponieważ niski sukces reprodukcyjny może być znaczący w przypadku spadku liczebności niektórych gatunków ptaków wróblowych (Sherry i Holmes 1992, Ballard et al. 2003), lepsze zrozumienie czynników wpływających na udatność reprodukcji jest niezbędnym elementem działań na rzecz ochrony ptaków (Martin 1995).

Stosuje się kilka parametrów określających sukces rozrodczy ptaków. Do najczęściej używanego należy zaliczyć sukces lęgowy – wskaźnik wyrażony w procentach, przedstawiający udział lęgów pomyślnych w stosunku do liczby zajętych pierwotnie gniazd. W strefie umiarkowanej Europy i Ameryki Północnej sukces rozrodczy ptaków wynosi około 46% (22–77%); u zagniazdowników jest większy i przeciętnie 65% piskląt opuszczało gniazdo. U dziuplaków sukces jest jeszcze większy – około 66% kończy się szczęśliwie (26–94%), zaś u ptaków zasiedlających lasy równikowej sukces jest mały i wynosi 23–25% (Payevsky 1985).

Innym wskaźnikiem jest produktywność, czyli średnia liczba podlotów na zajęte gniazdo, przy pozytywnym efekcie lęgu (inaczej jest to liczba młodych odchowanych przez konkretne pary), np. produktywność bielika *Haliaeetus albicilla* w Polsce wynosi średnio 1,06 młodego, pustułka *Falco tinnunculus* – 4,4 młodego (Mizera 1999, Śliwa i Rejt 2006).

Czasami używa się jeszcze jednego wskaźnika, tzw. udatności lęgów, czyli liczby lęgów z suk-



Sylwetki młodocianych ptaków z rodziny Tetraonidae: od lewej – głuszec *Tetrao urogallus*, cietrzew *Lyrurus tetrrix*, bażant *Phasianus colchicus*, jarząbek *Tetrastes bonasia* oraz kuropatwa *Perdix perdix* – typowe zagniazdowniki właściwe (©Tomasz Cofta)

cesem, w których odchowane zostało choćby jedno młode, w stosunku do liczby wszystkich zajętych gniazd.

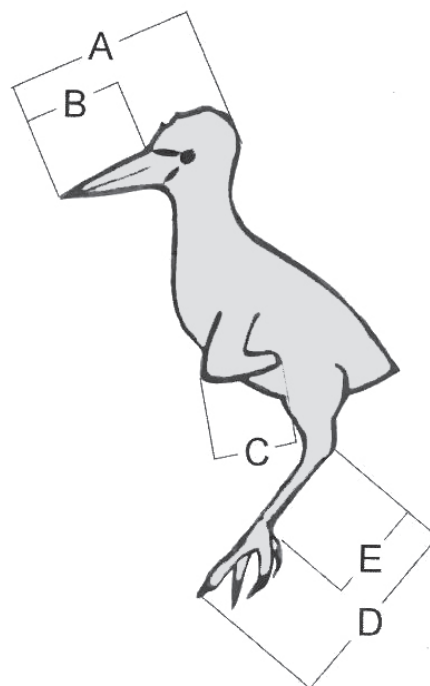
Efektywność rozrodcza w ciągu roku zależy od wielu czynników:

- wieku samicy przystępującej do rozrodu – starsze samice (tj. przystępujące co najmniej 2 razy do rozrodu) prawie zawsze wyprowadzają większą liczbę młodych, np. u bogatki *Parus major* najwięcej młodych wyprowadzają pary w wieku 2–4 lat (Perrens i Moss 1974),
- drapieżnictwa,
- kolejności lęgu – zwykle rodzice w pierwszych lęgach, na początku sezonu rozrodczego, wychowują większą liczbę młodych, co powoduje obfita baza pokarmowa,
- liczby lęgów w sezonie,
- doświadczenia rodziców,
- warunków atmosferycznych,
- zasobności siedliska,
- pasożytnictwa lęgowego,
- zagęszczenia populacji – u nurzyka *Uria aalge* efektywność gniazdowania wzrasta w miarę wzrostu zagęszczenia kolonii, zaś odwrotnie u mewy śmieszki *Chroicocephalus ridibundus* – kiedy zagęszczenie się zmniejsza (Payevsky 1985).

W trakcie trwania sezonu lęgowego następuje istotny spadek sukcesu lęgowego (Różycki 2014). Obserwowano to m.in. u głuptaka galapagoskiego *Sula granti*, rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* czy nurzyka *Uria aalge*. Część badań wskazuje na to, że termin klucia ma długofalowe konsekwencje i przekłada się na szanse rozrodu. W przypadku kaczek – czernicy *Aythya fuligula* i głowienki *Aythya ferina* – stwierdzono, że z wczesnych lęgów wychowuje się więcej młodych (Blums et al. 1997).

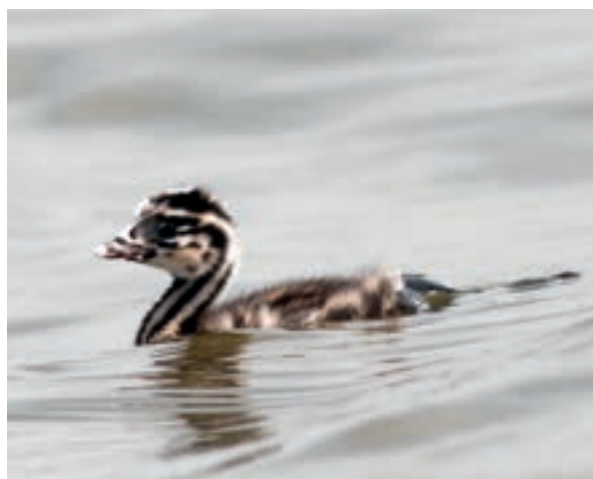


Pisklęta błotniaka łąkowego *Circus pygargus* – typowego gniazdownika właściwego; pisklęta wykluwają asynchronicznie (©Janusz Stępniewski)



Metodyka wykonywania pomiarów biometrycznych młodego baka *Botaurus stellaris*: A – długość głowy z dziobem, B – długość dzioba, C – długość skrzydła, D – długość skoku z najdłuższym palcem i pazurem, E – długość skoku (Polak 2017)

U rybitwy rzecznej *Sterna hirundo* i mewy trójpalczastej *Rissa tridactyla*, samice, które są częściej karmione przez swoich partnerów podczas okresu składania jaj, składają większe lęgi (Nisbet 1977, Helfenstein et al. 2004). Zapewnienie pożywienia samicy zwiększa szanse pary na wychowanie większej liczby młodych, ponieważ samica nie musi spędzać wiele czasu na żerowaniu, może poświęcić więcej czasu na inkubację jaj, a ostatecznie zainwestować więcej energii w karmienie młodych, pozostając w lepszej kondycji.



Pisklę perkoza dwuczubego *Podiceps cristatus* – typowego zagniazdownika właściwego (©Michał Baran)



Sieweczka rzeczna *Charadrius dubius* – typowy zagniazdownik właściwy (©Artur Gerersdorf)

OKREŚLANIE WIEKU PISKŁĄT NA PODSTAWIE STOPNIA ROZWOJU CECZ

Sposoby określania wieku piskląt opisywano zarówno dla pojedynczych gatunków, jak i dla całych grup gatunków (Kania 2001, Jongsomjit et al. 2007). Ich zasadą jest ustalenie najbardziej prawdopodobnego wieku pisklęcia, według jednej lub kilku cech: długości skrzydła lub wybranej lotki, dzioba lub skoku, stopnia rozwoju piór i szpary ocznej, masy ciała (Kania 1983).

Masa ciała to najczęściej wykorzystywany parametr, zapewne z powodu prostoty jego pobierania. Jednakże przyrost masy ciała podlega w wysokim stopniu wpływom zewnętrznym i nie zawsze odzwierciedla faktyczną dojrzałość piskląt (Boag 1987, Lepczyk i Karasov 2000). U ptaków niektórych gatunków masa ciała w końcowym fazie wzrostu piskląt jest większa niż ptaków starych i dopiero tuż przed wylotem albo po wylocie zmniejsza się do poziomu masy dorosłych (Ricklefs 1968).

Długość skrzydła jest prostym pomiarem, opisywanym często w literaturze. Zapewnia dobre oszacowanie różnych faz rozwojowych i oszacowanie wieku (Ricklefs 1975, Haggerty 1994 i McCarty 2001, Polak 2017).

Skok rośnie dość równomiernie nawet w przypadku niedoborów pokarmu, ale u części ga-

tunków początkowo rozwija się bardzo szybko, a później zwalnia (Best 1977, Lepczyk i Karasov 2000).

Wzrost lotek i sterówek następuje bardzo szybko, a przyczyny tego mogą być inne niż wzrostu masy ciała. Ponadto wzrost lotek musi ze zrozumiałych względów przebiegać równomiernie i jak najszybciej, bez względu na czynniki zewnętrzne, co czyni go wiarygodnym wskaźnikiem (King i Hubbard 1981, Boag 1987). U niektórych gatunków lotki rosną najszybciej dopiero w ostatnim okresie życia gniazdowego.

Metoda probabilistyczna polega na określeniu wieku pisklęcia na podstawie stopnia rozwoju upierzenia. Przy jej pomocy ustala się prawdopodobieństwa przynależności pisklęcia, największego, względnie najbardziej rozwiniętego w gnieździe, do którejś z jednodniowych klas wieku. Prawdopodobieństwa odczytuje się ze specyficznych dla gatunku tabel przeliczeniowych. Rozkłady prawdopodobieństw klucia pierwszych piskląt z poszczególnych gniazd w kolejnych dniach sezonu dają się już łatwo zebrać w rozkład dat klucia w populacji. Metoda ta jest najbardziej wiarygodna, ale dotychczas opracowana tylko dla kilku gatunków (Kania 1983, 2001).

Straty gniazdowe

Główną przyczyną strat lęgowych są ataki drapieżników (np. Ricklefs 1969, Martin 1995). W niektórych populacjach straty mogą sięgać nawet 85% wszystkich lęgów i w zasadniczy sposób wpływać na końcowy efekt rozrodczy. Poza tym straty w lęgach spowodowane są przez złe warunki atmosferyczne powodujące głód lub zniszczenie lęgu, działalność człowieka (chemizacja środowiska, wykaszenie, zabiegi agrotechniczne), drapieżnictwo ze strony własnego gatunku, błędną konstrukcję gniazda, niezapłodnienie jaj, choroby, kanibalizm, pasożytnictwo kukulki (np. u łożówki *Acrocephalus palustris*) itd. Ponadto ograniczona liczba bezpiecznych miejsc wyzwała rywalizację wewnątrzgatunkową o te zasoby (Martin 1995).

Obfite opady deszczu, pływy lub wiatry mogą spowodować masowe niszczenie gniazd – zwłaszcza gatunków gniazdujących na bagnach lub ptaków, które gniazdują w koloniach na piaszczystych wyspach. Na obszarach tropikalnych i pustynnych efektywność lęgowa jest często poważnie obniżona przez nieprzewidywalne okresy przedłużonych opadów deszczu lub suszy, efekty często związane z wielkoskalowymi oscylacjami klimatycznymi, takimi jak El Niño (Jaksic i Fariña 2010).

Znaczna część wysiłków związanych z lęgami wielu ptaków wydaje się koncentrować wokół uniknięcia lub oszukania drapieżników. Zamknięte gniazda niewątpliwie chronią lęg przed

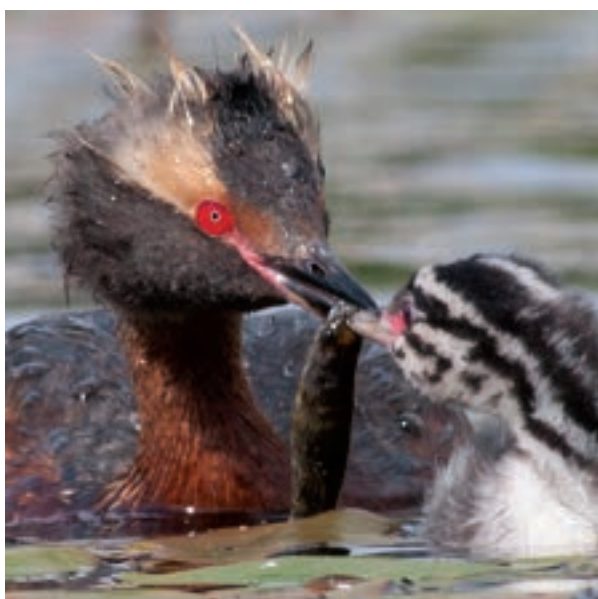
wzrokiem drapieżników. Sroka *Pica pica*, która zwykle buduje gniazdo zamknięte z daszkiem, niekiedy konstruuje gniazda otwarte w postaci czarki. Z 61 gniazd z daszkiem aż 91% piskląt uzyskało samodzielność, zaś z gniazd otwartych (n=18) – jedynie 17%; jaja niszczyły czarnowrony *Corvus corone* (Baeyens 1981). Jerzyki budują swoje gniazda na klifach i pod wodospadami; sieweczki krzykliwe *Charadrius vociferus*, jak i inne gatunki z tego rodzaju, odwodzą drapieżniki od gniazda, udając zranienie; czajki *Vanelus vanellus* i gęsi atakują drapieżniki, które zbliżają się zbyt blisko, a ptaki takie jak remizy *Remiz pendulinus* budują gniazda z fałszywymi otworami wlotowymi.

Wiele gatunków ptaków, szczególnie w regionach tropikalnych, buduje gniazda blisko siedlisk innych agresywnych lub budzących grozę istot, jak mrówki, termity, pszczoły, osy, ptaki drapieżne, ludzie (Collias i Collias 1984).

Porzucanie gniazd i niszczenie całych lęgów zależy od regionu geograficznego. W Rosji około 40% gniazd cietrzewi *Lyrurus tetrrix* ulegało zniszczeniu, zaś u wróblowych – około 45% (22–59%) (Mikheev 1996). Na Mierzei Kurońskiej zniszczeniu uległo wśród gniazd których los był znany – 28,2% gniazd zięby *Fringilla coelebs*, natomiast u zaganiacza *Hippolais icterina* 26,5% gniazd. Odsetek gniazd z jajami i pisklętami, ale niszczonych przez drapieżniki, był znacznie wyższy: u zięby 57,8%, zaś u zaganiacza 78,9% w stosunku do ogólnej liczby strat (Payevsky 1985).

Śmiertelność piskląt

Na podstawie badań prowadzonych w Rosji średnio około 55% piskląt ginie jeszcze w gnieździe. U gatunków gniazdujących w dziuplach lub norach śmiertelność jest mniejsza i wynosi tylko około 33%. Przyczyny zagłady piskląt



Perkoz rogaty *Podiceps auritus* – karmienie piskląt (©Ekaterina Papchinskaya)



Pisklę zielonki *Porzana parva* (©Adrian Ciechanowski)

u wróblowych są złożone, ale około 75% ginie z powodu ataku drapieżników, reszta z niedożywienia, chorób, śmierci rodziców, złej pogody, działalności człowieka. Dorosłe życie osiągają ptaki tylko z 8–18% wszystkich złożonych jaj (Payevsky 1985).

Na przykład w ciągu pierwszych kilku lat większość mew ma średni roczny wskaźnik przeżywalności wynoszący 30–50%, podczas gdy starszych osobników każdego roku przeżywa około 80%. Ten wzorec prawdopodobnie wynika z faktu, że przejście od „bycia karmionym” do samodzielnego zdobywania pożywienia wymaga szybkiego rozwoju umiejętności żerowania i czujności wobec drapieżników. Badania nad dymówkami *Hirundo rustica* przeprowadzone przez Grueblera i Naef-Daenzer (2010) wykazały, że zakres opieki rodzicielskiej po wylocie miał bardzo duży wpływ na przeżywalność: młode otrzymujące opiekę do 6 dni po wylocie miały w ciągu 3 tygodni wskaźnik przeżywalności 23%, podczas gdy te otrzymujące opiekę przez co najmniej 14 dni miały wskaźnik przeżywalności w tym samym okresie – 57%.

Zabijanie piskląt

Dzieciobójstwo występuje dość powszechnie w przyrodzie, ale ilość takich przypadków jest stosunkowo niska. U dymówki *Hirundo ru-*

stica dzieciobójstwo było przyczyną wysokiej (do 25%) śmiertelności, wedle badań z Danii i Ameryki Północnej. Wzrost takich przypadków zależał od zagęszczenia populacji oraz ilości niesparowanych samców. W związku z tym, że samce o długich sterówkach są w lepszej kondycji i mogą efektywniej bronić gniazda, częstotliwość dzieciobójstwa zmniejszała się wraz z wzrostem średniej długości ogona u samców. Takie samce posiadają najsilniejszy układ immunologiczny i posiadają niski poziom hormonów stresu we krwi (Moller 2004).

Konkurencja między pisklętami

Rywalizacja o pokarm między pisklętami jest powszechna u gatunków wykluwających się asynchronicznie. Proces ten nasila się zwłaszcza w okresie niedoboru pożywienia. Dwa pisklęta wydryka antarktycznego *Stercorarius mac-cormicki* mają szansę przeżyć, gdy są zbliżone rozmiarami ciała; szanse te znacznie maleją, jeżeli jedno jest mniejsze zaledwie o 10% (Procter 1975).

Kainizm to zjawisko zabijania młodszego pisklaka przez starsze. Przyczyny takiego zachowania nie są znane, choć zjawisko to występuje u wielu gatunków ptaków szponiastych, zwłaszcza u orłów (Gerhardt et al. 1997), głuptaków (Jarvis 1974), pelikanów dzioborogich



Grubodziób *Coccothraustes coccothraustes* – karmienie piskląt (©Mateusz Matysiak/Fotomatysiak.pl)



Pisklę kukulki *Cuculus canorus* wyrzucające jajo właściciela gniazda (©Thomas Grimm)

Pelecanus erythrorhynchos (Cash i Evans 1986), mew trójpalczastych *Rissa tridactyla* (Braun i Hunt 1983). U niektórych gatunków, np. bielika *Haliaeetus albicilla*, jest spotykany rzadko, ale u orlika krzykliwego *Clanga pomarina* czy orlika grubodziobego *C. clanga* jest obligatoryjny, tzn. drugi potomek pełni jedynie rezerwową rolę i przeżywa tylko wówczas, gdy z pierwszego jaja nie wykluje się pisklę lub zginie niedługo po wykluciu. Dokładne badania nad orlikiem krzykliwym wykazały, że pierwsze jajo jest średnio o 2,3 mm dłuższe i 1,8 mm szersze od drugiego; pierwsze wyklułe pisklę jest zwykle cięższe. Później w gnieździe pojawia się silna agresja między pisklętami i w wyniku walki prawie zawsze młodsze pisklę jest zadziobywane. Zjawisko to nie ma żadnego związku z brakiem pokarmu, rodzice bowiem najczęściej dostarczają go w odpowiedniej ilości dla wszystkich piskląt (Meyburg et al. 2008). Ciekawe zjawisko zaobserwowano u kani czarnej *Milvus migrans* czy wydrzyków antarktycznych *Stercorarius maccormicki*, a mianowicie dążenie rodziców do zmniejszenia agresji między pisklętami w czasie karmienia, co prowadzi do większego sukcesu reprodukcyjnego (Vinuela 1999). Ostra rywalizacja między pisklętami występuje u czapli. Najstarsze pisklę czapli białej *Ardea alba* często zabija rodzeństwo, ale u ślepowrona *Nycticorax nycticorax* lub czapli modrej *Ardea herodias* taka sytuacja jest rzadkością (Parkes 2005).



Klucie piskląt krakwy *Mareca strepera* (©Sergey Kouzov)

Zdarza się, że do gniazd ptaków szponiastych jako pokarm dla młodych przynoszona jest żywa zdobycz (Czubat et al. 2018, Olszewski i Matusiak 2019, Šnír et al. 2023). Do wyjątkowych zdarzeń należą sytuacje, gdy żywe pisklęta, będące ofiarą drapieżnictwa, zaczynają być karmione przez przybranych rodziców, a nawet osiągają zdolność lotu. Pisklę zaczyna żebrać o pokarm, co tłumi instynkt drapieżczy i wywołuje u dorosłych odruch karmienia. Takie adopcje międzygatunkowe zostały stwierdzone m.in. w kilkudziesięciu przypadkach w gniazdach bielików *Haliaeetus albicilla* oprócz piskląt gospodarzy były 1–2 żywe pisklęta myszołowa *Buteo buteo*; takie sytuacje stwierdzono także w gniazdach orlików *Clanga pomarina*, czy u orłów cesarskich *Aquila heliaca*; u bielika amerykańskiego *Haliaeetus leucocephalus* stwierdzono w gnieździe żywe pisklęta myszołowa rdzawosternego *Buteo jamaicensis*.

BEZPIECZEŃSTWO PRZY LĘGU

W okresie budowania gniazda i wczesnym okresie wysiadywania ptaki są najwrażliwsze na płoszenie i łatwo gniazdo opuszczają. Dlatego w tym czasie nie wolno zbliżać się do gniazda, gdyż nawet przy najostrożniejszym zachowaniu w okolicy gniazda można powodować straty w lęgach. Pod koniec wysiadywania i w okresie wychowywania młodych rodzice stają się bardziej wytrwali i praktycznie nie porzucają gniazd. Prof. J. Sokołowski, wnikliwy obserwator przyrody, pisał *Czy spłoszony z gniazda ptak w okresie wysiadywania opuści gniazdo, czy też nie, i czy mimo pewnych przeszkód jeszcze powróci, nie tyle zależy od gatunku, ile od tego, w jaki sposób ptak został spędzony. Nawet płochliwy i ostrożny żuraw powraca na jaja, jeżeli zbliżając się do gniazda już z daleka daliśmy mu znać o sobie. Wówczas zawczasu zejdzie*



Pisklęta lelka *Caprimulgus europaeus* na gnieździe (©Cezary Korkosz/Cezarykorkosz.pl)

z gniazda i z ukrycia będzie nas obserwował. Możemy śmiało wziąć jaja do ręki i położyć je z powrotem, a gdy się oddalimy, ptak niczym nie przerażony najspokojniej powróci. Jeżeli natomiast będziemy się skradali cichutko i pokażemy się dopiero w ostatniej chwili albo – co najgorsze – wyciągniemy rękę w chęci pochwycenia ptaka na gnieździe, wówczas zerwie się nagle i z takim przerażeniem, że chociażby to nawet była mało płochliwa kuropatwa, dziki gołąb, drozd lub słowik, na pewno więcej do gniazda nie przyjdzie.

Dlatego jeżeli podejmujemy decyzję o kontroli gniazda, róbmy to według powyższych zasad, a straty będą minimalne. Z drugiej strony nie popadajmy w skrajność – badania nad biologią

lęgową muszą być prowadzone, choćby w celach ochroniarskich. Nie można hamować rozwoju nauki z powodu nadmiernie rozbudzonych aspiracji ochroniarskich. Kształtowanie postaw społecznych musi opierać się na zdrowych zasadach. Dlatego też należy brać udział np. w zbieraniu materiałów w ramach ogólnopolskiego programu Kartoteka Gniazd i Lęgów koordynowanej przez Uniwersytet Wrocławski. Celem projektu jest gromadzenie danych o biologii rozrodu ptaków Polski. Uczestnicy na specjalnych kartach notują informacje o znalezionych gniazdach i ich losach. Trzeba wyraźnie podkreślić, że wiedza na temat biologii rozrodu dla większości gatunków ptaków występujących w Polsce jest bardzo fragmentaryczna. Nie znamy, dla wielu gatunków, nawet podstawowych terminów z zakresu fenologii lęgów, wymiarów jaj i wielkości lęgów, a przede wszystkim – ich udatności.

W ostatnich latach ochroniarze zwracają uwagę na problem obrączkowania dorosłych ptaków w okresie lęgowym. Niewątpliwie dla rodziców dużym stresem jest proces odławiania. Być może nawet krótka nieobecność dorosłych przy gnieździe (na czas obrączkowania) może mieć wpływ na bezpieczeństwo piskląt. Jeżeli jednak jest to wykonywane przez odpowiedzialnych obrączkarzy, ewentualne starty będą minimalne. Barbarzyństwem jest natomiast niepokojenie



Pisklęta skowronka białoskrzydłego *Alauda leucoptera* – świeżo wyklute pisklęta z długim puchem (©Pierandrea Brichetti)



Pisklę puszczyka mszarnego *Strix nebulosa* w drugiej szacie puchowej (©Tomasz Chodkiewicz)

ptaków nocą, bo prawie zawsze kończy się to porzuceniem gniazda.

Wizyty przy gnieździe powinny być ograniczone do niezbędnego minimum, a przedłużanie kontroli jest niedopuszczalne. Ptaki wielu gatunków wracają do gniazda dopiero po kilku godzinach. W tym czasie pisklęta mogą być narażone na niekorzystne warunki pogodowe itp.

Fotografowanie lub filmowanie lęgów gatunków ptaków chronionych wymaga specjalnego zezwolenia, które wydawane jest przez odpowiednie służby. Można natomiast fotografować pozostałe gatunki ptaków i ich lęgi, jeżeli nie wiąże się to z ich płoszeniem i niepokojeniem lub naruszeniem stref ochrony.

W trakcie wizyty przy gnieździe należy pamiętać o tym, aby jak najmniej naruszyć roślinność wokół miejsca lęgu, zwłaszcza niepotrzebnie nie wydeptywać trawy czy nie rozsuwać trzin lub gałęzi. Każda zmiana w siedlisku ułatwia potencjalne znalezienie gniazda przez drapieżniki.

Kolekcjonowanie jaj i gniazd jest w świetle *Ustawy o ochronie przyrody* zabronione. Można to czynić jedynie za specjalnym zezwoleniem wydawanym przez odpowiednie organy. Uprawnienia takie otrzymują jedynie instytucje zajmujące się gromadzeniem zbiorów przyrodniczych. Chcę podkreślić, że jestem zwolennikiem powiększania zbiorów oologicznych, oczywiście pod najściślejszą kontrolą i przez odpowiednie instytucje. Gdyby nie zbiory oologiczne z XIX w., trudno byłoby tak szybko ustalić przyczynę wymierania niektórych gatunków ptaków szponiastych od połowy XX stulecia. Zbieranie skorupki do zbiorów muzealnych może w przyszłości zaowocować pracami porównawczymi dotyczącymi zmian składu chemicznego, grubości skorupki, możliwości rozpoznania gatunku po cechach powłok, ewolucji ubarwienia, rozmiaru i kształtu jaj, filogenezy i taksonomii ptaków czy też analizami genetycznymi (Marini et al. 2020, Martyka i Śliwińska 2021). Krajowe zbiory oologiczne posiadają eksponaty zbierane w większości w XIX stuleciu, nielicznie także w pierwszej połowie XX w. Tylko niewielka część kolekcji, np. J. Gotzmana (zdeponowana w Muzeum Zoologicznym we Wrocławiu) i L. Pac-Pomarnackiego (Muzeum Jacka Malczewskiego w Radomiu) oraz Czesława Rosiewicza z Ilży (Muzeum w Tomaszowie Mazowieckim) pochodzą także z drugiej połowy XX w. Z końca XX stulecia nie widziałem w kolekcjach żadnych eksponatów. Podkreślam, że zbiory takie powinny być gromadzone w przemyślany sposób, np. z porzuconych lęgów i przez ludzi o nieposzlakowanej opinii.

Nadmienię, że w ciągu ostatnich 250 lat zgromadzono w muzeach całego świata około 5 milionów jaj z prawie 2 milionów zniesień. Zbiory



Falming chilijski *Phoenicopterus chilensis* – żłobek (©Pablo Sturzenbaum)

jaj są skoncentrowane w dwóch największych instytucjach – Natural History Museum w Wielkiej Brytanii i Western Foundation of Vertebrate Zoology w Stanach Zjednoczonych – które łącznie posiadają około 40% światowych zbiorów jaj (Marini et al. 2020).

Na koniec rozważań o bezpieczeństwie ptaków w okresie lęgowym chciałbym zaprezentować słowa skreślone wiele lat temu przez J. Gotzmana i B. Jabłońskiego (1972) *Prowadzenie obserwacji ... dostarcza doznań urzekających swą niecodziennością, a chwile spędzone w szalasy obserwacyjnym ..., kiedy obserwujemy tajniki życia dzikiego, płochliwego ptaka ... należą naprawdę do niezapomnianych. Żeby chronić przyrodę, trzeba ją zrozumieć, a żeby zrozumieć – trzeba ją poznać.*

LITERATURA

- Baeyens G. 1981. Magpie breeding success and carrion crow interference. *Ardea* 69: 125–139.
- Ballard G., Geupel G.R., Nur N., Gardali T. 2003. Long-term declines and decadal patterns in population trends of songbirds in western North America. *Condor* 105: 737–755.
- Bellairs R., Osmond M. 2005. The Atlas of chick development. Elsevier Academic Press.
- Best L.B. 1977. Nestling biology of the Field Sparrow. *Auk* 94: 308–319.
- Blanco G., Martínez-Padilla J., Dávila J.A., Serrano D., Vinuela J. 2003. First evidence of sex differences in the duration of avian embryonic period: consequences for sibling competition in sexually dimorphic birds. *Behav. Ecol.* 14: 702–706.
- Blums P., Mednis A., Clark R.G. 1997. Effect of incubation body mass on reproductive success and survival of two European diving ducks: a test of nutrient limitation hypothesis. *Condor* 99: 916–925.
- Boag P.T. 1987. Effects of nestling diet on growth and adult size of Zebra Finches. *Auk* 104: 155–166.
- Braun B.M., Hunt G.L. 1983. Brood reduction in Black-legged Kittiwakes. *Auk* 100: 469–476.
- Brua R.B. 2002. Parent–embryo interactions. [w:] Deeming D.C. (ed.) *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford, ss. 88–99.
- Brua R.B., Nuechterlein G.L., Buitron D. 1996. Vocal response of Eared Grebe embryos to egg cooling and egg turning. *Auk* 113, 3: 525–533.
- Budden A.E., Wright J. 2001. Begging in nestling birds. *Current Ornithology* 6: 83–118.
- Cash K.J., Evans R.M. 1986. Brood reduction in the American White Pelican. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 413–418.
- Chastel O., Kersten M. 2002. Brood size and body condition in the House Sparrow *Passer domesticus*: the influence of brooding behaviour. *Ibis* 144: 284–292.
- Clark L. 1984. Consequences of homeothermic capacity of nestlings on parental care in the European Starling. *Oecologia* 65: 387–393.
- Clarke R. 1995. The Marsh Harrier. Hamlyn species guides. Hamlyn.
- Cofta T. 2007. Pisklęta ptaków lęgowych w Polsce: blaszkodziobych Anseriformes, perkozów Podicepediformes oraz kokoszki Gallinula chloropus i łyski Fulica atra. *Ptaki Polski* 6: 8–13.
- Cofta T. 2011. Rozpoznawanie piskląt europejskich gatunków sów (Strigiformes) w drugiej szacie puchowej. *Ptaki Polski* 22, 2: 10–17.
- Collias N.E., Collias E.C. 1984. Nest building and bird behaviour. Princeton University Press.
- Cook M.I., Monaghan P. 2004. Sex differences in embryo development periods and effects on avian hatching patterns. *Behav. Ecol.* 15: 205–209.
- Cramp S., Simmons K.E.L. 2004. BWPI: The Birds of the Western Palearctic on interactive DVD-ROM. Oxford: BirdGuides Ltd and Oxford University Press.
- Czubat A., Sierakowski M., Szubart-Chodorowska E., Świerad R. 2018. Pisklęta myszów Buteo buteo w czynnych gniazdach bielek Haliaetus albicilla jako przykład adopcji międzygatunkowej. *Ptaki Śląska* 25: 139–148.
- Dawson W.R., Whittow G.C. 2000. Regulation of body temperature, p. 343–390. [w:] Sturkie P.D. (ed.), *Avian physiology*. Academic Press, New York.
- Dixon A., Ross D., O'Malley S.L.C., Burke T. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting (Emberiza schoeniclus). *Nature* 357: 494–496.
- Duckworth R.A., Badaev A.V., Parlow A.F. 2003. Elaborately ornamented males avoid costly parental care in the house finch (Carpodacus mexicanus): a proximate perspective. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55: 176–183.
- Dugas M.B. 2010. Nestling birds put their best flange forward. *J. Avian Biol.* 41: 336–341.
- Dugas M.B. 2015. Detectability matters: conspicuous nestling mouth colours make prey transfer easier for parents in a cavity nesting bird. *Biol. Lett.* 11: 20150771.
- Dyrz A. 2020. Wodniczka, monografie przyrodnicze. Wydawnictwo Klubu Przyrodników, Świebodzin.
- Dyrz A. 2023. Biologia ptaków. Wyd. Sorus, Poznań.
- Fisher H.I. 1961. The hatching muscle in North American Grebes. *Condor* 63: 227–233.
- Fisher H.I. 1963. The hatching muscle in Franklin's Gull. *Wilson Bulletin* 74, 2: 166–172.
- Gales R., Green B. 1990. The Annual Energetics Cycle of Little Penguins (Eudyptula Minor). *Ecology* 71: 2297–2312.
- Gerhardt R.P., Gerhardt D.M., Vasquez M.A. 1997. Siblicide in Swallow-tailed Kites. *Wilson Bulletin* 109, 1: 112–120.
- Gill F.B. 2007. *Ornithology*, 3 ed. Freeman, New York.
- Gill F.B., Prum R.O. 2019. *Ornithology*. 4 ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Godfray H.C.J. 1995. Evolutionary theory of parent–offspring conflict. *Nature* 376: 133–138.
- Gottlieb G. 1991. Experiential canalization of behavioral development: results. *Devel. Psych.* 27, 1: 35–39.
- Gotzman J., Jabłoński B. 1972. Gniazda naszych ptaków. Państwowe Zakłady Wydawnictw Szkolnych, Warszawa.
- Grüebler M.U., Naef-Daenzer B. 2010. Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. *Journal Animal Ecology* 79: 334–341.
- Haggerty T.M. 1994. Nestling growth and development in Bachman's Sparrows. *J. Field Orn.* 65: 224–231.
- Hamburger V., Hamilton H.L. 1951. A series of normal stages in the development of the chick embryo. *J. Morphol.* 88: 49–92.
- Helfenstein F., Tirard C., Danchin E., Wagner R.H. 2004. Low frequency of extra-pair paternity and high frequency of adoption in Black-legged Kittiwakes. *Condor* 106, 1: 149–155.
- Hordowski J. 2009. Gawron Corvus frugilegus na Podkarpaciu. Monografia gatunku i znaczenie gospodarcze. Arboretum i Zakład Fizjografii, Bolestraszyce.
- Ignatiuk J.B., Clark R.G. 1991. Breeding biology of American crows in Saskatchewan parkland habitat. *Can. J. Zool.* 69: 168–175.
- Iläsenko V.U. 2015. Pterilografia ptencov ptic mira: goacinoobraznye, turakoobraznye, kukuškoobraznye, strižeobraznye, pticy-myši, trogonoobraznye, rakšeobraznye, pticy-nosorogi, dátloobraznye, vorob inoobraznye. M.: T-vo naučnyh izdanij KMK. s. 292.
- Jaksic F.M., Fariña J.M. 2010. El Niño and the birds: A resource-based interpretation of climatic forcing in the southeastern Pacific. *Anales Instituto Patagonia (Chili)* 38, 1: 121–140.
- Jarvis M.J.E. 1974. The ecological significance of clutch size in the South African Gannet (Sula capensis Lichtenstein). *J. An. Ecol.* 43: 1–17.
- Jongsomjit D., Jones S., Gardali T., Geupel G.R., Gouse P.J. 2007. A guide to nestling development and aging in altricial passerines. Biological Technical Publication. U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Washington.
- Kania W. 1983. Probabilistyczna metoda określania wieku piskląt ptaków wróblowatych i jej zastosowanie w badaniach fenologii rozrodu szpaka (Sturnus vulgaris). *Not. Orn.* 24: 46–68.
- Kania W. 2001. Określanie wieku piskląt bogatki Parus major metodą probabilistyczną na podstawie stopnia rozwoju upierzenia. *Not. Orn.* 42, 2: 117–130.
- King J.R., Hubbard J.K. 1981. Comparative patterns of nestling growth in White-crowned Sparrows. *Condor* 83: 362–369.

- Komdeur J., Magrath M.J.L., Krackow S. 2002. Pre-ovulation control of hatching sex ratio in the Seychelles warbler. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1067–1072.
- Koppl C., Futterer E., Nieder B., Sistermann R., Wagner H. 2005. Embryonic and posthatching development of the Barn Owl (*Tyto alba*): reference data for age determination. *Devel. Dynamics* 233: 1248–1260.
- Lara C.E., Holtmann B., Santos E., Castano-Novilla G.J., Nakagawa S. 2021. Tongue spots of Dunnock (*Prunella modularis*) nestlings reflect body condition but exert only conditional influence on parental allocation. *Ibis* 163: 1099–1105.
- Le Maho Y., Delclitte P., Chatonnet J. 1976. Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am. J. Physiol.* 231: 913–922.
- Leonard M.L., Horn A.G. 2001. Acoustic signaling of hunger and thermal state by nestling tree swallows. *Animal Behav.* 61: 87–93.
- Lepczyk C.A., Karasov W.H. 2000. Effect of ephemeral food restriction on growth of House Sparrows. *Auk* 117: 164–174.
- Lipar J.L. 2001. Yolk steroids and the development of the hatching muscle in nestling European Starlings. *J. Avian Biol.* 32: 231–238.
- Lipar J.L., Ketterson E.D. 2000. Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 2005–2010.
- Londono G.A., Chappell M.A., Castaneda M.R., Jankowski J.E., Robinson S.K. 2015. Basal metabolism in tropical birds: latitude, altitude, and the “pace of life”. *Funct. Ecol.* 29: 338–346.
- Makatsch W. 1957. Ptak i gniazdo, jajo, pisklę. PWN, Warszawa.
- Marini M.A., Hall L., Bates J., Steinheimer F.D., McGowan R., Silveira L.F., Lijtmaer D.A., Tubaro P.L., Córdoba-Córdoba S., Gamauf A., Greeney H.F., Schweizer M., Kamminga P., Cibois A., Vallotton L., Russell D., Robinson S.K., Sweet P.R., Frahnert S., Corado R., Heming N.M. 2020. The five million bird eggs in the world's museum collections are an invaluable and underused resource. *Auk* 137: 1–7.
- Martin T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101–127.
- Martyka R., Śliwińska E. B. 2021. Różnorodność kształtu ptasich jaj – przyczyny i konsekwencje. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 77, 3: 28–41.
- Mathevon N., Charrier I. 2004. Parent–offspring conflict and the coordination of siblings in gulls. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 145–147.
- McCarty J.P. 2001. Variation in growth of nestling Tree Swallows across multiple temporal and spatial scales. *Auk* 118: 176–190.
- Meyburg B.U., Graszynski K., Langgemach T., Sommer P., Bergmanis U. 2008. Cainism, nestling management in Germany in 2004–2007 and satellite tracking of juveniles in the Lesser Spotted Eagle (*Aquila pomarina*). *J. Slovak Rapt.* 2: 53–72.
- Mikheev A.V. 1996. *Biologia ptic*. Topikal, s. 460.
- Mizera T. 1999. Bielik. Monografie przyrodnicze. Wydawnictwo Lubuskiego Klubu Przyrodników.
- Moller A.P. 2004. Rapid temporal change in frequency of infanticide in a passerine bird associated with change in population density and body condition. *Behav. Ecol.* 15, 3: 462–468.
- Nisbet I.C.T. 1977. Courtship feeding and clutch size in common terns *Sterna hirundo*. [w:] *Evolutionary Ecology*, Stonehouse B., Perrins C. M. (eds.). Macmillan, London, ss. 101–109.
- Norman D. 1994. *The Fieldfare*. Hamlyn species guides. Hamlyn.
- Oppenheim R.W. 1972. Prehatching and hatching behaviour in birds: A comparative study of altricial and precocial species. *Anim. Behav.* 20: 644–655.
- Pac-Pomarnacki L. 1937. *Obrona potomstwa u ptaków*. Warszawa.
- Parkes M.L. 2005. Inter-nest Infanticide in Ardeids. *Waterbirds* 28, 2: 256–257.
- Payevsky V.A. 1985. *Demografiya ptits*. Leningrad, Nauka.
- Perrins C.M., Moss D. 1974. Survival of young Great Tits in relation to age of female parent. *Ibis* 116: 220–224.
- Pinaud D., Cherel Y., Weimerskirch H. 2005. Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 298: 295–304.
- Podulka S., Rohrbaugh R.W., Bonney R. 2004. *Handbook of bird biology*. Cornell Lab Ornithology & Princeton University Press.
- Polak M. 2017. *Bąk*. Monografie przyrodnicze. Wydawnictwo Klubu Przyrodników, Świebodzin.
- Procter D.L. 1975. The problem of chick loss in the South Polar skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 117: 452–459.
- Przydacz J. 2005. Wpływ ilości pokarmu na intensywność i parametry głosu piskląt jaskółki brzegówki (*Riparia riparia*). *Materiały VIII Ogólnopolskiego Przeglądu Działalności Studenckich Kół Naukowych Przyrodników*. Wydawnictwo Fundacji Rozwoju Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk: ss. 65–67.
- Rajchard J. 2009. Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Veterinarni Medicina* 54, 8: 351–359.
- Reid K., Prince P.A., Croxall J.P. 2000. Fly or die: the role of fat stores in the growth and development of Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma* chicks. *Ibis* 142, 1: 188–198.
- Ricklefs R.E. 1968. Weight recession in birds. *Auk* 85: 30–35.
- Ricklefs R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contrib. Zool.* 9: 1–48.
- Ricklefs R.E. 1975. Patterns of growth in birds. III. Growth and development of the Cactus Wren. *Condor* 77: 34–45.
- Różycki A.Ł. 2014. Fenologia rozrodu i produkcja jaj mew: uwarunkowania i konsekwencje w warunkach środkowej Wisły. Rozprawa doktorska. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok.
- Sacchi R., Saino N., Galeotti P. 2002. Features of begging calls reveal general condition and need of food of barn swallow (*Hirundo rustica*) nestlings. *Behav. Ecol.* 13: 268–273.
- Sales J., Janssens G.P.J. 2003. Nutrition of the domestic pigeon (*Columba livia domestica*). *World's Poult. Sci. J.* 59, 2: 221–232.
- Salomons H.M., Muller W., Dijkstra C., Eising C.M., Verhulst S. 2006. No sexual differences in embryonic period in jackdaws *Corvus monedula* and black-headed gulls *Larus ridibundus*. *J. Avian Biol.* 37: 19–22.
- Schorger A.W. 1955. *The Passenger Pigeon: Its Natural History and Extinction*. University of Wisconsin Press.
- Schuetz J.G. 2005. Reduced growth but not survival of chicks with altered gape patterns: implications for the evolution of nestling similarity in a parasitic finch. *Anim. Behav.* 70: 839–848.
- Scott D.K. 1980. Functional aspects of prolonged parental care in Bewick's Swans. *Animal Behaviour* 28: 938–952.
- Sherry T.W., Holmes R.T. 1992. Population fluctuations in a long-distance Neotropical migrant: demographic evidence for the importance of breeding season events in the American Redstart. ss. 431–442 [w:] *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*, Hagan, J.M. Johnston D.W. (eds.), Smithsonian Press, Wash D.C.
- Shilov I.A. 1973. *Heat Regulation in Birds. An Ecological Physiological Outline*. Amerind Publ. Co., New Delhi.
- Šnifer L., Šumichrast V., Harvančík S. 2023. Adopcja mładej mysiaka górnoh (Buteo buteo) orłom kráľovským (Aquila heliaca). *Tichodroma*. DOI:10.31577/tichodroma.2022.34.1.
- Skutch A.F. 1976. *Parent birds and their young*. Austin, Univ. Texas Press.
- Soler J.J., Aviles J.M. 2010. Sibling competition and conspicuousness of nestling gapes in altricial birds. A comparative study. *Plos One*, 5:e10509.
- Starck J. 1993. Evolution of avian ontogenies. *Current Ornithology* 10: 275–366.
- Starck J.M., Ricklefs R.E. 1998. Patterns of development: the altricial-precocial spectrum. [w:] Starck J.M., Ricklefs R.E. (eds.) *Avian Growth and Development*. Oxford University Press, New York, ss. 3–30.
- Śliwa P., Rejt Ł. 2006. *Pustułka*. Monografie przyrodnicze. Wydawnictwo Klubu Przyrodników.
- Tanaka K.D., Morimoto G., Stevens M., Ueda K. 2011. Rethinking visual supernormal stimuli in cuckoos: visual modeling of host and parasite signals. *Behav. Ecol.* 22: 1012–1019.
- Thorogood R., Kilner R.M., Karada F., Ewen J.G. 2008. Spectral mouth colour of nestlings changes with carotenoid availability. *Funct. Ecol.* 22: 1044–1051.
- Vinuela J. 1999. Sibling aggression, hatching asynchrony, and nestling mortality in the Black Kite (*Milvus migrans*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 33–45.



BIURO URZĄDZANIA LASU I GEODEZJI LEŚNEJ ODDZIAŁ W PRZEMYSŁU

ul. Wysockiego 46A, 37-700 Przemyśl,
tel. 16 6705281, e-mail: sekretariat@przemysl.buligl.pl
<http://www.buligl.pl>



BIURO WYKONUJE PRACE Z ZAKRESU

URZĄDZANIA LASU

- projekty planów urządzenia lasów
- projekty uproszczonych planów urządzenia lasów
- inwentaryzacje stanu lasu
- ekspertyzy dendrologiczne

INŻYNIERII LEŚNEJ

- ekspertyzy drogowe
- ekspertyzy retencji wodnej
- ekspertyzy turystyczne
- ekspertyzy teledetekcyjne

GLEBOWO-SIEDLISKOWE I FITOSOCJOLOGICZNE

- operaty glebowo-siedliskowe
- ekspertyzy dla szkółek leśnych
- operaty fitosocjologiczne
- ekspertyzy rekultywacji gruntów

GEODEZJI

- aktualizacji ewidencji gruntów
- modernizacji gruntów i budynków
- aktualizacji stanu posiadania

OCHRONY PRZYRODY

- projekty planów ochrony:
 - parków narodowych
 - rezerwatów przyrody
 - parków krajobrazowych
 - obszarów Natura 2000
- ekspertyzy przyrodnicze
- projekty Planów zadań ochronnych dla obszarów Natura 2000

INFORMATYKI

- tworzenie baz danych GIS
- internetowe aplikacje mapowe
- aplikacje mobile
- analizy mapowe

TWÓRCY KOLEKCJI OOLOGICZNYCH W ZBIORACH POLSKICH



LEOPOLD PAC-POMARNACKI – urodził się 28 sierpnia 1907 r. w majątku Koźliskach na Litwie. Jego rodzicami jego byli: Ludwik Pac-Pomarnacki, ziemianin, i Wiktoria z Erismanów.

Wychowywał się wśród litewskich borów. Ojciec posiadał piękną kolekcję obrazów przyrodniczych i łowieckich. Pac-Pomarnacki całe dzieciństwo spędził w Koźliskach. Naukę w zakresie szkoły elementarnej pobierał jedynie w domu rodzinnym. W latach 1922–1928, kiedy już mieszkał w Wilnie, chodził do gimnazjum klasycznego, gdzie uczył się wspólnie z Czesławem Miłoszem. Po gimnazjum uczył się, nadal w Wilnie na Rocznych Kursach Handlowych Marii Przewłockiej. W 1937 r. rozpoczął pracę w Dyrekcji Lasów Państwowych w Radomiu. W 1938 r. ożenił się z Marią Kassyanowicz.

Walczył w czasie kampanii wrześniowej w 1939 r. i trafił do niewoli sowieckiej; z początku trafił do obozu pracy w Donbasie, a później do Republiki Komi, na budowę linii kolejowej. W 1941 r. udaje mu się dostać do tworzącej się Armii Polskiej; po jej wyjściu z ZSRR trafia do Iranu, Iraku i Palestyny, potem walczy pod Monte Cassino. Do Polski powrócił 15 maja 1947 r., po niemal ośmiu latach wojennej tułaczki. W latach 1947–1949 i 1959–1974, pracował w dyrekcji Lasów Państwowych, jako inspektor do spraw łowiectwa. W latach 1950–1958 pracował w przedsiębiorstwie „Las”. Na emeryturę przeszedł 30 września 1974 r. Zmarł 25 stycznia 1992 r. w Radomiu, gdzie jest pochowany.

W parze z łowiectwem młody Leopold pasjonował się oologią ornitologiczną, a sztuki wypychania zwierząt i preparowania jaj nauczył się sam. Między rokiem 1915 a 1922 zebrał – w Koźliskach i okolicy – jaja 24 gatunków z 25 zniesień; ostatnie okazy pochodziły z 1975 r. Gromadzone i w dalszych latach zbiory L. Pac-Pomarnacki trzymał w swoim mieszkaniu. W 1976 r. kolekcja ta trafiła do Muzeum Regionalnego w Radomiu, a jej niewielką część przekazano do Muzeum Przyrodniczego na Świętym Krzyżu, należącym do Świętokrzyskiego Parku Narodowego, oraz do Muzeum Regionalnego w Tomaszowie Mazowieckim. Cały radomski zbiór, przechowywany nadal w Muzeum im. Jacka Malczewskiego, obejmuje jaja 223 gatunków, z 472 zniesień. Kilka zniesień pochodzi z okresu tułaczki wojennej, np. w czasie, gdy pracował w kopalni w Donbasie, zebrał jaja strepeta *Tetrao tetrix*, a z okresu zesłania w Komi pochodzą jaja łuskowca *Pinicola enucleator* i jemiołuszki *Bombycilla garrulus*, także jaja strusia czerwonooskórego *Struthio camelus* z Sudanu.

Wszystkie jaja w kolekcji znajdującej się w radomskim muzeum posiadają pełną ewidencję – numer inwentarzowy, miejsce, autora i datę zbioru, jaja z tej kolekcji pochodzą w większości z okolic Radomia.

Leopold Pac-Pomarnacki opublikował wyjątkowo dużo, bo ponad 700 notatek i artykułów, a także kilka książek, głównie o tematyce łowieckiej.