

Uniwersytet w Białymstoku  
Wydział Biologiczno-Chemiczny

Andrzej Łukasz Różycki

**Fenologia rozrodu i produkcja jaj mew: uwarunkowania  
i konsekwencje w warunkach środkowej Wisły**

Promotor pracy:  
Prof. dr hab. Janusz Uchmański

Białystok 2014

*Pracę swoją dedykuję żonie Weronice, synowi Wiktorowi, rodzicom i siostrze za ich ogromne wsparcie w trakcie pisania tej rozprawy i stanowienie bezkresnego źródła pozytywnej motywacji.*

*Dziękuję dr Dariuszowi Bukacińskiemu za wkład w zorganizowanie badań, twórcze dyskusje, fachowe porady oraz cierpliwość.*

*Dziękuję dr Monice Bukacińskiej, dr Dariuszowi Bukacińskiemu, Agacie Urbanek, Lidii Buczyńskiej i Arkowi Buczyńskiemu za pomoc w pracach terenowych.*

*Dziękuję prof. dr hab. Januszowi Uchmańskiemu za cierpliwość, zrozumienie i wzorowe wywiązywanie się z obowiązków promotora.*

*Składam serdeczne podziękowania dr Jerzemu Śliwińskiemu z Pracowni Ichtibiologii i Rybactwa, Wydziału Nauk o Zwierzętach, Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie za nieodpłatne udostępnienie ryb wykorzystanych w eksperymencie z dokarmianiem w roku 2007.*

*Pamięci dr Marka Kellera – mentora i przyjaciela.*

## SPIS TREŚCI

<b>Abstrakt</b> .....	6
<b>1. Wstęp</b> .....	8
<b>2. Cele pracy</b> .....	13
<b>3. Teren badań</b> .....	14
<b>4. Materiał i metody</b> .....	16
4.1. Gatunki objęte badaniami.....	16
4.2. Metody badań .....	17
4.2.1. Śledzenie losów lęgów .....	17
4.2.2. Odłowy ptaków dorosłych .....	18
4.3. Eksperymenty terenowe.....	19
4.3.1. Eksperyment z dokarmianiem mewy siwej w okresie przed złożeniem jaj....	19
4.3.2. Eksperyment z wymianą lęgów o różnym terminie złożenia w koloniach śmieszki.....	20
4.4. Metody statystyczne.....	21
<b>5. Wyniki</b> .....	22
5.1. Taktyki rozrodcze mewy siwej – różnice międzysezonowe .....	22
5.1.1. Termin przystąpienia do rozrodu .....	22
5.1.2. Wielkość zniesienia .....	24
5.1.3. Zmienność międzysezonowa rozmiaru jaj .....	25
5.1.3.1. Długość jaja .....	25
5.1.3.2. Szerokość jaja.....	26
5.1.3.3. Objętość jaja .....	28
5.1.3.4. Masa jaja .....	29
5.1.4. Wewnątrz-sezonowa zmienność parametrów rozrodu .....	31
5.1.4.1. Wielkość zniesienia.....	31
5.1.4.2. Wielkość jaj.....	32
5.1.5. Wewnątrzgniazdowa zmienność wielkości jaj.....	33
5.2. Wpływ wielkości i kondycji samicy na wielkość składanych jaj.....	36
5.2.1. Wpływ wybranych wymiarów strukturalnych ciała.....	36

5.2.2. Masa ciała samicy .....	39
5.2.3. Kondycja samicy.....	39
5.3. Wpływ warunków środowiskowych na taktyki rozrodcze mew .....	42
5.3.1. Wpływ temperatury powietrza i stanów wody w rzece na tempo zakładania gniazd mowy siwej.....	42
5.3.2. Dostępność pokarmu – eksperyment z dokarmianiem ptaków przed rozpoczęciem składania jaj.....	43
5.3.2.1. Termin składania.....	43
5.3.2.2. Wielkość zniesienia.....	44
5.3.2.3. Wielkość jaj.....	45
5.4. Wpływ wielkości i masy jaj na rozmiar i masę klujących się piskląt mowy siwej.....	48
5.5. Wpływ czasu przystępowania do rozrodu i jakości rodziców na sukces klucia się, wzrost i przeżywalność piskląt śmieszki - eksperyment .....	49
5.5.1. Fenologia i wielkość jaj .....	49
5.5.2. Sukces klucia się piskląt .....	53
5.5.3. Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie wczesno-pisklęcym (do 5 dnia życia) .....	54
5.5.4. Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie późno-pisklęcym (do 20 dni życia) .....	57
5.5.5. Sukces lęgowy.....	60
<b>6. Dyskusja.....</b>	<b>62</b>
6.1. Taktyki rozrodcze mowy siwej – różnice międzysezonowe .....	62
6.1.1. Termin przystąpienia do rozrodu .....	62
6.1.2. Wielkość zniesienia .....	64
6.1.3. Zmienność międzysezonowa rozmiaru jaj .....	65
6.1.3.1. Długość jaja .....	65
6.1.3.2. Szerokość jaja.....	67
6.1.3.3. Objętość jaja .....	69
6.1.3.4. Masa jaja .....	71
6.1.4. Wewnątrz-sezonowa zmienność parametrów rozrodu .....	73
6.1.4.1. Wielkość zniesienia.....	73
6.1.4.2. Wielkość jaj.....	75
6.1.5. Wewnątrzgniazdowa zmienność wielkości jaj.....	77

6.2. Wpływ wielkości i kondycji samicy na wielkość składanych jaj.....	81
6.2.1. Wpływ wybranych wymiarów strukturalnych ciała.....	81
6.2.2. Masa ciała i kondycja samicy.....	82
6.3. Wpływ warunków środowiskowych na taktyki rozrodcze ptaków .....	84
6.3.1. Wpływ warunków atmosferycznych .....	84
6.3.2. Dostępność pokarmu – eksperyment z dokarmianiem ptaków przed rozpoczęciem składania jaj.....	87
6.3.2.1. Termin składania.....	88
6.3.2.2. Wielkość zniesienia.....	89
6.3.2.3. Wielkość jaj.....	91
6.4. Wpływ wielkości i masy jaj na rozmiar i masę kłujących się piskląt.....	94
6.5. Wpływ czasu przystępowania do rozrodu i jakości rodziców na sukces klucia się, wzrost i przeżywalność piskląt.....	97
6.5.1. Sukces klucia się piskląt .....	99
6.5.2. Tempo wzrostu piskląt .....	100
6.5.3. Sukces lęgowy.....	102
<b>7. Wnioski.....</b>	<b>105</b>
<b>8. Literatura.....</b>	<b>106</b>

## ABSTRAKT

W trakcie czteroletnich badań terenowych (2005-2008) zebrano materiał, który został wykorzystany do analizy zmienności między- i wewnątrzsezonowej taktyk reprodukcyjnych w populacji mewy siwej *Larus canus*, która zamieszkuje środkowy bieg Wisły (409-418 km szlaku wodnego). W oparciu o te dane przeanalizowano zmienność terminu rozrodu, wielkości zniesienia oraz rozmiaru składanych jaj, stwierdzając ich dużą stałość w kolejnych latach badań. Jedynie dla jaja składanego jako ostatnie, które charakteryzowało się największą zmiennością, stwierdzono istotne różnice w rozmiarze między latami. Dane te posłużyły również do badań zmienności rozmiaru jaj na poziomie gniazda, gdzie stwierdzono w typowych dla tego gatunku lęgach trzyjajowych wzorzec opisany schematem  $A=B>C$ , gdzie litery A,B,C oznaczają kolejno składane jaja. Wraz z upływem sezonu lęgowego obserwowano tendencję do spadku wielkości zniesienia i niejednoznaczny trend zmian rozmiaru jaj. W ramach poszukiwań źródeł obserwowanej zmienności przeanalizowano wpływ licznych czynników. Celem oceny w jakim stopniu zmienność wymienionych parametrów lęgów jest generowana przez cechy matki zbadano wpływ jej rozmiaru ciała, masy oraz kondycji na parametry jaj. Stwierdzono istotną zależność rozmiaru samicy z szerokością i objętością jej jaj, przy braku wpływu na ich długość. Z czynników środowiskowych analizowano znaczenie warunków pogodowych i stanów wody, nie znajdując ich istotnego wpływu na termin rozrodu i parametry lęgów. Zanotowano jednak pewien wpływ temperatury na synchronię przystępowania do rozrodu. Kolejnym analizowanym czynnikiem środowiskowym były warunki pokarmowe. W ramach badań ich wpływu przeprowadzono w dwóch sezonach eksperyment z dokarmianiem. Stosowano trzy rodzaje diety, obok wpływu białka (ryby) i tłuszczu (słonina) po raz pierwszy w grupie Nonpasseriformes stosowano dietę bogatą w wapń (ciasto z węglanem wapnia). Stwierdzono brak efektu dokarmiania na rozmiar jaj i wielkość zniesienia. W jednym sezonie z dwóch lat badań zanotowano natomiast bardzo wyraźne przyspieszenie rozrodu w grupie otrzymującej dietę wapniową. W ramach oceny konsekwencji obserwowanej zmienności rozmiaru jaj zbadano wpływ parametrów jaja na rozmiar pisklęcia w chwili klucia. Stwierdzono silną zależność między objętością i masą jaja a masą pisklęcia, przy równoczesnym słabszym wpływie rozmiaru jaja na wymiary strukturalne piskląt. By ocenić znaczenie jakości rodziców i terminu rozrodu na sukces klucia, tempo

wzrostu i sukces lęgowy u mew, zastosowano, w kolejnych dwóch sezonach eksperyment z zamianą jaj w koloniach śmieszki *Chroicocephalus ridibundus*. Stwierdzono przewagę efektu terminu rozrodu na badane zmienne. Najsilniejszy wpływ tego czynnika był obserwowany na etapach wczesnego wzrostu piskląt oraz sukcesu lęgowego. Tylko nieznacznie uwidaczniał się on na poziomie sukcesu klucia i etapie liniowego wzrostu piskląt.

## 1. WSTĘP

Mimo iż od połowy ubiegłego wieku trwają intensywne badania nad biologią rozrodu ptaków nadal pozostaje wiele aspektów tego procesu, które nie są dla nas w pełni zrozumiałe. Wynika to zarówno z ogromnego bogactwa tej grupy zwierząt (obecnie żyje na świecie około 10 tysięcy gatunków ptaków), szerokiego rozprzestrzenienia (zamieszkują wszystkie kontynenty), jak i z dużej różnorodności taktyk reprodukcyjnych u niej spotykanych. Te ostatnie są bowiem pod wpływem ogromnej liczby czynników związanych z biologią danego gatunku. Wpływ na nie mają zarówno oczywiste zmienne jak rozmiar ciała czy długość życia ale również tak subtelne jak system rozrodczy czy jakość osobnika. Ogromny wpływ na decyzje reprodukcyjne ptaków mają także czynniki środowiska. Warunki pogodowe i pokarmowe decydują często o dostępności niektórych środowisk dla ptaków i wymuszają dostosowanie taktyk reprodukcyjnych do długości okresu sprzyjającego rozrodowi. Okazuje się jednak, że nawet spokrewnione gatunki o zbliżonych rozmiarach ciała, zamieszkujące ten sam teren potrafią w odmienny sposób inwestować nakłady w wysiłek reprodukcyjny. Wnikliwe badania pokazały także, że również osobniki tego samego gatunku mogą różnie dostosowywać swoje decyzje reprodukcyjne do zastanych warunków środowiska.

Dotychczasowe badania zasygnalizowały nam wiele problemów, które mimo upływu czasu wymagają nadal dalszych badań. Zaliczymy tu chociażby takie zjawisko jak spadek sukcesu lęgowego ptaków w trakcie trwania sezonu rozrodczego. Pierwsze adnotacje o tym zjawisku pochodzą już z połowy zeszłego wieku (Lack 1954), jednak do dziś trwa spór co do jego przyczyn. Jedną z hipotez - hipoteza daty (timing hypothesis), tłumaczy to zjawisko pogarszaniem się warunków środowiskowych w trakcie trwania sezonu lęgowego. Przede wszystkim chodzi tu o pogorszenie warunków atmosferycznych, które mogą bezpośrednio powodować wyższą śmiertelność piskląt, bądź też działać pośrednio przez pogorszenie dostępności lub jakości pokarmu. Dodatkowo możemy liczyć się z wyższym poziomem drapieżnictwa w drugiej części sezonu, co wynika m.in. z mniejszej synchronii zakładania lęgów. Przeciwna hipoteza - jakości rodziców (parental quality hypothesis), tłumaczy spadek sukcesu wraz z trwaniem sezonu lęgowego gorszą jakością ptaków przystępujących do rozrodu w tym okresie. Zgodnie z tą hipotezą do lęgów przystępują wtedy ptaki o gorszej jakości behawioralnej ale też



ptaki o słabszej kondycji i/lub zdrowiu i to jest przyczyna dlaczego nie były one w stanie wywalczyć terytorium bądź znaleźć partnera na wcześniejszym etapie sezonu. Do grupy tej zaliczymy również ptaki młodociane, którym brak jeszcze doświadczenia. Ogromna większość prac dotycząca tego zagadnienia opierała się na „biernej” obserwacji ekologii rozrodu danych gatunków. Dziś wiemy, że jedyną metodą dającą szansę odpowiedzi na stawiane sobie pytanie jest wykorzystanie procedury eksperymentalnej. Dotychczasowe nieliczne eksperymenty opierające się bądź na zmuszeniu części par do lęgów powtarzanych, bądź na eksperymentalnej procedurze wymiany jaj między gniazdami przyniosły nam jednak sprzeczne wyniki (Wardrop & Ydenberg 2003).

Dużo pytań rodzi również obserwowana u ptaków zmienność w rozmiarze składanych jaj oraz ich liczbie w zniesieniu. Ciągłe trwa kompletowanie naszej wiedzy w tym zakresie, stąd też cały czas potrzebne są badania opisujące zakres tej zmienności u poszczególnych gatunków. Niemniej dziś oprócz opisanie zmienności, zwraca się coraz więcej uwagi na jej ewolucyjne znaczenie. W chwili obecnej zadajemy sobie pytania dotyczące przyczyn tak dużej zwykle rozpiętości parametrów jaj, którą obserwujemy u badanych gatunków. Przyczyn doszukujemy się wśród cech samych samic (hipoteza jakości samicy). Część badań wiąże bowiem ten parametr rozrodu z takimi cechami samic jak ich rozmiar (Bolton et al. 1993), kondycja (Houston et al. 1983; Meathrel & Ryder 1987) czy też zdrowotność (Dufva 1996). Dzięki długoletnim badaniom udało się potwierdzić, że rozmiar składanych jaj jest cechą dziedziczną i córki a nawet wnuczki składają jaja o parametrach zbliżonych do swych matek (Horak et al. 1995; Potti 1993). Kolejnych dowodów na silną zależność pomiędzy cechami samicy a parametrami jej rozrodu dostarcza również powtarzalność parametrów rozrodu tych samych samic w kolejnych sezonach (Vaisanen et al. 1972) a przecież trudno zakładać stałość warunków środowiskowych w skali kilku lat. Dzięki długoletnim badaniom ekologii rozrodu danych gatunków uzyskaliśmy również wiele informacji na temat wpływu wieku na ich parametry rozrodu (Hamer & Furness 1991; Gonzales-Solis et al. 2004).

Kolejne istotne zagadnienie to zmienność rozmiaru jaj składanych w obrębie jednego zniesienia. Okazuje się, że poszczególne grupy ptaków przyjmują odmienne strategie. U ptaków wróblowych spotykamy się zazwyczaj ze wzrostem rozmiaru kolejno składanych jaj, co tłumaczone jest hipotezą przeżycia lęgu i ma za zadanie wyrównać szanse piskląt w chwili klucia. U szeregu grup ptaków brak jest widocznej,

stałej tendencji w rozmiarze jaj w obrębie zniesienia. W przypadku bowiem typowych zagniazdowników jak np. blaszkodziobe i siewki, klucie musi nastąpić synchronicznie co wymaga niejako równej wartości jaj. Z kolei u pewnych grup ptaków jak np. mewy i ptaki szponiaste spotykamy się z odmienną sytuacją. To ostatnie ze składowych jaj jest najmniejsze w zniesieniu. Sytuację taką tłumaczy się hipotezą redukcji lęgu, gdzie celowe jest zróżnicowanie rozmiaru piskląt na kluciu. Razem z asynchronią klucia pozwala ono bowiem łatwo ustalić wśród nich hierarchię i w przypadku braku wystarczającej ilości pokarmu prowadzi do śmierci najmniejszego a więc zwykle najślabszego pisklęcia.

Jednym z czynników środowiskowych, który w oczywisty sposób wpływa na decyzje reprodukcyjne ptaków są warunki atmosferyczne. W pierwszej kolejności wpływają one na termin przystąpienia do rozrodu. Ptaki starają się bowiem „trafić” z terminem odchowywania piskląt w optymalny okres dużej ilości pokarmu. W większości bowiem przypadków warunki atmosferyczne wpływają na rozród pośrednio poprzez dostępność pokarmu. Rolę tego czynnika możemy śledzić w różnych skalach czasowych, analizując wpływ zmian warunków pogodowych z wielolecia (Jarvinen 1994; Gaston et al. 2009), w skali kilku miesięcy (Hedgren 1980; Birkhead et al. 1983) czy też kilku dni bezpośrednio poprzedzających składanie jaj (Haftorn 1986; Barkowska et al. 2003). Wpływ warunków atmosferycznych nie kończy się jednak tylko na pierwszych etapach reprodukcji ale ma również ogromne znaczenie dla wzrostu i przeżywalności piskląt, decydując o sukcesie lęgowym (Kostrzewa & Kostrzewa 1990).

Pokarm wydaje się być jednym z najistotniejszych czynników wpływających na decyzje reprodukcyjne ptaków (Lack 1947, 1954). Jego wpływ możemy śledzić na różnych etapach reprodukcji (Martin 1987). Dla pewnych grup ptaków udało się wykazać zależność między zasobnością pokarmu a: terminem rozrodu (Ewald & Rohwer 1982), wielkością zniesienia (Eldrige & Krapu 1988), wielkością jaj (Williams 1996), skłonnością do powtarzania lęgów (Arcese & Smith 1988), tempem wzrostu piskląt (Bukaciński et al. 1998) oraz sukcesem lęgowym (Sydeman et al. 1991). Trzeba jednak zaznaczyć, że niektóre badania nie potwierdziły prostej zależności między dostępnością pokarmu a parametrami rozrodu (Boutin 1990). Jest kilka sposobów śledzenia wpływu pokarmu na rozród u ptaków. Można porównywać nakłady na reprodukcję osobników z danego gatunku w latach różniących się dostępnością pokarmu (Hakkarainen & Korpimäki 1994) lub też porównywać ze sobą

osobniki tego samego gatunku gnieźdzące się na terenach (terytoriach) różniących się zasobnością w pokarm (Scott & Birkhead 1983). Najlepszą jednak metodą, bo pozwalającą porównywać nakłady ptaków gnieźdzących się w tym samym miejscu i czasie jest zastosowanie eksperymentu z dokarmianiem (Reid 1987, Bolton et al. 1992) lub z eksperymentalnym limitowaniem pokarmu (Rodenhouse & Holmes 1992, Meijer & Langer 1995). Okazuje się jednak, że wyniki takich eksperymentów również są niejednoznaczne (spis w Martin 1987). Limitująca rola pokarmu dla reprodukcji ptaków może być bowiem pod wpływem wielu czynników. Znaczenie ma przynależność badanego gatunku do grupy składającej jaja z zapasów (capital breeders) lub też z bieżącej konsumpcji (incoming breeders) (Drent & Daan 1980). Wpływ dokarmiania zazwyczaj przejawia się wyraźniej w latach niekorzystnych pokarmowo (Nager et al. 1997, Hipfner et al. 2001) oraz w uboższych środowiskach (Drent & Daan 1980). Efekt przyspieszenia lęgów w wyniku eksperymentu z dokarmianiem może być także pod wpływem szerokości geograficznej – bardziej wrażliwe na dokarmianie są ptaki na niższych szerokościach (Schoech & Hahn 2007, Schoech & Hahn 2008). Wydaje się, że dostępność pokarmu wpływa też w wyraźniejszy sposób na decyzje reprodukcyjne młodych i niedoświadczonych osobników (Kallander 1974, Nakamura 1995). Obok ilości pokarmu decydujące znaczenie może mieć też jego jakość (Eldrige & Krapu 1988, Williams & Christians 2003, Schoech et al. 2004). Część badań wskazuje, że rolą pokarmu jest zapewnienie minimum energetycznego potrzebnego by zacząć reprodukcję (Krapu 1981, Hario et al. 1991). Inne badania kładą jednak wyraźny nacisk na limitujące znaczenie protein (Williams 1996, Grindstaff et al. 2005), zwłaszcza pewnej grupy aminokwasów (Bolton et al. 1992, Houston et al. 1995). Kolejne dowodzą z kolei, że w niektórych środowiskach to dostępność wapnia może być limitująca dla reprodukcji (Graveland 1996, Graveland & Drent 1997, Reynolds et al. 2004). Dodatkowo wskazuje się na bardzo ważną rolę karotenoidów (Blount et al. 2002a, Blount et al. 2002b). Metoda dokarmiania jako jedyna w łatwy sposób pozwala różnicować rodzaj pokarmu dostarczanego ptakom a więc badać szczegółowo wpływ danego składnika na reprodukcję (Williams 1996, Nager et al. 1997, Ramsay & Houston 1997, Schoech et al. 2004).

Biorąc pod uwagę złożoność przedstawionych czynników reprodukcja u ptaków okazuje się być zależna od całego spektrum zmiennych, mających zarówno swe źródło w cechach wewnętrznych samicy jak również będących efektem

oddziaływania środowiska. By zrozumieć ostatecznie zawikłość tego procesu potrzebne są prace zarówno opisujące zmienność jak również starające się określić wpływ na nią jak największej liczby czynników. Ważne również by prace te nie ograniczały się tylko do oceny zmienności na etapie składania jaj ale śledziły również dalsze etapy reprodukcji. Pozwoli to nam bowiem poznać dalsze konsekwencje zmienności i w efekcie zrozumieć decyzje reprodukcyjne danej grupy ptaków.

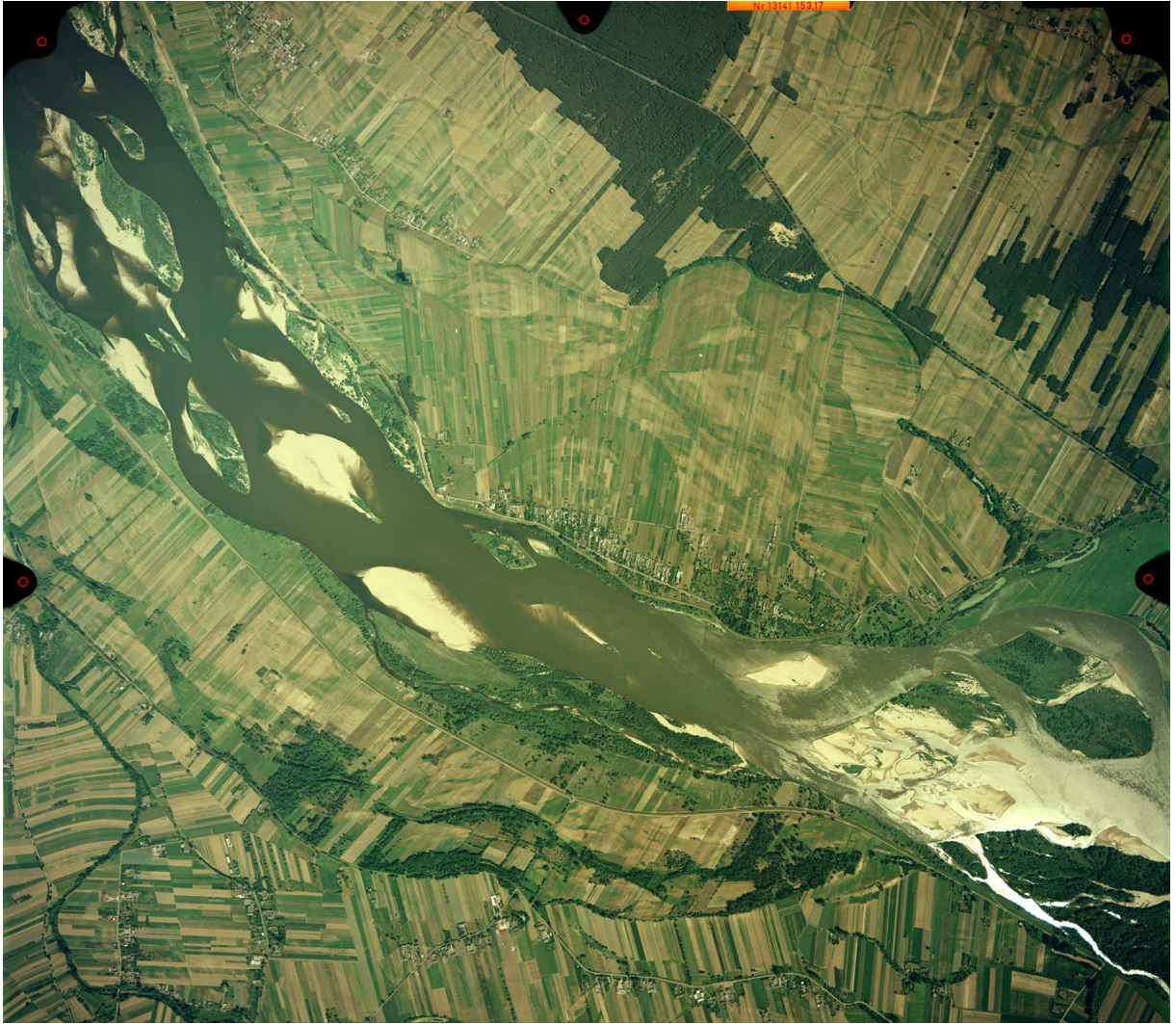
Mewy zajmują w badaniach ekologii ptaków szczególne miejsce. Ze względu na kolonijne gniazdowanie, łatwą wykrywalność oraz szerokie rozprzestrzenienie (zamieszkują wszystkie kontynenty), były chętnie wykorzystywane w wielu badaniach. Dzięki temu stosunkowo dużo wiemy o biologii rozrodu tej grupy ptaków. Kolonijne gniazdowanie sprawia, iż ta grupa ptaków jest predysponowana do wykorzystania w eksperymentach z zamianą jaj między gniazdami. Mewy posłużyły już zatem do kilku tego typu eksperymentów. Większość badań prowadzona była jednak w koloniach dużych gatunków mew związanych z wybrzeżami morskimi. Niestety niewiele wiadomo o taktykach reprodukcyjnych mniejszych gatunków gnieźdzących się na śródlądziu. Gniazdowanie na wyspach w nurcie rzeki niesie ze sobą liczne niebezpieczeństwa, chociażby związane z powodziami. Sprawia to, iż jest to środowisko bardzo specyficzne, charakteryzujące się wręcz swoją niestabilnością. Jednym z przystosowań wiślanej populacji mew siwych do tego środowiska jest zdolność do składania lęgów powtarzanych po utracie pierwszego zniesienia. Zdarzają się nawet pary zdolne do czterech prób lęgowych w przypadku wczesnych strat (D. Bukaciński mat. niepub.). Konsekwencją tego zjawiska jest znacznie krótsza długość życia osobników, mewy siwe Wisły środkowej rzadko dożywają bowiem wieku powyżej 10 lat, czyli żyją niemal o połowę krócej niż populacje nadmorskie tego gatunku. Powinniśmy zatem zakładać odmienną taktykę reprodukcyjną tej populacji względem populacji zasiedlających dużo stabilniejsze środowiska wybrzeży morskich. Dlatego też decyzje reprodukcyjne wiślanych gatunków mew są dla nas tak intrygującą niewiadomą.

## **2. CELE PRACY**

- 1) poznanie zakresu naturalnej zmienności w czasie przystępowania do rozrodu oraz cechach jaj i lęgów w wiślanych populacjach mew
- 2) porównanie stałości parametrów rozrodu mewy siwej w kolejnych latach badań
- 3) analiza relacji rozmiaru jaj na poziomie gniazda
- 4) zbadanie w jakim stopniu obserwowana zmienność w taktykach reprodukcyjnych jest pod wpływem cech samicy
- 5) stwierdzenie w jakim stopniu czynniki pogodowe wpływają na zmienność parametrów rozrodu pierwszych w sezonie prób lęgowych mew
- 6) zbadanie znaczenia wpływu ilości i jakości pokarmu na decyzje reprodukcyjne mew – eksperyment terenowy z dokarmianiem
- 7) analiza zależności między parametrami jaja a rozmiarem pisklęcia w chwili klucia
- 8) szukanie przyczyn dużej zmienności w tempie wzrostu piskląt i sukcesie lęgowym w badanych populacjach mew – eksperymentalny test hipotez: daty i jakości rodziców

### 3. TEREN BADAŃ

Miejszem realizacji badań był fragment Wisły środkowej rozciągający się między 409 a 418 km szlaku wodnego. Jest to nieuregulowany odcinek rzeki o charakterze roztokowym, w obrębie którego znajdują się liczne wyspy, będące środowiskiem gniazdowania badanych populacji mew. Pod względem administracyjnym obszar ten zlokalizowany jest na pograniczu województw mazowieckiego i lubelskiego. Na obszarze województwa mazowieckiego prawy brzeg Wisły wchodzi w obręb gminy Maciejowice, powiat garwoliński, natomiast lewobrzeżny obszar to obręb gminy Kozienice, powiat kozienicki. Fragment prawobrzeżny należący do województwa lubelskiego wchodzi w obręb gminy Stężyca, powiat rycki. Pod względem geograficznym pas terenów przywiślanych o szerokości kilku kilometrów stanowi część Doliny Środkowej Wisły, natomiast tereny sąsiadujące wchodzi na prawym brzegu w obręb Wysoczyzny Żelechowskiej oraz Równiny Garwolińskiej, natomiast na brzegu lewym rozciąga się Równina Kozienicka (Kondracki 1988). Tereny graniczące z doliną rzeczną, będące żerowiskiem mew mają charakter rolniczy, ze słabymi glebami (przeważa V i VI klasa bonitacji). Podstawową roślinnością uprawną są zboża, niewielki udział stanowią uprawy rzepaku oraz kukurydzy. W bezpośrednim sąsiedztwie miejscowości dość liczne są niewielkie uprawy ziemniaka i warzyw. Niewielki udział przypada również na sady oraz uprawy truskawek. Na terenie międzywala oraz terenach sąsiednich występują fragmenty pastwisk i łąk kośnych. Wypas bydła ma również miejsce na części dużych wysp w nurcie rzeki. Jedyną większą aglomeracją miejską są Kozienice. Wzdłuż badanego odcinka zlokalizowane są małe miejscowości: Tyrzyn, Wróble-Wargocin i Kobylnica na prawym brzegu oraz Holendry Kozienickie, Wymysłów, Piotrkowice oraz Kuźmy na lewym brzegu rzeki. Fragment rzeki, na którym prowadzone były badania wchodzi w obręb obszaru Natura 2000 – Dolina środkowej Wisły (PLB 140004).



**Ryc. 1.** Zdjęcie lotnicze prezentujące odcinek Wisły na którym prowadzone były badania. Widoczne w nurcie rzeki wyspy były miejscem lęgów badanych gatunków mew.

## 4. MATERIAŁ I METODY

### 4.1. Gatunki objęte badaniami

Badania prowadzono w koloniach dwóch gatunków mew średniej wielkości: mewy siwej (*Larus canus*) i śmieszki (*Chroicocephalus ridibundus*).

Rozmieszczenie mewy siwej w Polsce jest bardzo nierównomierne (Tomiałojć & Stawarczyk 2003). Gatunek ten związany jest przede wszystkim z dolinami dużych rzek, najliczniej zasiedla dolinę Wisły między ujściem Sanu i Płockiem (Bukaciński et al. 1994). Śmieszka jest gatunkiem wyraźnie liczniejszym, rozmieszczonym bardziej równomiernie i dużo bardziej plastycznym siedliskowo niż mewa siwa. Pomimo, iż może zakładać gniazda w bardzo różnych środowiskach (nie rzadko w bezpośrednim sąsiedztwie aglomeracji miejskich), związana jest przede wszystkim z wodami stojącymi i wolnopłynącymi jak stawy czy jeziora (Tomiałojć & Stawarczyk 2003). Dolinę środkowej Wisły zasiedliła licznie dopiero w drugiej połowie XX wieku (Bukacińska & Bukaciński 1993; Tomiałojć & Stawarczyk 2003). Obecnie oba gatunki notują wyraźny i bardzo głęboki regres liczebności, mogący doprowadzić w przypadku mewy siwej do zaniku jej stanowisk lęgowych w naszym kraju (Bukaciński & Bukacińska 2001).

Oba gatunki mew cechuje zbliżona biologia. Są długowieczne, średnia długość życia wynosi kilkanaście lat, najstarsze osobniki dożywają wieku powyżej 25 lat. Po raz pierwszy przystępują do rozrodu w wieku 3-4 lat, wyjątkowo w wieku 2 lat. Są terytorialne i najczęściej gnieźdzą się w koloniach, przy czym kolonie śmieszki są wyraźnie liczniejsze, a odległości między gniazdami sąsiednich par mniejsze niż w przypadku mewy siwej, która potrafi gnieździć się pojedynczo lub w małych grupach do 3-5 par. Oba gatunki wyprowadzają jeden lęg w roku, który w przypadku utraty mogą powtarzać. Gniazdo zakładają niemal zawsze na ziemi. Typowa wielkość zniesienia to lęgi 3-jajowe. Młode są zagniazdownikami niewłaściwymi. Przez pierwszych kilka dni po wykluciu nie mają w pełni rozwiniętej termoregulacji i muszą być „dogrzewane” przez rodziców. Zdolność do lotu uzyskują po 25-35 dniach.

W latach 2005-2009 liczebność mewy siwej na terenie objętym badaniami wahała się między 229 i 314 par, ze stałą tendencją malejącą. W ciągu pięciu lat monitorowano los blisko 1000 lęgów, odłowiono 220 osobników mewy siwej i odczytano kody kolorowych obrączek dla dalszych 75 ptaków. Dokładną liczebność w każdym z lat badań przedstawia tabela 1.



**Tab. 1.** Liczba dorosłych i lęgów mew siwych objętych badaniami. <sup>1</sup> ptaki złapane w pułapki w celu pobrania danych biometrycznych i założenia obrączek kolorowych. <sup>2</sup> ptaki wcześniej zaobrączkowane, kod odczytany na podstawie obserwacji.

Rok	Liczba lęgów	Liczba ptaków dorosłych					
		odłowionych <sup>1</sup>		odczytanych <sup>2</sup>		łącznie	
		samice	samce	samice	samce	samice	samce
2005	298	22	19	9	18	31	37
2006	281	25	34	15	25	40	59
2007	221	18	25	1	1	19	26
2008	194	15	14	0	2	15	16
2009	-	21	27	1	3	22	30
Łącznie	993	101	119	26	49	127	168

W latach 2007-2008 prowadzono badania również w dwóch koloniach śmieszki, liczących odpowiednio około 500 i 1200 par (D. Bukaciński z zespołem, mat. niepub.).

## 4.2. Metody badań

### 4.2.1. Śledzenie losów lęgów

W ciągu pierwszego miesiąca prac terenowych, zaczynając od połowy kwietnia cały teren badań (wszystkie wyspy) był kontrolowany co 2-3 dni w celu odnalezienia wszystkich gniazd mewy siwej. Po odnalezieniu gniazda w pobliżu wbijano kołek z indywidualnym numerem a lokalizację gniazda nanoszono na mapę. Umożliwiło to szybkie odnajdywanie gniazd w trakcie kolejnych kontroli i pozwoliło na szczegółowe śledzenie losów lęgu. Po okresie składania jaj kontrolowano lęgi nie rzadziej niż co 5 dni. Śledzenie losów wybranych lęgów śmieszki wyglądało podobnie, z tym że kontrolna powierzchnia obejmowała nie cały teren badań, a jedynie dwie wcześniej wybrane, liczne kolonie tego gatunku.

Po odnalezieniu gniazda i oznakowaniu jego położenia, przy okazji kolejnych wizyt przy gnieździe notowano kolejność składanych jaj (znakując kolejno składane jaja nietoksycznym markerem jako A, B i C) oraz przyczynę ewentualnych strat. Każde jajo było ważone, krótko po złożeniu z dokładnością do 0,5 g oraz mierzono suwmiarką jego maksymalną długość i maksymalną szerokość. W wyjątkowych sytuacjach, kiedy odnajdowano gniazda na etapie inkubacji z pełnym zniesieniem, kolejność jaj ustalano zgodnie z ogólnie przyjętą metodą na podstawie kompleksu cech (intensywność tła, typ plamkowania, rozmiar etc.) (Nawrocki 1989; D. Bukaciński mat. niepub.). W przypadku kontroli lęgów śmieszki pobierano wymiary strukturalne jaj (maksymalna długość i maksymalna szerokość), rezygnując z rejestrowania ich masy.

W oparciu o pomiary długości i szerokości obliczano objętość jaj zgodnie ze wzorem opracowanym dla blisko spokrewnionej i podobnej wielkości mewy delawarskiej (*Larus delawarensis*) (Meathrel & Ryder 1987):

$$V = [(szerokość)^2 \times długość] \times 0,000489 \text{ [cm}^3\text{]}$$

Krótko po wykluciu się każde pisklę było obrączkowane i ważone (z dokładnością 0,5 g). Później, przy okazji kolejnych kontroli, w miarę możliwości co 2-3 dni śledzono losy piskląt rejestrując ich obecność, pomiary (długość skrzydła i skoku) i masę (z dokładnością w zależności od wieku od 0,5 do 5 g) lub ewentualną przyczynę strat.

#### **4.2.2. Odłowy ptaków dorosłych**

Mewy były odławiane w pułapki typu klatkowego, zastawiane na gniazdach. W trakcie odłowów lęg wyjmowano i zabezpieczano przed zniszczeniem, a do gniazda w miejsce oryginalnych jaj wkładano atrapy.

Po złapaniu ptaki były obrączkowane metalowymi i kolorowymi obrączkami, ważone i mierzone. Pozwalało to określić ich płeć i wielkość. Ptaki ważono z dokładnością do 5 g wagą typu Pesola. Suwmiarką mierzono długość skoku oraz długość i wysokość dzioba, wszystko z dokładnością do 0,1 mm. Linijką ze stopką mierzono długość skrzydła złożonego z dokładnością do 1 mm.

### 4.3. Eksperymenty terenowe

#### 4.3.1. Eksperyment z dokarmianiem mewy siwej w okresie przed złożeniem jaj

Eksperyment prowadzono w dwóch kolejnych sezonach: 2006 i 2007 roku. Wybrane losowo grupy ptaków karmiono jednym z trzech rodzajów pokarmu: białkiem (ryby), tłuszczem (słonina bez skóry) lub wapniem (ciasto z węglanem wapnia). Kontrolę stanowiły losowe pary, gnieźdzące się w tym samym czasie na kontrolowanym fragmencie rzeki. Dokładną liczbę par w poszczególnych grupach przedstawia tabela 2.

**Tab. 2.** Liczba par mewy siwej objętych eksperymentem z dokarmianiem.

Rok	Liczba par				Łącznie
	eksperymentalnych = dokarmianych			kontrolnych = nie dokarmianych	
	rybą	tłuszczem	wapniem		
2006	36	30	29	65	160
2007	23	25	34	65	147
Łącznie	59	55	63	130	307

Dokarmianie prowadzone było od połowy kwietnia do początku maja, trwając przeciętnie 2-3 tygodnie. Dokarmianie prowadzono codziennie, w godzinach porannych i trwało ono do momentu złożenia pierwszego jaja przez daną parę. Jednym rodzajem pokarmu dokarmiano we wszystkich stwierdzonych na danej wyspie terytoriach. By uniknąć problemu kradzieży nie łączono różnych diet na jednej wyspie, analogiczne założenia stosowano w eksperymentach z dokarmianiem łysek amerykańskich (Arnold 1994).

Eksperymentalne pary były dokarmiane w zależności od zastosowanej diety: dieta białkowa – krojone ryby słodkowodne ( $150 \text{ g d}^{-1} \text{ terytorium}^{-1}$ ), dieta tłuszczowa – krojona słonina ( $120 \text{ g d}^{-1} \text{ terytorium}^{-1}$ ), dieta wapniowa – ciasto z węglanem wapnia ( $20 \text{ g Ca}^{2+}$  w około  $115 \text{ g}$  ciasta  $\text{d}^{-1} \text{ terytorium}^{-1}$ ). Wielkość dziennej porcji zbliżona była do podawanej w eksperymentach z dokarmianiem u wyraźnie większej mewy żółtonogiej (Bolton et al. 1992, Bolton et al. 1993).

#### 4.3.2. Eksperyment z wymianą lęgów o różnym terminie złożenia w koloniach śmieszki (*Chroicocephalus ridibundus*)

Eksperyment prowadzono w dwóch kolejnych sezonach 2007 i 2008 roku. Zamiany przeprowadzone zostały w kolonii śmieszki liczącej około 650-800 par lęgowych. W sezonie 2007 śledzono termin rozrodu dla 723 par tego gatunku, z grupy tej dobrano 111 par eksperymentalnych. W sezonie 2008 z grupy 594 par wytypowano 129 par eksperymentalnych. Dokładną liczbę par w poszczególnych grupach przedstawia tabela 3.

**Tab. 3.** Liczba gniazd śmieszki objętych eksperymentem dotyczącym wymiany lęgów między parami rozpoczynającymi sezon lęgowy w różnym okresie. W nawiasie podano liczbę lęgów z sukcesem klucia piskląt.

Termin składania jaj	Rok		Łącznie
	2007	2008	
<u>wariant eksperymentu:</u>			
lęgi wczesne → lęgi późne	30 (27)	32 (32)	62 (59)
lęgi późne → lęgi wczesne	30 (28)	32 (29)	62 (57)
<u>kontrola wczesna:</u>			
lęgi wczesne → lęgi wczesne	25 (23)	29 (29)	54 (52)
<u>kontrola późna:</u>			
lęgi późne → lęgi późne	26 (23)	36 (34)	62 (57)
Łącznie	111 (101)	129 (124)	240 (225)

Dzięki regularnym kontrolom koloni śmieszki poznano terminy składania jaj w poszczególnych gniazdach. W oparciu o tę wiedzę dokonano podziału gniazd na wczesne, późne oraz te o przeciętnym terminie przystępowania do rozrodu. W 2007 roku jako gniazda wczesne uznano te o dacie składania przed 21 kwietnia, natomiast jako późne lęgi składane od 30 kwietnia. Dobierając pary eksperymentalne zapewniono różnicę w terminie składania na poziomie 15 dni. W 2008 roku jako gniazda wczesne uznano te o dacie składania przed 16 kwietnia, natomiast jako późne lęgi składane od 22 kwietnia. Dobierając pary eksperymentalne zapewniono różnicę w terminie składania na poziomie 13 dni (sezon ten charakteryzował się wyższą synchronią składania od sezonu 2007). Dzięki dużemu zagęszczeniu gniazd

w koloniach tego gatunku, zamiana jaj przeprowadzana była na niewielkim obszarze co pozwalało dokonać tego za jednym razem, w przeciągu 1-1,5h. Jaja były przenoszone między gniazdem rodzinnym a nowym gniazdem za pomocą tekturowych wytłoczek po jajach kurzych. Nie stwierdzono negatywnego wpływu prowadzenia zamian, w postaci odrzucenia zamienionych jaj. W okresie klucia piskląt codziennie prowadzono na terenie koloni kontrolę by uzyskać informację o sukcesie klucia. Notowano przynależność poszczególnych piskląt do danych gniazd i znakowano je za pomocą obrączek Stacji Ornitologicznej Muzeum i Instytutu Zoologii PAN. W późniejszym etapie sezonu przeprowadzano kontrole co kilka dni. W ich trakcie mierzone były pisklęta, dane te wykorzystane były do obliczeń tempa wzrostu piskląt. Kontrole zakończone zostały w ostatnim tygodniu czerwca, gdy doszło do wylotu ostatnich piskląt eksperymentalnych z kolonii.

#### **4.4. Metody statystyczne**

Przy analizach terminu rozrodu badanych gatunków przyjmowano datę 1 kwietnia jako wartość jeden. Średni termin składania w kolejnych latach był porównywany za pomocą testu mediany (Łomnicki 2006).

Dla danych o rozkładzie normalnym przy porównaniach średnich dla dwóch grup niezależnych wykorzystywano test t-Studenta. W przypadku kilku czynników stosowano test ANOVA jedno lub dwuczynnikową. W przypadku analizy zależności między badanymi czynnikami stosowano natomiast analizę korelacji Pearsona.

W przypadku parametrów rozrodu dla których zebrany materiał nie przedstawiał rozkładu normalnego oraz przy wielkościach prób poniżej 100 os., stosowano do porównań testy nieparametryczne: test Kruskala-Wallisa dla kilku grup oraz test Manna-Whitneya w przypadku porównań par. Dla części danych analizowano również rozkład frekwencji za pomocą testu chi-kwadrat. W przypadku analizy zależności między badanymi czynnikami stosowano analizę korelacji rang Spearmana.

W przypadku analiz wielokrotnych dla porównań w parach brano pod uwagę wyniki z zastosowaniem poprawki Bonferroniego. W sytuacji oceny stopnia zmienności obserwowanej cechy w populacji wykorzystywano wskaźnik CV.

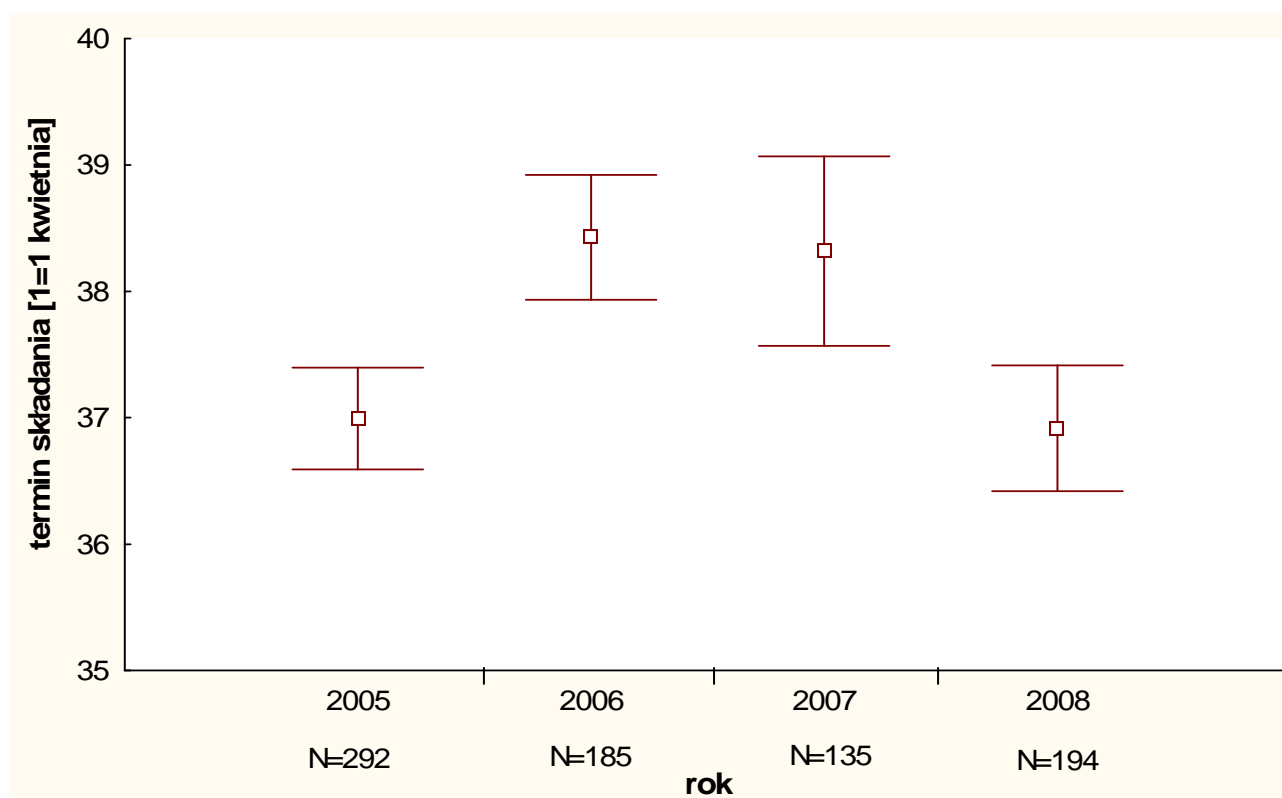
Analiz materiału dokonano za pomocą dwóch pakietów statystycznych. Korzystano z programu Statistica 6.0 oraz programu PAST.

## 5. WYNIKI

### 5.1. Taktyki rozrodcze mewy siwej – różnice międzysezonowe

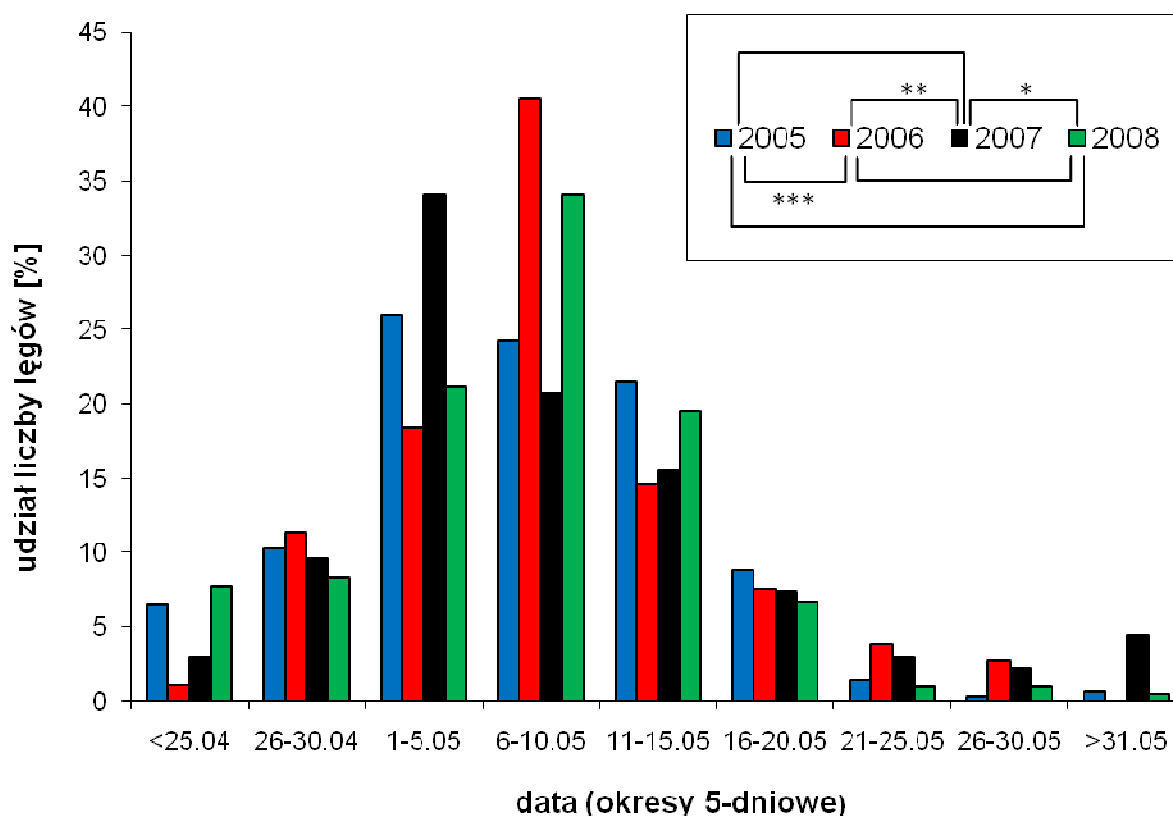
#### 5.1.1. Termin przystąpienia do rozrodu

W latach prowadzenia badań (2005-2008) pierwsze pary mew siwych przystępowały do rozrodu w pobliżu 20 kwietnia (zakres 17-21 kwietnia). Ostatnie pierwsze próby lęgowe były natomiast podejmowane na początku czerwca (zakres 30 maj–9 czerwiec). Z lat 2006-2007 przedstawione wyniki obejmują tylko grupy ptaków niedokarmianych. W każdym z sezonów ponad 70% par przystępowało do rozrodu w pierwszej połowie maja (3 pierwsze pentady). Średni termin składania wahał się zaledwie w zakresie jednego dnia między 7 a 8 maja danego roku (ryc. 2). Mediana również była zbliżona i wahała się w wąskim zakresie 6-8 maja. Nie stwierdzono istotnych różnic w średnim terminie przystępowania do rozrodu w kolejnych sezonach (test mediany  $df=3$ ;  $\chi^2=3,14$ ; NS).



Ryc. 2. Termin przystąpienia do rozrodu ( $\bar{x} \pm SE$ ) mewy siwej w latach 2005-2008. N – liczba gniazd.

Długość okresu, w którym dochodziło do składania jaj rozciągała się w zakresie od 43 do 49 dni. Poza sezonem 2005, gdzie szczyt składania rozciągnięty był równomiernie na trzy pierwsze pentady maja, w pozostałych sezonach da się wyróżnić pentadę, w której do lęgów przystępowała minimum 1/3 populacji. Szczyt ten przypadał na pierwszą pentadę maja w 2007 roku oraz na drugą pentadę tego miesiąca w sezonach 2006 i 2008 (ryc. 3). Porównując frekwencję par przystępujących do rozrodu w poszczególnych pentadach stwierdzono istotną różnicę między sezonami (test  $\chi^2=67,60$ ;  $df=24$ ;  $p<0,005$ ). Analiza frekwencji w obrębie poszczególnych dwóch sezonów również pokazała istotne różnice dla części par (ryc. 3).

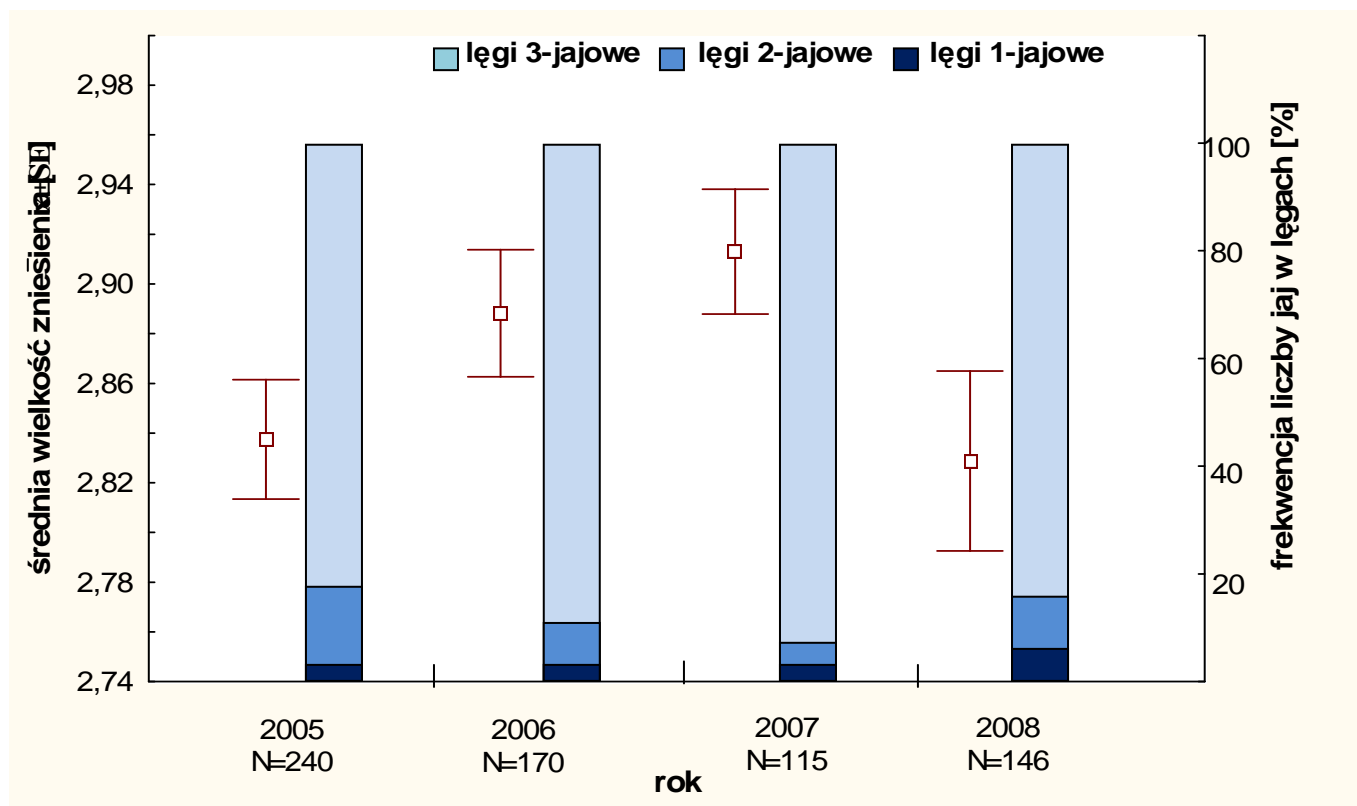


**Ryc. 3.** Rozkład częstości liczby gniazd zakładanych w poszczególnych pentadach (okresy 5-dniowe) w latach 2005-2008. Różnice między latami zaznaczono gwiazdką: \*  $p<0,05$ , \*\*  $p<0,01$ , \*\*\*  $p<0,001$ .

### 5.1.2. Wielkość zniesienia

W czasie prowadzenia badań określono wielkość zniesienia w 679 lęgach mewy siwej. Naturalna zmienność w tym parametrze waha się w badanej populacji mew w zakresie od 1 do 3 jaj (ryc. 4). W trakcie badań stwierdzono również 8 lęgów większych co było efektem pasożytnictwa lęgowego oraz obecności lęgów samiczo-samiczych. Lęgi 4 i 5 jajowe nie zostały uwzględnione w analizach. W każdym z sezonów część lęgów była tracona w trakcie składania w wyniku drapieżnictwa oraz powodzi, brak było możliwości określenia wielkości zniesienia dla tych gniazd. Nie zostały więc one uwzględnione w analizach. Porównując wielkość zniesień w poszczególnych sezonach, nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic między sezonami (test Kruskal-Wallis  $H=2,05$ , NS).

Ogromna większość par mew siwych przystępująca do rozrodu na Wiśle środkowej składała lęgi trzyjajowe. Ich udział stanowił w kolejnych sezonach odpowiednio: 84,58%, 90,00%, 91,30% oraz 86,30%. Analiza frekwencji poszczególnych rozmiarów zniesienia nie wykazała różnic między sezonami (test  $\chi^2=11,41_{(6)}$ , NS).



Ryc. 4. Średnia wielkość zniesienia [ $\bar{x} \pm SE$ ] i frekwencja liczby jaj w lęgach mewy siwej w latach 2005-2008.



### 5.1.3. Zmienność międzysezonowa rozmiarów jaj

Ze względu na niewielki udział lęgów o rozmiarze zniesienia innym niż trzy jaja, parametry jaj zostały przedstawione tylko dla tej wielkości zniesienia. Z lat prowadzenia eksperymentów z dokarmianiem (2006-2007) nie uwzględniono w tych analizach rozmiarów jaj składanych przez dokarmiane grupy ptaków (zostaną one przedstawione przy wynikach tego eksperymentu). Ze względu na to, że dynamika międzysezonowa rozmiarów jaj składanych jako pierwsze, drugie i trzecie może być różna, analizowano je oddzielnie.

#### 5.1.3.1. Długość jaja

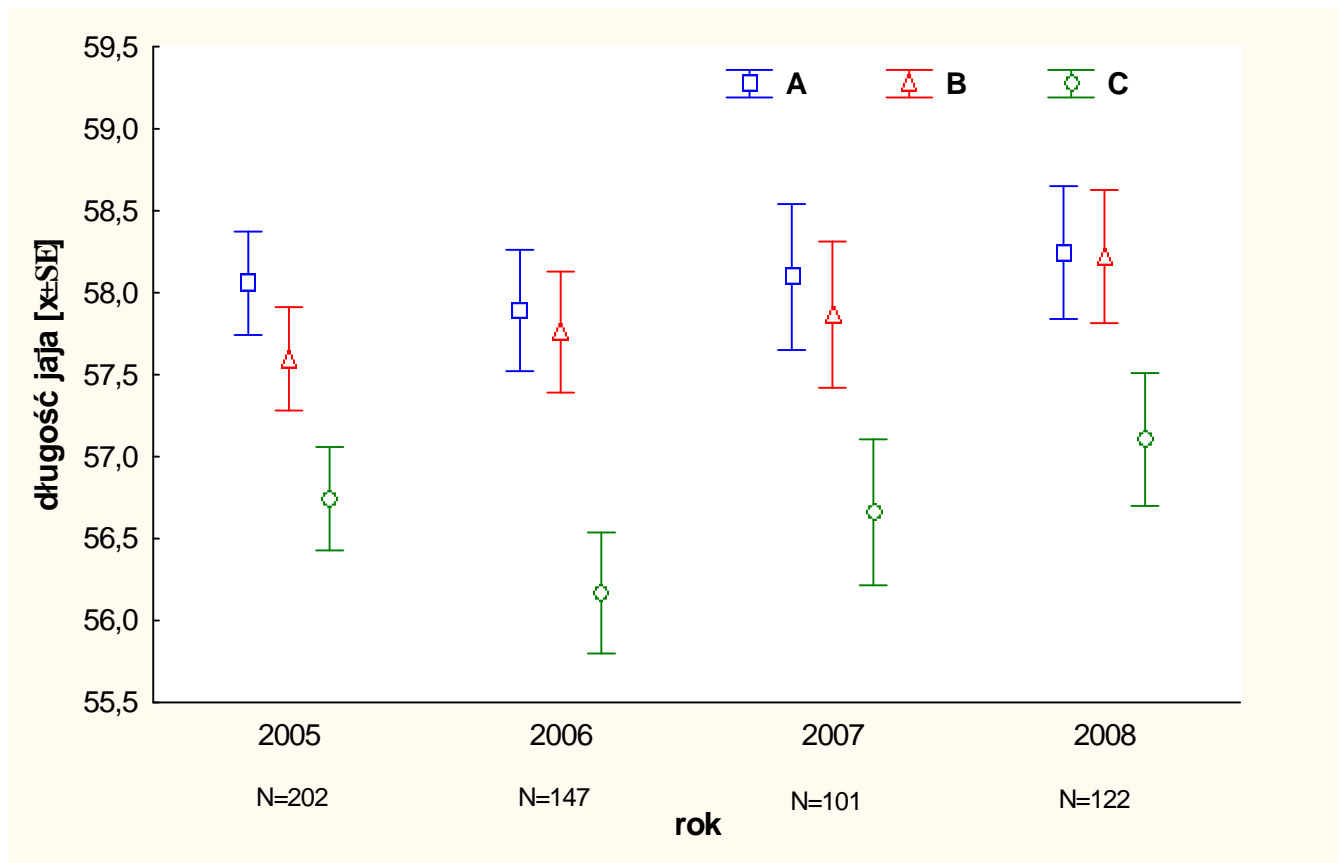
W czasie prowadzenia badań zmierzono długość kolejnych jaj w 575 lęgach mewy siwej. Długość jaja u tego gatunku wahała się w trakcie badań w szerokim zakresie od 50,7 mm do 72,8 mm z tym, że jaja o długości powyżej 63 mm były już nienaturalnie wydłużone, co były efektem nieprawidłowego formowania jaja w jajowodzie. Porównanie średniej długości każdego z jaj w trakcie czterech sezonów badań przedstawia ryc. 5.

Średnia długość jaja A mieściła się w wąskim przedziale 57,94-58,20 mm i nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic między sezonami (ANOVA  $F_{(3; 571)}=0,28$ , NS). Poziom zmienności określony wskaźnikiem CV również przyjmował zbliżone wartości w kolejnych sezonach i mieścił się w zakresie 4,01-4,10.

W przypadku jaja B średnia długość jaja była nieznacznie niższa niż dla jaja A i mieściła się w przedziale 57,60-58,22 mm. Podczas 4 lat badań stwierdzono tendencję do wzrostu średniej długości tego jaja (ryc. 5). Nie były to jednak różnice istotne statystycznie (ANOVA  $F_{(3; 571)}=2,19$ , NS). Jaja B charakteryzowały się mniejszą zmiennością w długości niż jaja A i osiągała ona wartości CV 3,49-3,95.

Jajo C było wyraźnie krótsze od wcześniejszych (ryc. 5). Średnia długość tego jaja wahała się w znacznym stopniu między sezonami od 56,14 mm w sezonie 2006 do 57,07 mm w sezonie 2008. Różnice pomiędzy sezonami były istotne statystycznie (ANOVA  $F_{(3; 571)}=3,91$ ,  $p<0,01$ ). Dużą rozpiętość między sezonami obserwowano również na poziomie współczynnika zmienności CV – od 3,45 do 4,65.

Dwuczynnikowa ANOVA wykazała wpływ kolejności składania (ANOVA  $F_{(2; 1713)}=60,34$ ,  $p<<0,0001$ ) oraz roku badań (ANOVA  $F_{(3; 1713)}=4,16$ ,  $p<0,01$ ) na długość jaj. Brak było istotnego efektu wspólnego obu czynników (ANOVA  $F_{(6; 1713)}=1,06$ , NS) na ten parametr.



**Ryc. 5.** Średnia długość jaj w lęgach 3-jajowych w latach 2005-2008. A – jajo składane jako pierwsze; B – jajo składane jako drugie; C – jajo składane jako trzecie w lęgu. N – liczba gniazd.

### 5.1.3.2. Szerokość jaja

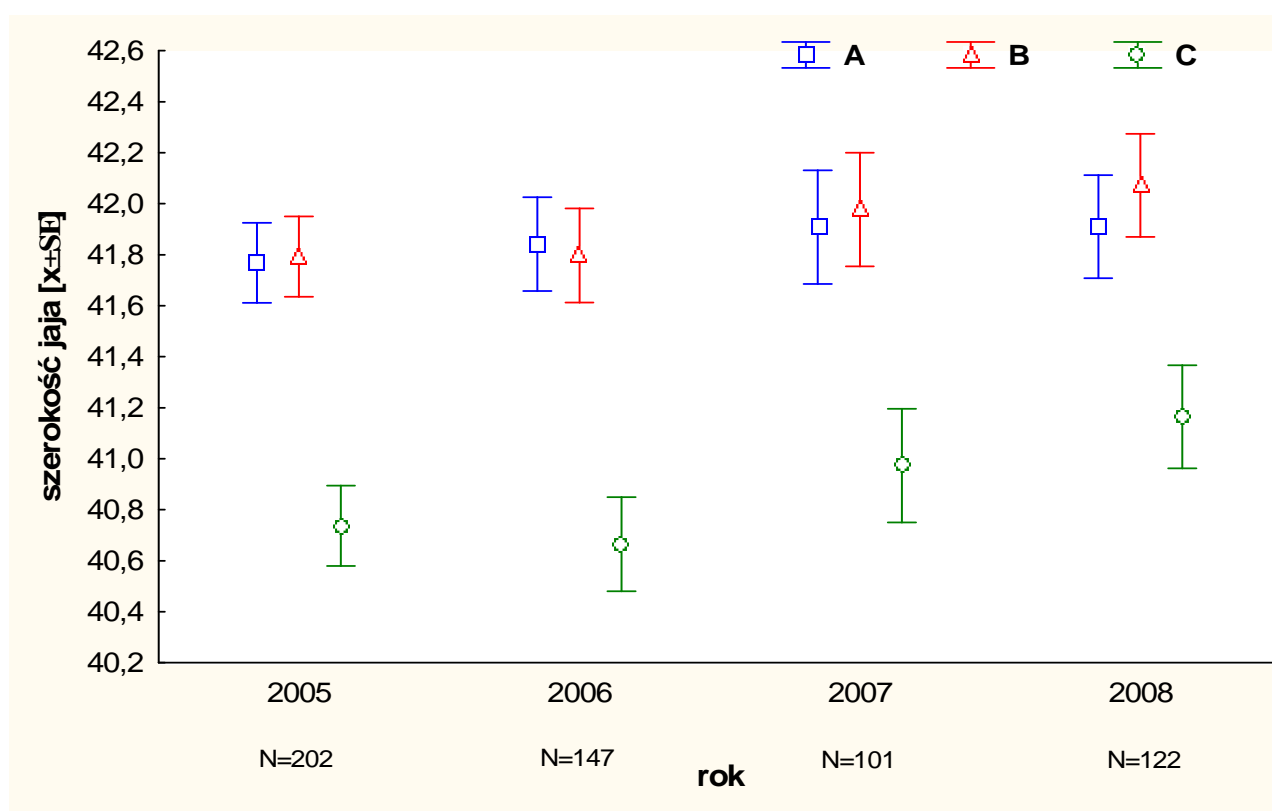
W czasie prowadzenia badań zmierzono szerokość kolejnych jaj w 575 lęgach mewy siwej. Szerokość jaja u tego gatunku wahała się w trakcie badań w szerokim zakresie od 37,5 mm do 45,0 mm. Porównanie średniej szerokości każdego z jaj w trakcie czterech sezonów badań przedstawia ryc. 6.

Średnia szerokość jaja A mieściła się w wąskim przedziale 41,77-41,93 mm i nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic między sezonami (ANOVA  $F_{(3; 571)} = 0,49$ , NS). Zmienność tego jaja mierzona parametrem CV mieściła się w zakresie 2,59-2,87.

W przypadku jaja B średnia szerokość wzrastała wraz z kolejnymi sezonami od 41,80 mm w sezonach 2005 i 2006 do 42,06 mm w sezonie 2008 (ryc. 6). Nie stwierdzono jednak istotnych statystycznie różnic między sezonami (ANOVA  $F_{(3; 571)} = 2,08$ , NS). Współczynnik zmienności wahał się natomiast w zbliżonym zakresie jak dla jaja poprzedniego wynosząc 2,49-2,89.

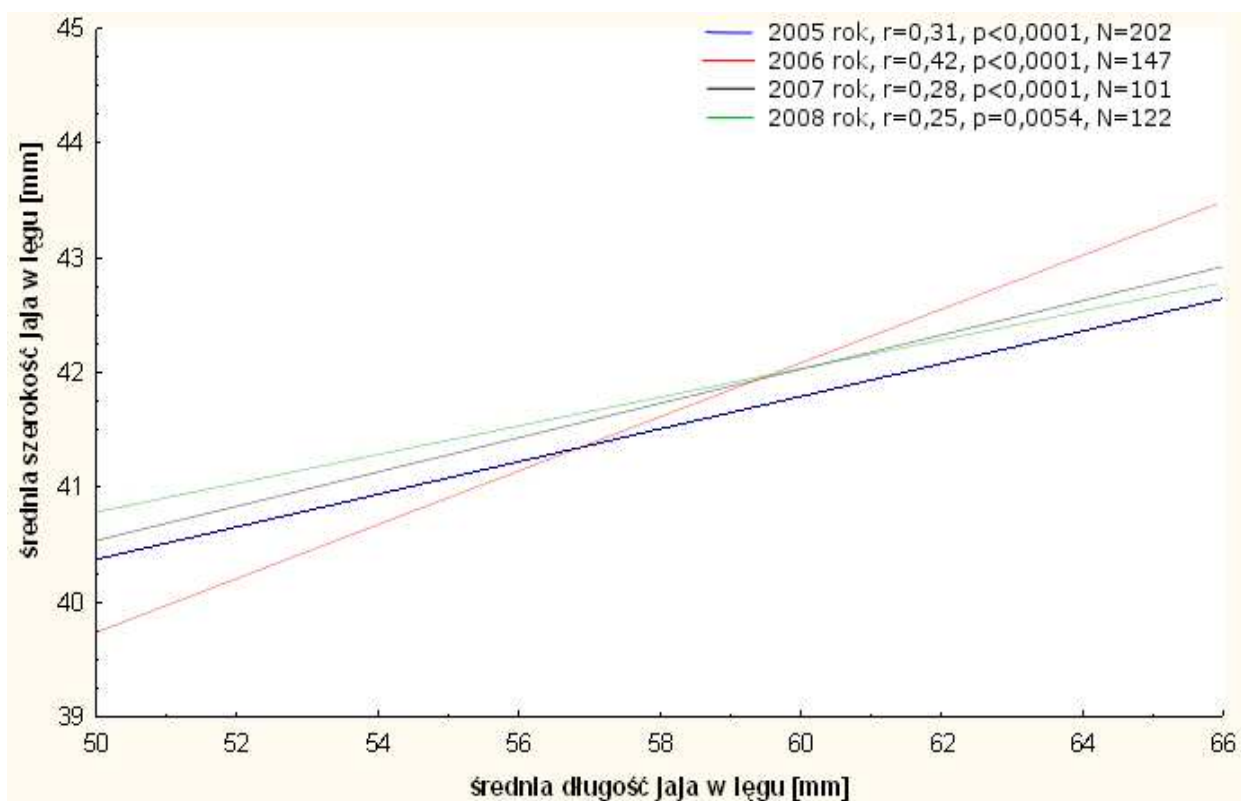
Jajo C było wyraźnie węższe od wcześniejszych (ryc. 6). Stwierdzono istotną statystycznie różnicę w średniej szerokości jaja C między sezonami, najwęższe jaja składane były w sezonie 2005 (40,67 mm), najszersze w sezonie 2008 (41,14 mm) (ANOVA  $F_{(3; 571)}=4,52$ ,  $p<0,01$ ). Współczynnik zmienności kształtował się na poziomie 2,89-3,02, był więc wyższy niż dla jaj wcześniejszych.

Dwuczynnikowa ANOVA wykazała wpływ kolejności składania (ANOVA  $F_{(2; 1713)}=139,61$ ,  $p<<0,0001$ ) oraz roku badań (ANOVA  $F_{(3; 1713)}=5,46$ ,  $p<0,001$ ) na szerokość jaja. Brak było istotnego efektu wspólnego obu czynników (ANOVA  $F_{(6; 1713)}=0,94$ , NS).



**Ryc. 6.** Średnia szerokość jaj w łęgach 3-jajowych w latach 2005-2008. Pozostałe objaśnienia jak na rycinie 5.

Podczas czterech lat prowadzenia badań określono zależność między średnią szerokością a średnią długością jaja w łęgach 3-jajowych. W każdym z sezonów zależność ta była dodatnia, wraz ze wzrostem średniej długości wzrastała również średnia szerokość jaj. Siła korelacji wahała się od  $r_p=0,25$  w sezonie 2008, do  $r_p=0,42$  w sezonie 2006. W każdym z sezonów korelacja ta była istotna statystycznie. Graficznie zależność tę w kolejnych sezonach przedstawia rycina 7.



**Ryc. 7.** Zależność między średnią długością i średnią szerokością jaj w lęgach 3-jajowych mewy siwej w latach 2005-2008. N – liczba gniazd.

### 5.1.3.3. Objętość jaja

W czasie prowadzenia badań zebrano pomiary długości i szerokości jaj dla 575 lęgów mewy siwej. Pozwoliły one na obliczenie średniej objętości kolejnych jaj w zniesieniu dla każdego z sezonów. Graficznie porównanie tego parametru jaj przedstawia ryc. 8.

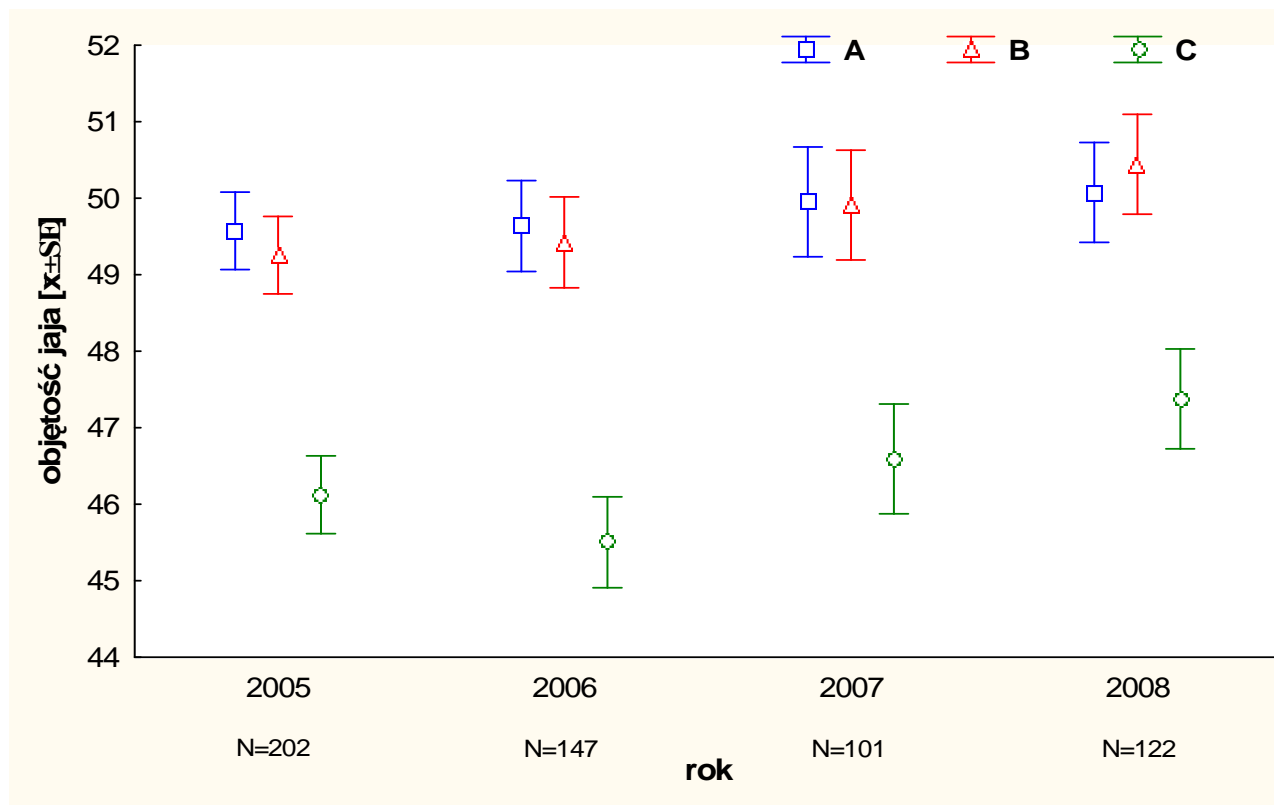
Średnia objętość jaja A była zbliżona w kolejnych sezonach i wahała się w wąskim przedziale 49,58-50,08 cm<sup>3</sup> (ryc. 8). Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w objętości tego jaja między sezonami (ANOVA  $F_{(3; 571)}=0,39$ , NS). Zmienność mierzona współczynnikiem CV mieściła się w przedziale 7,03-8,02.

W przypadku jaja B średnia objętość jaja była zbliżona jak dla jaja A i mieściła się w przedziale 49,26-50,45 cm<sup>3</sup>. Podczas 4 lat badań stwierdzono tendencję do wzrostu średniej objętości tego jaja (ryc. 8). Różnice te były istotne statystycznie (ANOVA  $F_{(3; 571)}=3,09$ , p=0,03). Zmienność mierzona parametrem CV wahała się w zakresie 6,72-7,94 między sezonami.

Jajo C było wyraźnie mniejsze od wcześniejszych (ryc. 8). Średnia objętość tego jaja wahała się w znacznym stopniu między sezonami od 45,51 cm<sup>3</sup> w sezonie

2006 do 47,38 cm<sup>3</sup> w sezonie 2008. Różnica ta była istotna statystycznie (ANOVA  $F_{(3; 571)}=5,51$ ;  $p<0,001$ ). Jajo to charakteryzowało się również najwyższym współczynnikiem zmienności CV od 7,48 do 8,51.

Dwuczynnikowa ANOVA wykazała wpływ kolejności składania (ANOVA  $F_{(2; 1718)}=154,00$ ,  $p<<0,0001$ ) oraz roku badań (ANOVA  $F_{(3; 1718)}=6,76$ ,  $p<0,001$ ) na rozmiar jaj. Brak było istotnego efektu wspólnego obu czynników (ANOVA  $F_{(6; 1718)}=1,19$ , NS).



**Ryc. 8.** Średnia objętość jaj w lęgach 3-jajowych w latach 2005-2008. Pozostałe objaśnienia jak na ryc. 5.

#### 5.1.3.4. Masa jaja

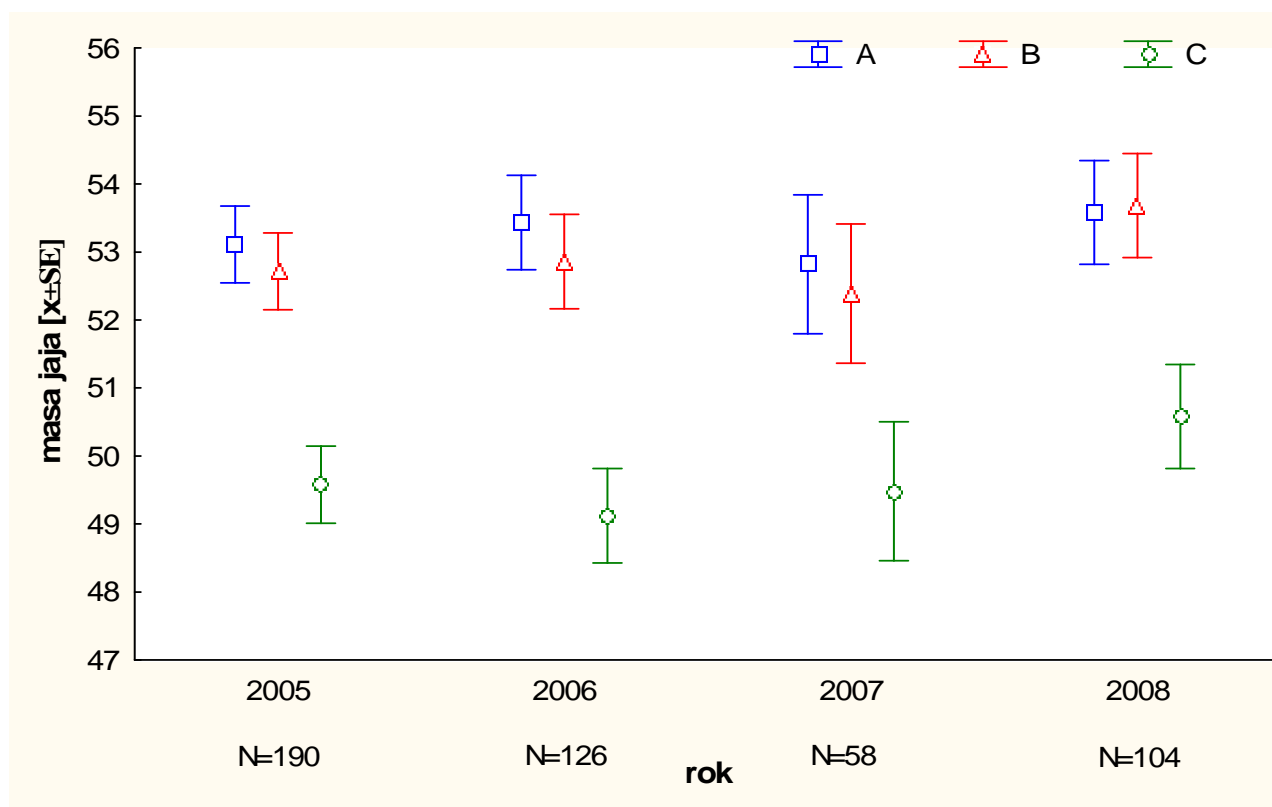
W czasie prowadzenia badań zmierzono świeżą masę jaj w 492 lęgach mewy siwej. Ze względu na straty masy jaja w trakcie inkubacji nie brano pod uwagę w analizie jaj, które były inkubowane przez okres dłuższy niż 3 doby.

Średnia masa jaja A wahała się w wąskim zakresie 53,14-53,53 g (ryc. 9). Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w masie tego jaja między sezonami (ANOVA  $F_{(3; 488)}=0,34$ , NS). Wartość współczynnika zmienności CV kształtowała się na poziomie 6,97-8,39.

Średnia masa jaja B rosła w kolejnych sezonach od 52,71 w 2005 roku do 53,78 gram w roku 2008 (ryc. 9). Nie stwierdzono jednak istotnych statystycznie różnic w masie tego jaja między sezonami (ANOVA  $F_{(3; 497)}=1,85$ , NS). Zmienność mierzona współczynnikiem CV wahała się w zakresie 6,79-8,26.

Średnia masa jaja C wahała się między sezonami w zakresie 49,06-50,49 g (ryc. 9). Stwierdzono istotną statystycznie różnicę w masie jaja C między sezonami (ANOVA  $F_{(3; 488)}=2,51$ ,  $p=0,06$ ). Zmienność w obrębie tej cechy wynosiła od 7,50 w 2007 roku do 8,30 w 2005.

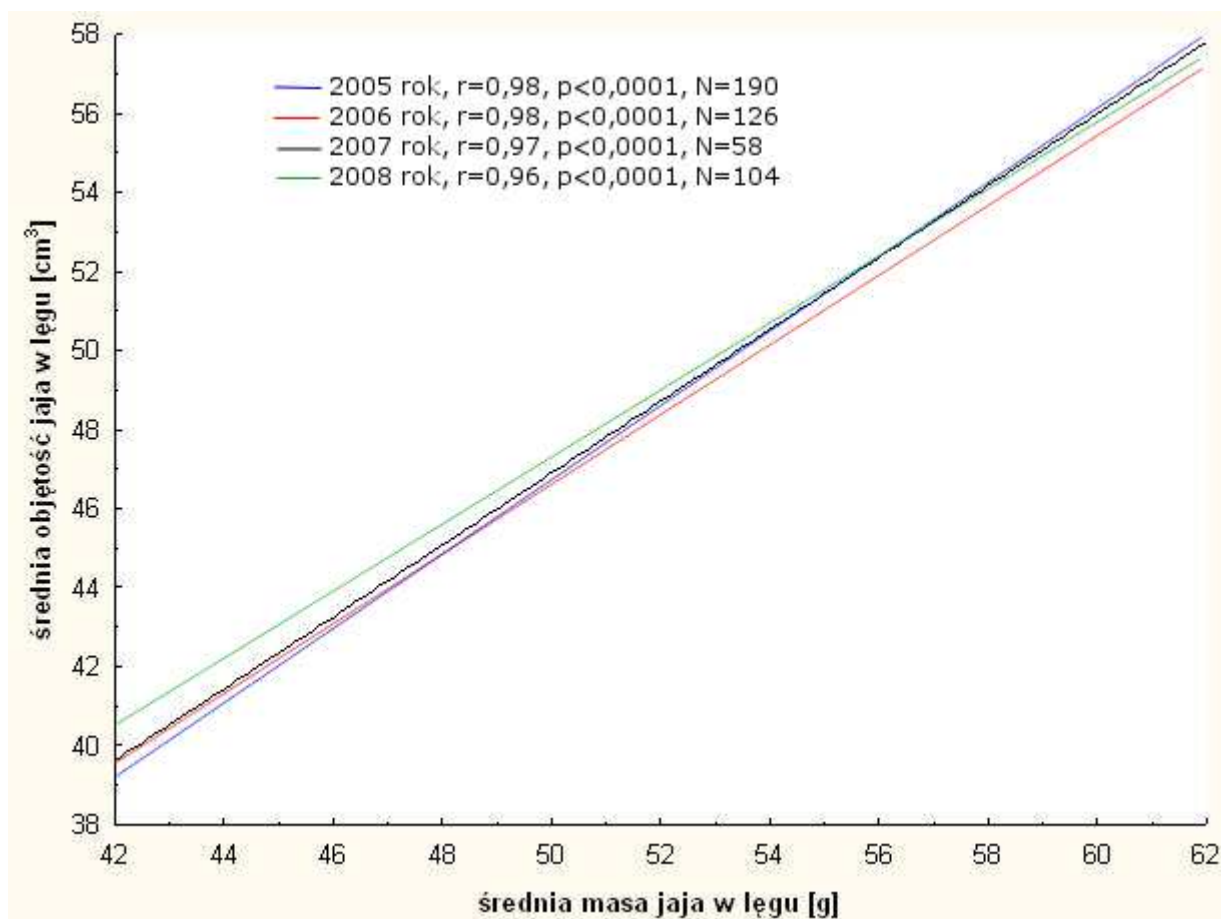
Dwuczynnikowa ANOVA wykazała wpływ kolejności składania (ANOVA  $F_{(2; 1472)}=112,73$ ,  $p<<0,0001$ ) oraz roku badań (ANOVA  $F_{(3; 1472)}=3,14$ ,  $p=0,02$ ) na masę jaj. Brak było istotnego efektu wspólnego obu czynników (ANOVA  $F_{(6; 1472)}=0,82$ , NS).



**Rys. 9.** Średnia masa jaj w lęgach 3-jajowych w latach 2005-2008. Pozostałe objaśnienia jak na ryc. 5.

Celem analizy zależności między średnią objętością i średnią masą jaj w lęgach 3-jajowych przeanalizowano siłę korelacji między tymi cechami podczas 4 lat badań terenowych. Zastosowano w tym celu analizę korelacji Pearsona. W każdym z

sezonów stwierdzono wysoką, dodatnią zależność pomiędzy masą a objętością jaj. Zależność ta wahała się w bardzo wąskim zakresie od 0,96 w sezonie 2008 do 0,98 w latach 2005 i 2006 i była wysoce istotna statystycznie.



**Ryc. 10.** Zależność między średnią objętością i średnią masą jaj w 3-jajowych lęgach mewy siwej w latach 2005-2008. N – liczba gniazd.

#### 5.1.4. Wewnątrz-sezonowa zmienność parametrów rozrodu

##### 5.1.4.1. Wielkość zniesienia

W trakcie prowadzenia badań, w każdym z sezonów stwierdzono spadek liczby jaj składanych w zniesieniu wraz z upływem sezonu lęgowego. Spadek ten był istotny statystycznie w sezonie 2008 ( $r_s = -0,28$ ,  $p < 0,001$ ,  $N = 146$ ) oraz bliski istotności w sezonie 2006 ( $r_s = -0,14$ ,  $p = 0,06$ ,  $N = 169$ ). Natomiast w latach 2005 ( $r_s = -0,08$ , NS,  $n = 236$ ) i 2007 ( $r_s = -0,16$ ,  $p = 0,10$ ,  $n = 113$ ) można mówić tylko o spadkowej tendencji. Celem zbadania zmian siły tej zależności w trakcie sezonu, podzielono każdy z nich na dwa okresy. Jako „lęgi wczesne” zaliczono wszystkie te, gdzie termin złożenia pierwszego jaja przypadał wcześniej lub w dniu mediany składania się całej

populacji. Do lęgów późnych zaliczono natomiast wszystkie lęgi rozpoczęte po medianie terminu składania. Jak widać w tabeli 4, wczesne lęgi charakteryzowały się odmienną tendencją od całościowej analizy. Wraz z opóźnieniem składania dochodziło do zwiększenia wielkości zniesienia (lata 2005-2007) bądź do bardzo małego spadku (sezon 2008). Nie było jednak w tym okresie istotnych statystycznie zależności. Druga część sezonu lęgowego to wyraźne tendencje spadkowe, obecne w każdym z sezonów, istotną zależność stwierdzono jednak jedynie w sezonie 2008.

**Tab. 4.** Zależność między terminem rozpoczynania sezonu lęgowego i wielkością zniesienia w lęgach mewy siwej w latach 2005-2008 (korelacje rang Spearmana).  $r_s$  – siła zależności,  $p$  – istotność różnic. NS – brak istotnych różnic ( $p \geq 0,1$ ). N – liczba gniazd.

	Rok			
	2005	2006	2007	2008
wszystkie lęgi	$r_s = -0,08$ NS N = 236	$r_s = -0,14$ $p = 0,06$ N = 169	$r_s = -0,16$ $p = 0,10$ N = 113	$r_s = -0,28$ $p < 0,001$ N = 146
lęgi wczesne ( $\leq Me$ )	$r_s = 0,10$ NS N = 109	$r_s = 0,13$ NS N = 92	$r_s = 0,02$ NS N = 57	$r_s = -0,03$ NS N = 80
lęgi późne ( $> Me$ )	$r_s = -0,10$ NS N = 127	$r_s = -0,09$ NS N = 77	$r_s = -0,13$ NS N = 56	$r_s = -0,40$ $p < 0,001$ N = 66

#### 5.1.4.2. Wielkość jaj

W trakcie czterech lat prowadzenia badań spotkano się z różnymi trendami zmian rozmiaru jaj w trakcie sezonu lęgowego. Jako kryterium rozmiaru zastosowano średnią objętość jaja dla lęgów 3-jajowych. W sezonie 2006 obserwowano wyraźny spadek rozmiaru jaj w trakcie sezonu ( $r_s = -0,31$ ,  $p < 0,001$ , N = 147), podczas gdy w sezonie 2007 obserwowano przeciwne zjawisko ( $r_s = 0,18$ ,  $p = 0,03$ , N = 101). W obu sezonach zależności te były istotne statystycznie. W pozostałych dwóch latach obserwowano nieistotne tendencje do spadku rozmiaru jaj (sezon 2005 -  $r_s = -0,08$ , NS, N = 202) oraz ich wzrostu (sezon 2008 -  $r_s = 0,05$ , NS, N = 122). Analogicznie jak przy wielkości zniesienia przeprowadzono analizę tej zależności osobno dla



„wczesnych” i „późnych” lęgów. Jako kryterium podziału ponownie zastosowano datę będącą medianą składania się całej populacji (bez względu na liczbę jaj w zniesieniu). Ogólnie pierwsza część sezonu charakteryzowała się tendencją do składania coraz większych jaj (poza sezonem 2005), natomiast w drugiej części obserwowano trend spadkowy. Analiza ta pozwoliła zauważyć, że w sezonie 2005, który charakteryzował się dla całości niewielkim trendem spadkowym, mieliśmy do czynienia z istotnymi statystycznie, przeciwnymi zależnościami, które znosiły wzajemnie swoją siłę.

**Tab. 5.** Zależność między terminem rozpoczęcia sezonu lęgowego i wielkością jaj w lęgach 3-jajowych mewy siwej w latach 2005-2008 (korelacje rang Spearmana). Pozostałe objaśnienia jak w tabeli 4.

	Rok			
	2005	2006	2007	2008
wszystkie lęgi	$r_s = -0,08$ NS N = 202	$r_s = -0,34$ $p < 0,001$ N = 147	$r_s = 0,22$ $p = 0,03$ N = 101	$r_s = 0,08$ NS N = 122
lęgi wczesne ( $\leq Me$ )	$r_s = 0,28$ $p = 0,005$ N = 94	$r_s = -0,10$ NS N = 85	$r_s = 0,15$ NS N = 55	$r_s = 0,13$ NS N = 73
lęgi późne ( $> Me$ )	$r_s = -0,23$ $p = 0,01$ N = 108	$r_s = -0,12$ NS N = 62	$r_s = 0,02$ NS N = 46	$r_s = 0,06$ NS N = 49

### 5.1.5. Wewnątrzgniazdowa zmienność wielkości jaj

Celem zbadania zależności między rozmiarem jaj a kolejnością ich składania, przeanalizowano lęgi, dla których znana była kolejność składania wszystkich jaj. Tabela nr 6 przedstawia zestawienie średniej objętości poszczególnych jaj w badanych sezonach. Poza sezonem 2008, gdy jajo B było przeciętnie większe od jaja A, to pierwsze jajo w zniesieniu było zazwyczaj największe. Niemniej objętości tych jaj były bardzo zbliżone i w żadnym z sezonów nie stwierdzono istotnej różnicy w rozmiarze między nimi (ryc. 8). Podobieństwo rozmiarów tych jaj obrazuje stosunek objętości jaja B względem jaja A, który był bardzo zbliżony do jedności wahając się w trakcie badań w wąskim zakresie 0,995-1,009.

W każdym z sezonów stwierdzono natomiast istotne różnice w objętości jaja C i wcześniejszych jaj. Jajo to było istotnie mniejsze od pozostałych (ryc. 8). Obrazuje to stosunek objętości tego jaja względem jaja A, który przyjmował wartości od 0,918 w sezonie 2006 do 0,948 w roku 2008 (tab. 6). Ogólnie najmniejsze jajo w zniesieniu (bez względu na kolejność składania) stanowiło około 90% objętości jaja największego (zakres 89,84-91,83%) i wartość ta nie zmieniała się istotnie między sezonami. Jajo o średnim rozmiarze stanowiło natomiast około 97% największego (zakres 96,32-97,01%) i tu również obserwowano stałość w trakcie czterech lat badań.

**Tab. 6.** Wewnątrzgniazdowa zmienność objętości jaj [cm<sup>3</sup>] w lęgach 3-jajowych miewy siwej w latach 2005-2008. Istotność różnic (test t-Studenta) \*\*\* p<0,001; A,B,C – kolejność składania jaj w lęgu; N – liczba gniazd. B/A, C/A, najmniejsze/największe – procent wielkości.

kolejność składania jaj	Objętość jaj ( $\bar{x} \pm SE$ ) w latach			
	2005, N=202	2006, N=147	2007, N=101	2008, N=122
A	49,6 ± 0,25	49,6 ± 0,32	50,0 ± 0,37	50,1 ± 0,32
B	49,3 ± 0,25	49,4 ± 0,33	49,9 ± 0,34	50,4 ± 0,31
C	46,1 ± 0,28	45,5 ± 0,31	46,6 ± 0,38	47,4 ± 0,31
B / A [%]	99,5	99,7	100,1	100,9
C / A [%]	93,1	91,8	93,4	94,8
najmniejsze / największe [%]	90,8	89,8	91,0	91,8

Szczegółowe zestawienie schematów składania jaj pod względem ich rozmiaru przedstawia tabela 7. Najczęstszy schemat to składanie kolejno coraz mniejszych jaj w zniesieniu przez samicę (A>B>C). Schemat ten realizowała prawie połowa samic w latach 2005 (48,5%) i 2006 (49,0%), by następnie spadać w sezonie

2007 (46,5%) do poziomu z 2008 roku (42,6%). Duży udział przypadają również na lęgi, gdzie największym jajem w zniesieniu było jajo B (B>A>C). Schemat ten stanowił około 33,6% w latach 2005, 2007 i 2008. Tylko w 2006 miał większy udział i stanowił 42,2%. Pozostałe kombinacje miały już znacznie mniejszy udział, stanowiąc od 8,2% do 20,5% (razem kombinacje A>C>B oraz B>C>A). Natomiast tylko pojedyncze lęgi (mniej niż 5%) charakteryzowały się największym jajem C w zniesieniu (razem lęgi C>A>B oraz C>B>A). Porównując frekwencję poszczególnych kombinacji między sezonami badań stwierdzono różnice bliskie istotności (test  $\chi^2=24,89$  (15),  $p=0,07$ ). Analizując zebrany materiał w parach stwierdzono istotną różnicę jedynie przy porównaniu sezonów 2006 i 2008 (test  $\chi^2=12,88$  (5),  $p=0,02$ ).

**Tab. 7.** Frekwencja lęgów 3-jajowych mewy siwej z różnym wzorcem zmienności wielkości (objętości) jaj. A, B, C – kolejność składania jaj w lęgu, N – liczba gniazd.

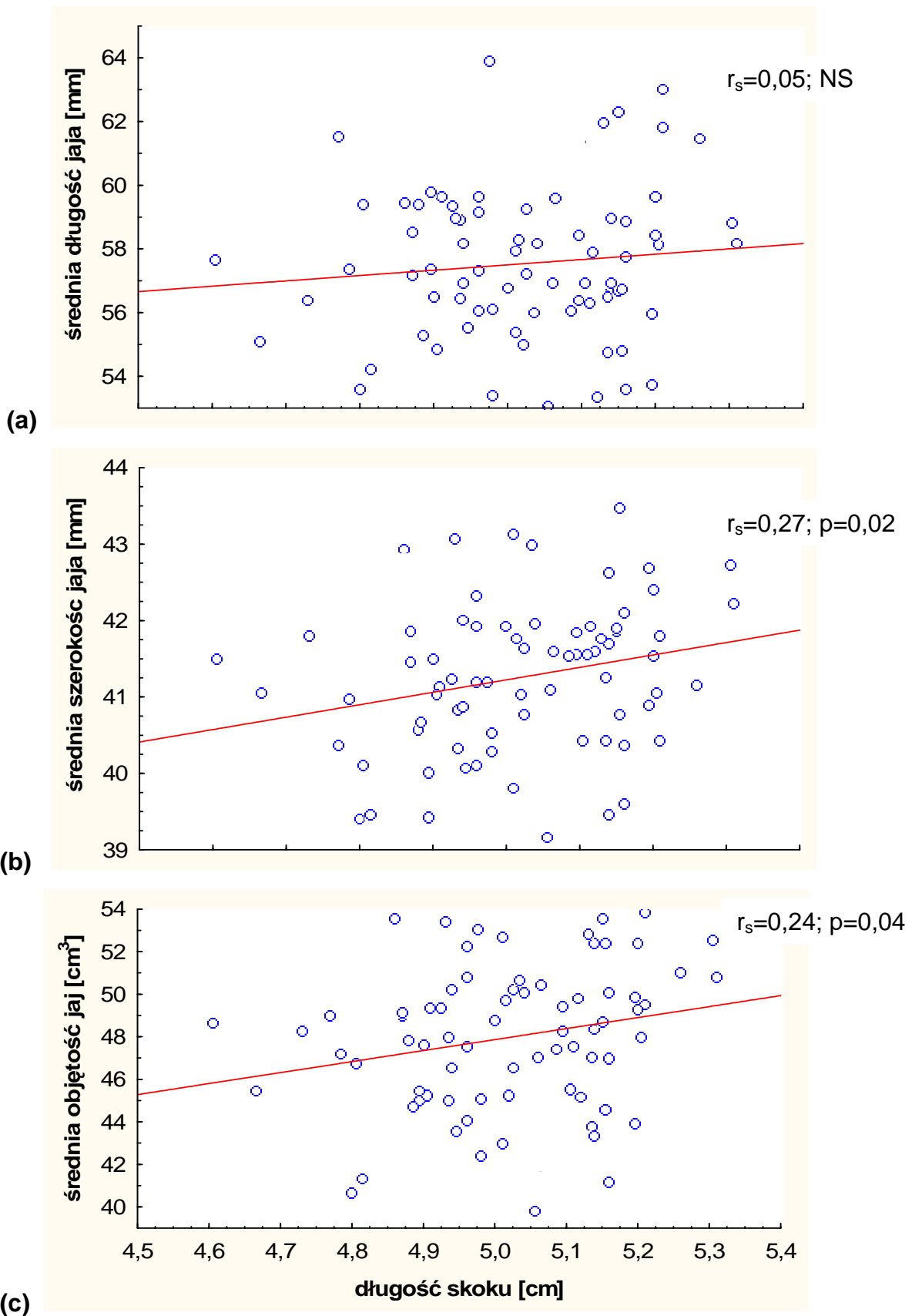
wzorzec zmienności wielkości jaj w lęgu	Rok							
	2005		2006		2007		2008	
	N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)
A > B > C	98	(48,5 %)	72	(49,0 %)	47	(46,5 %)	52	(42,6 %)
B > A > C	68	(33,7 %)	62	(42,2 %)	34	(33,6 %)	41	(33,6 %)
A > C > B	13	(6,4 %)	4	(2,7 %)	2	(2,0 %)	5	(4,1 %)
B > C > A	13	(6,4 %)	8	(5,4 %)	13	(12,9 %)	20	(16,5 %)
C > B > A	5	(2,5 %)	0	(-)	3	(3,0 %)	2	(1,6 %)
C > A > B	5	(2,5 %)	1	(0,7 %)	2	(2,0 %)	2	(1,6 %)

## **5.2. Wpływ wielkości i kondycji samicy na wielkość składanych jaj**

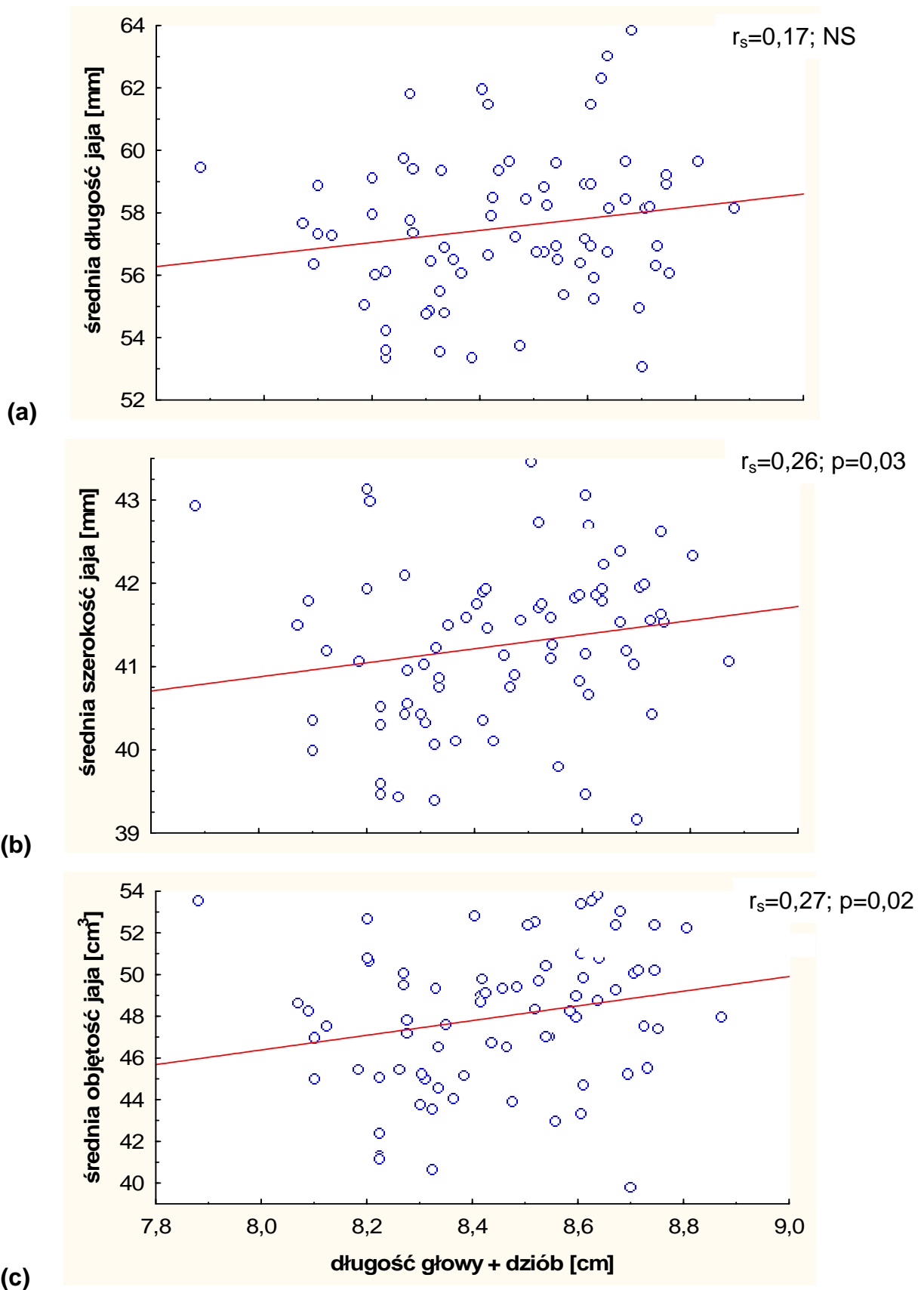
Celem zbadania relacji między parametrami ciała samic mewy siwej oraz parametrami składanych przez nie jaj wykorzystano wyniki zebrane podczas odłowu osobników dorosłych, przeprowadzone w trakcie inkubacji. Dla części osobników „odczytanych” przy gniazdach wykorzystano informacje o ich rozmiarze uzyskane w latach poprzednich, nie uwzględniono jednak wtedy danych o masie i kondycji tych osobników. Do analiz zestawiono razem dane zebrane podczas pięciu lat badań, uzyskując informację o 74 samicach w przypadku wymiarów ciała oraz 61 samicach w przypadku masy i kondycji. Analizowano wpływ parametrów ciała samicy na trzy parametry jaj: średnią długość, średnią szerokość oraz średnią objętość jaja w 3-jajowych pierwszych próbach lęgowych danej samicy. Ze względu na niewielki udział zniesień o liczbie jaj innej niż trzy, zrezygnowano z oddzielnych analiz dla tych wielkości zniesień. Ze względu na różnicę kosztów produkcji zniesień o różnym rozmiarze a także większych kosztach dla lęgów powtarzanych nie można analizować tych danych wspólnie.

### **5.2.1. Wpływ wybranych wymiarów strukturalnych ciała**

Celem zbadania relacji między rozmiarem ciała samic mewy siwej oraz parametrami składanych przez nie jaj zdecydowano się na analizę dwóch wymiarów strukturalnych: długości skoku oraz długości głowy razem z dziobem. Za pomocą analizy korelacji rang zestawiono oba wymiary ciała z trzema parametrami jaj: średnią długością, szerokością i objętością jaj w lęgach trzyjajowych. W przypadku długości skoku okazało się, że rozmiar samicy istotnie koreluje z szerokością składanych jaj ( $r_s=0,27$ ,  $p=0,02$ ) i w efekcie wpływa również na ich objętość ( $r_s=0,24$ ,  $p=0,04$ ). Nie stwierdzono natomiast zależności między tym parametrem a średnią długością składanych jaj ( $r_s=0,05$ , NS). Drugi z analizowanych parametrów – długość głowy z dziobem korelowała w analogiczny sposób z wszystkimi badanymi parametrami jaj. Biorąc pod uwagę uzyskane wyniki można ocenić, że rozmiar ciała samicy ma proste przełożenie na dwa z badanych parametrów składanych jaj. Zależność ta jest najsilniejsza dla szerokości jaja i pośrednio dzięki niej dla średniej objętości. Długość jaja natomiast jest tylko pod niewielkim wpływem cech samicy. Graficznie analizowane zależności przedstawiają ryciny 11 i 12.



**Ryc. 11.** Zależność między długością skoku [cm] samicy mewy siwej a: (a) średnią długością jaja, (b) średnią szerokością jaja, (c) średnią objętością jaja w lęgach 3-jajowych (N=74).  $r_s$  – współczynnik korelacji rang Spearmana;  $p$  – istotność zależności.



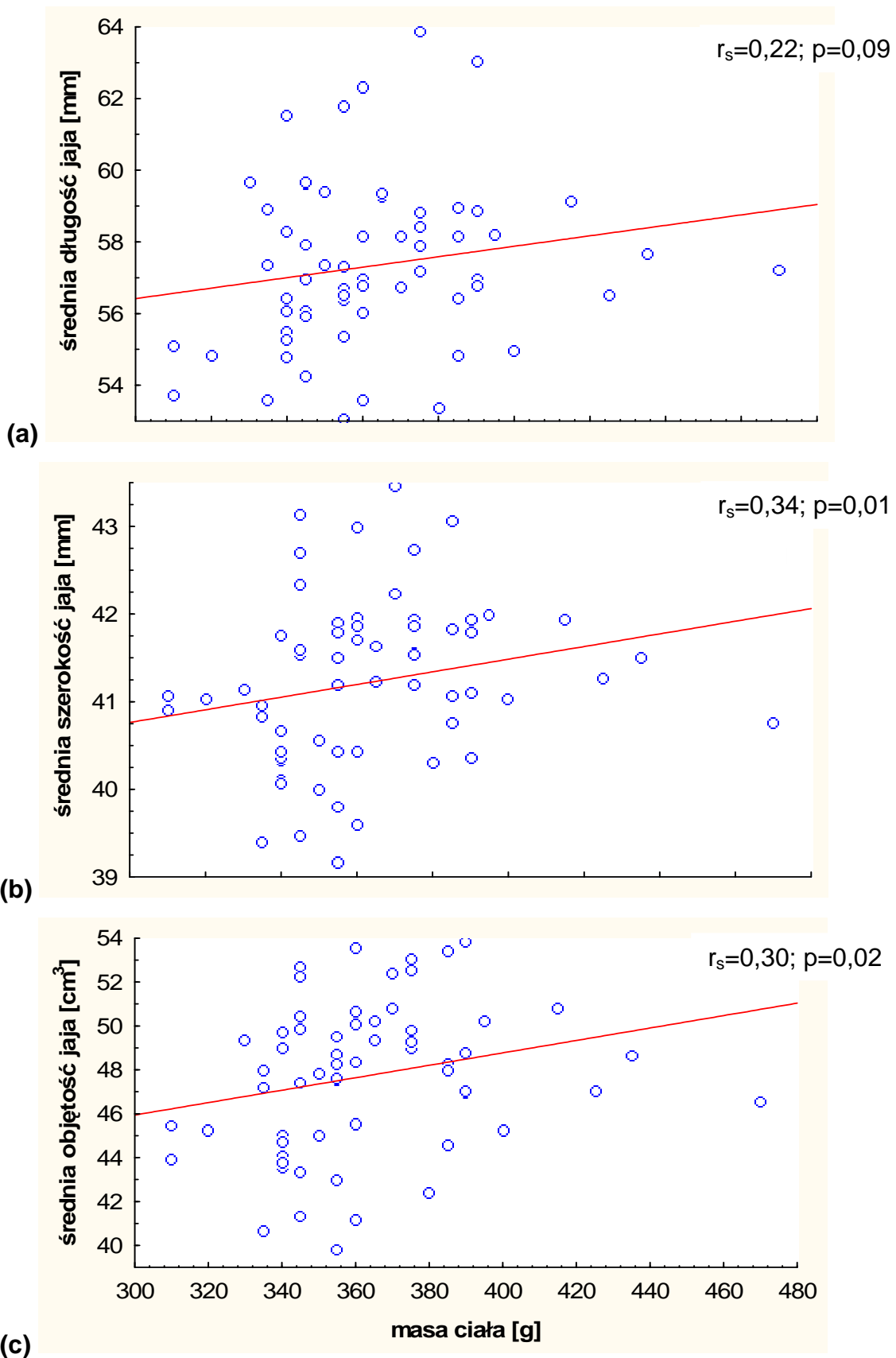
**Ryc. 12.** Zależność między długością głowy i dzioba [cm] samicy mewy siwej a: (a) średnią długością jaja; (b) średnią szerokością jaja i (c) średnią objętością jaja w lęgach 3-jajowych (N=74). Pozostałe oznaczenia jak na ryc. 11.

### **5.2.2. Masa ciała samicy**

Analogicznie jak w przypadku wymiarów strukturalnych, najsilniejsza zależność została stwierdzona między masą ciała samicy a szerokością składanych jaj ( $r_s=0,34$ ,  $p=0,01$ ). Siła tej zależności przełożyła się również na istotność wpływu na objętość składanych jaj ( $r_s=0,30$ ,  $p=0,02$ ). Nie stwierdzono natomiast istotnej zależności między tym parametrem a średnią długością składanych jaj ( $r_s=0,22$ ,  $p=0,09$ ). Graficznie zależności te przedstawia rycina 13.

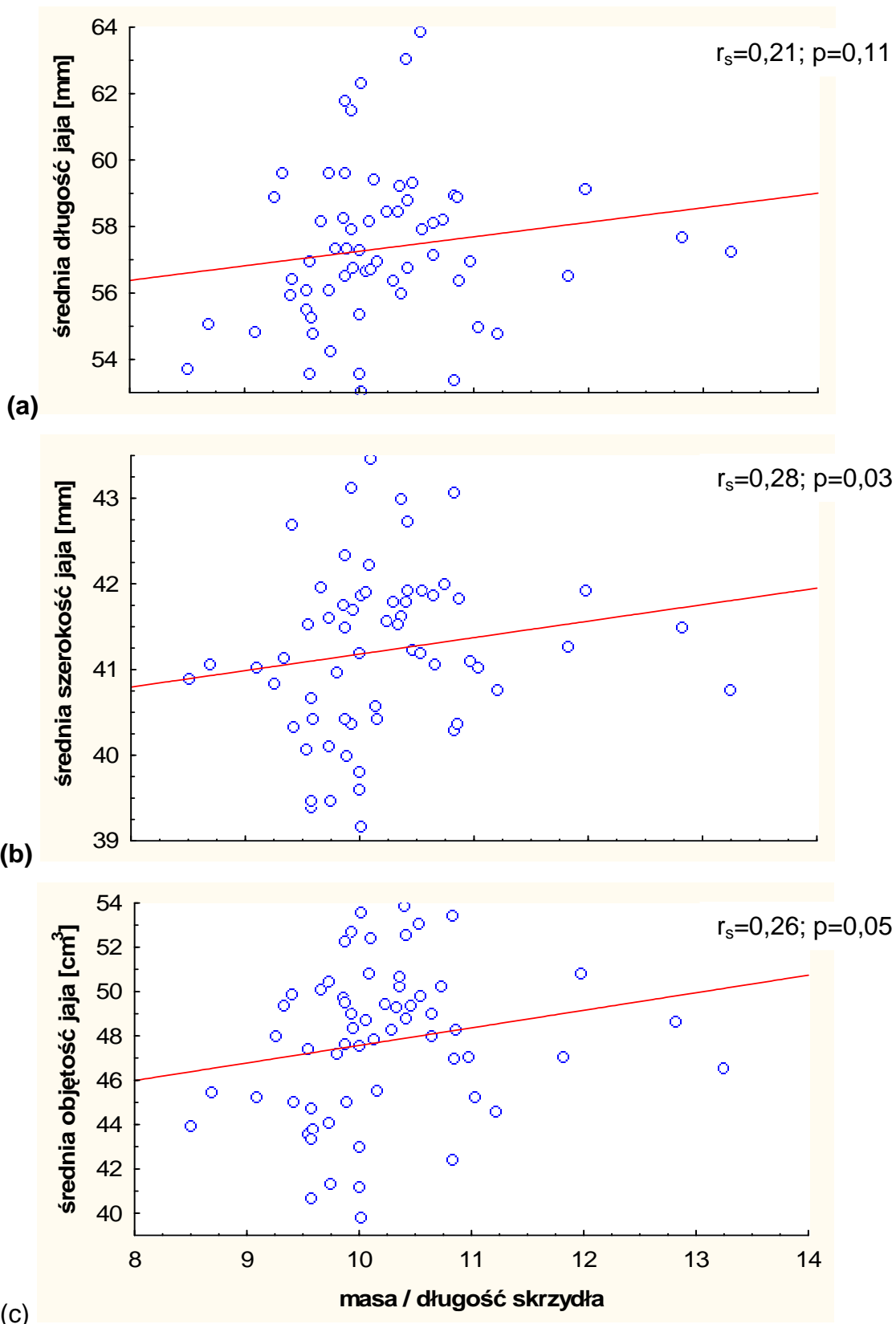
### **5.2.3. Kondycja samicy**

Jako wyznacznik kondycji samicy posłużono się ilorazem masy ciała i długości skrzydła. Parametr ten istotnie korelował z szerokością składanych jaj ( $r_s=0,28$ ,  $p=0,03$ ) i w efekcie wpływał również na ich objętość ( $r_s=0,26$ ,  $p=0,05$ ). Ponownie nie stwierdzono istotnej zależności między analizowanym parametrem a średnią długością składanych jaj ( $r_s=0,21$ ,  $p=0,11$ ). Graficznie zależności te przedstawia rycina 14.



**Ryc. 13.** Zależność między masą ciała [g] samicy mewy siwej a: (a) średnią długością jaja, (b) średnią szerokością jaja i (c) średnią objętością jaja w lęgach 3-jajowych (N=61). Pozostałe objaśnienia jak na ryc. 11.





**Ryc. 14.** Zależność między wskaźnikiem kondycji samicy mewy siwej (masa / długość skrzydła) a: (a) średnią długością jaja; (b) średnią szerokością jaja i (c) średnią objętością jaja w składanym lęgu (lęgi 3-jajowe). (N=61). Pozostałe objaśnienia jak na ryc. 11.

### 5.3. Wpływ warunków środowiskowych na taktyki rozrodcze mew

#### 5.3.1. Wpływ temperatury powietrza i stanów wody w rzece na tempo zakładania gniazd mewy siwej

Temperatura powietrza w drugiej połowie kwietnia i maju (czas rozpoczynania rozrodu w koloniach mewy siwej) nie zmieniała się istotnie w latach 2005-2007 (test Kruskal-Wallis dla średniej temperatury powietrza  $H=3,94$ , NS). Analogicznie nie stwierdzono takich różnic analizując osobno każdy z miesięcy (test K-W dla kwietnia  $H=0,13$ , NS; dla maja  $H=2,23$ ; NS).

**Tab. 8.** Zmiany średniej temperatury powietrza oraz stanów wody na Wiśle w okresie rozpoczynania rozrodu w koloniach mew (połowa kwietnia-maj) w latach 2005-2007.

Rok	kwiecień [dni]		maj [dni]			
	16-30		1-15		16-31	
	temperatura	stany wody	temperatura	stany wody	temperatura	stany wody
2005	2,2 – 13,2 (8,3)	252 - 300 (268,8)	7,3 – 16,9 (10,6)	253 - 373 (307,6)	8,4 – 24,2 (15,8)	239 - 397 (293,2)
2006	7,5 – 14,3 (11,6)	262 - 360 (312,3)	11,8 – 17,9 (13,8)	214 - 256 (234,1)	9,5 – 18,6 (13,7)	200 - 236 (211,5)
2007	5,1 – 15,9 (9,9)	172 - 192 (184,1)	2,9 – 20,4 (12,2)	168 - 178 (170,9)	10,2 – 22,6 (17,9)	162 - 180 (170,5)

Stan wody w rzece wahał się w granicach stanów niskich i średnich i wynosił od 162 cm (2007 rok) do 397 cm (2005 rok). Nie stwierdzono na tym etapie sezonu lęgowego stanów powodziowych. Jedyne duże powódzie w latach prowadzenia badań (stany wody przekraczające 500 cm) miały miejsce w sezonie 2006, ale dotyczyły okresów przed przystąpieniem do rozrodu (01-03 kwietnia) oraz opieki nad pisklętami (08-09 czerwca). Tym samym temperatura powietrza i stany wody w rzece nie mogły w sposób istotny wpływać na tempo zakładania gniazd mewy siwej w analizowanych latach.

### **5.3.3. Dostępność pokarmu – eksperyment z dokarmianiem ptaków przed rozpoczynaniem składania jaj**

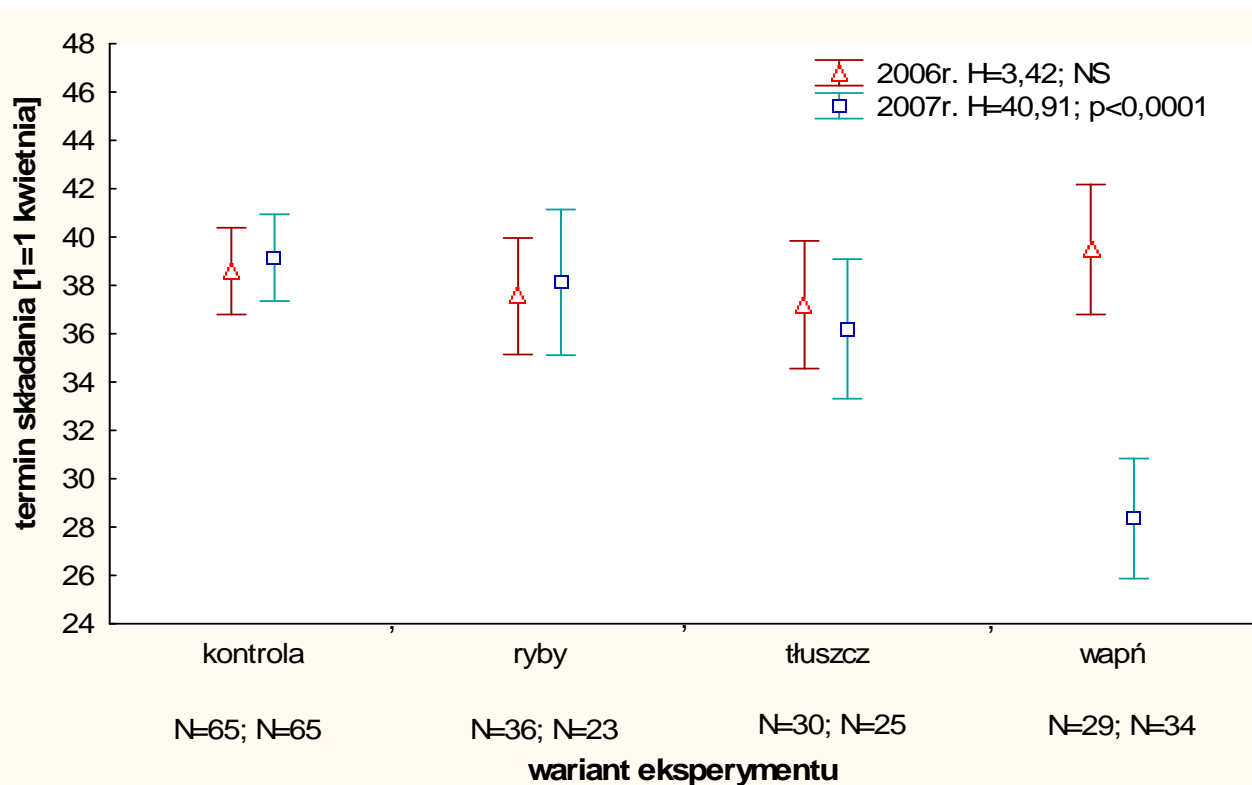
Celem analizowania wpływu ilości i jakości pokarmu na decyzje reprodukcyjne mew siwych przeprowadzono w dwóch kolejnych sezonach (2006-2007) eksperyment z dokarmianiem grup mew trzema rodzajami diet: białkową, tłuszczową oraz wapniową.

#### **5.3.3.1. Termin składania jaj**

Kolejne dwa sezony 2006-2007, podczas których prowadzono badania nie różniły się pod względem terminu przystępowania do rozrodu grup niedokarmianych (test Mann-Whitney  $U=11460$ , NS). Brak było również istotnych różnic w długości okresu składania między tymi grupami i wynosił on odpowiednio 44 i 43 dni.

W 2006 roku nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w terminie przystąpienia do rozrodu grup dokarmianych i grupy kontrolnej (test Mediany  $\chi^2=5,47$ ; NS). Dwie grupy dokarmiane nie przystępowały do rozrodu wcześniej od grupy kontrolnej: kontrola-ryby (test Mediany  $\chi^2=0,00$ ; NS) oraz kontrola-wapń (test Mediany  $\chi^2=0,20$ ; NS). Natomiast ptaki dokarmiane tłuszczem składały się nieznacznie wcześniej od kontroli - kontrola-tłuszcz (test Mediany  $\chi^2=3,56$ ;  $0,05 < p < 0,1$ ). Ta grupa dokarmiana wyprzedzała też istotnie ptaki dokarmiane wapniem (test Mediany  $\chi^2=3,86$ ;  $p < 0,05$ ).

W 2007 roku stwierdzono istotne różnice w terminie rozrodu poszczególnych grup (test Mediany  $\chi^2=48,13$ ;  $p < 0,0001$ ). Grupy ptaków dokarmiane rybami i tłuszczem składały się w terminie zbliżonym do grupy kontrolnej: kontrola-ryby (test Mediany  $\chi^2=0,24$ ; NS), kontrola-tłuszcz (test Mediany  $\chi^2=2,55$ ; NS). Natomiast ptaki dokarmiane wapniem wyprzedzały wyraźnie grupę kontrolną - kontrola-wapń (test Mediany  $\chi^2=42,28$ ;  $p < 0,0001$ ), jak również pozostałe grupy dokarmiane: ryby-wapń (test Mediany  $\chi^2=18,71$ ;  $p < 0,0001$ ) oraz tłuszcz-wapń (test Mediany  $\chi^2=13,62$ ;  $p < 0,0001$ ).



**Ryc. 16.** Porównanie terminu składania jaj w grupach: kontrolnej (bez dokarmiania) i eksperymentalnych (dokarmianie odpowiednio: rybami, tłuszczem i wapniem) w latach 2006-2007 ▲ – 2006; ■ - 2007. H – wartość testu Kruskala-Wallisa; p – istotność różnic; NS – różnice nieistotne statystycznie; N – wielkość próby.

### 5.3.3.2. Wielkość zniesienia

Wielkość zniesienia wahała się w badanej populacji mewy siwej od 1 do 3 jaj, typowe zniesienie stanowiły jednak lęgi trzyjajowe. Udział lęgów o tej wielkości stanowił 90,00% w roku 2006 oraz 91,30% w roku 2007. Kolejne dwa sezony prowadzenia badań nie różniły się średnią wielkością zniesienia u grup niedokarmianych (test  $\chi^2=1,37$ , NS). Istotnych różnic nie stwierdzono także pomiędzy kontrolą a grupami eksperymentalnymi w 2006 roku (test Kruskal-Wallis  $H=1,22$ , NS). Żadna z grup dokarmianych nie składała lęgów o liczbie jaj różnej od kontroli: kontrola-ryby (test  $\chi^2=2,73$ , NS), kontrola-tłuszcz (test  $\chi^2=2,82$ , NS), kontrola-wapń (test  $\chi^2=2,10$ , NS).

Również w roku 2007 nie stwierdzono istotnych różnic między grupami (test Kruskal-Wallis  $H=0,15$ , NS). Żadna z grup dokarmianych nie składała zniesień większych od kontroli: kontrola-ryby (test  $\chi^2=0,04$ , NS), kontrola-tłuszcz (test  $\chi^2=1,25$ ,  $p=0,04$ ), kontrola-wapń (test  $\chi^2=0,25$ , NS).

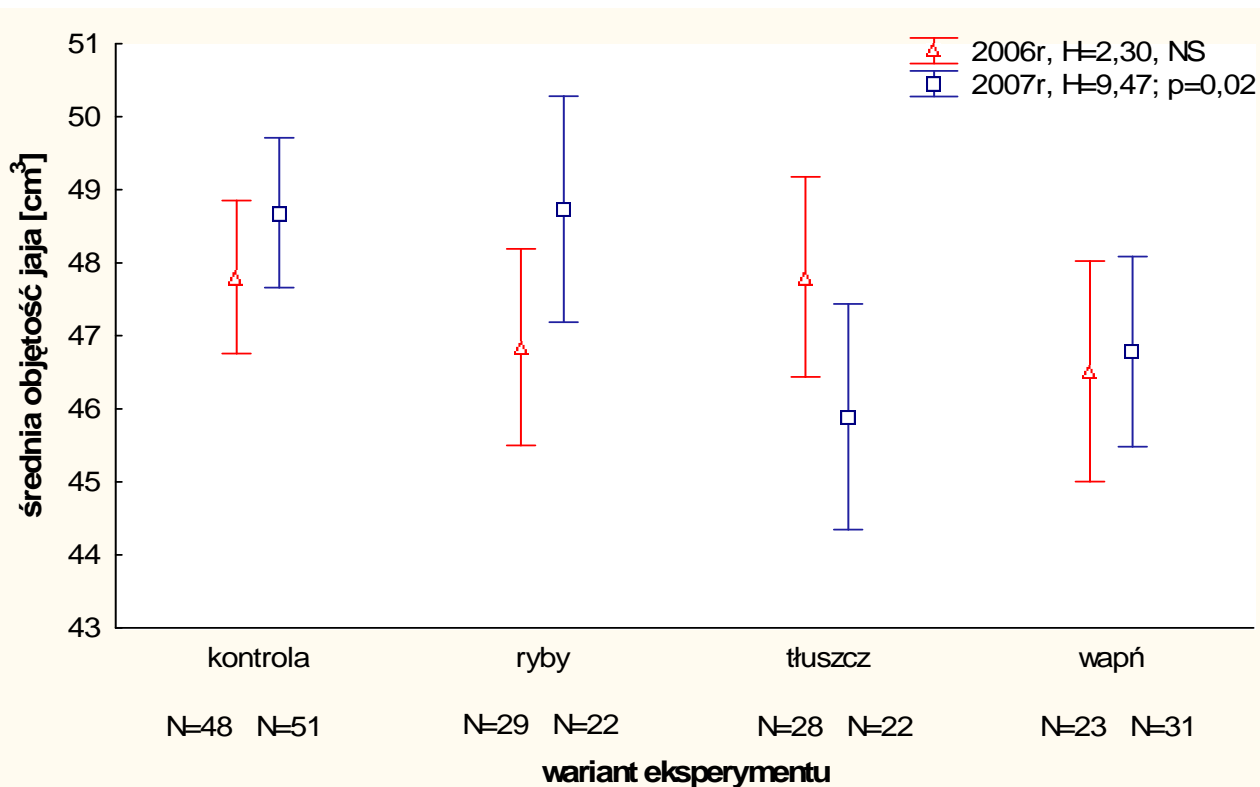
### 5.3.3.3. Wielkość jaj

Ze względu na niewielką liczbę lęgów o innej wielkości zniesienia niż lęgi trzyjajowe nie zostały one porównane. Kolejne dwa sezony prowadzenia badań nie różniły się średnią wielkością jaj w zniesieniach 3 jajowych u grup niedokarmianych (test t-student  $t_{(246)}=1,42$ , NS). Porównując jaja ze względu na kolejność ich składania nie stwierdzono istotnych różnic w rozmiarze jaj A (test t-student  $t_{(246)}=0,53$ , NS) oraz jaj B (test t-student  $t_{(246)}=1,15$ , NS). W sezonie 2007 składane były natomiast większe niż w sezonie 2006 jaja C (test t-student  $t_{(246)}=2,27$ ,  $p=0,02$ ).

W roku 2006 rozmiar składanych jaj zmieniał się w trakcie trwania sezonu, wraz z jego upływem składane były coraz mniejsze jaja ( $r_p = -0,31$ ,  $p < 0,001$ ,  $N=147$ ). Analogiczną tendencję ale nie istotną statystycznie stwierdzono wśród grup dokarmianych (RYBY -  $r_s = -0,26$ , NS,  $N=29$ ; TŁUSZCZ -  $r_s = -0,20$ ; NS,  $N=28$ ; WAPŃ -  $r_s = -0,12$ , NS,  $N=23$ ). W sezonie 2007 stwierdzono przeciwny trend w zmianie rozmiaru składanych jaj badanej populacji wraz z trwaniem sezonu ( $r_p=0,18$ ,  $p=0,07$ ,  $N=101$ ). Brak było natomiast istotnych zmian u grup dokarmianych (RYBY -  $r_s = 0,36$ , NS,  $N=22$ ; TŁUSZCZ -  $r_s=0,09$ ; NS,  $N=22$ ; WAPŃ  $r_s = -0,04$ , NS,  $N=31$ ).

Porównując wielkość jaj składanych przez grupy dokarmiane oraz grupę kontrolną nie stwierdzono w 2006 istotnych różnic (test Kruskal-Wallis  $H=2,30$ , NS). Żadna z grup dokarmianych nie składała jaj większych od kontroli: w parach kontrola-ryby (test Mann-Whitney  $U=581$ , NS), kontrola-tłuszcz (Mann-Whitney  $U=662$ , NS), kontrola-wapń (test Mann-Whitney  $U=468$ , NS).

Różnice te stwierdzono w sezonie 2007 (test Kruskal-Wallis  $H=9,47$ ,  $p=0,02$ ). Grupa ptaków dokarmianych tłuszczem składała jaja mniejsze niż grupa kontrolna: kontrola-tłuszcz (test Mann-Whitney  $U=355$ ,  $p=0,10$ ). Natomiast grupy dokarmiane rybami i wapniem składały jaja o parametrach zbliżonych do grupy kontrolnej: kontrola-ryby (test Mann-Whitney  $U=524$ , NS), kontrola-wapń (test Mann-Whitney  $U=561$ , NS).



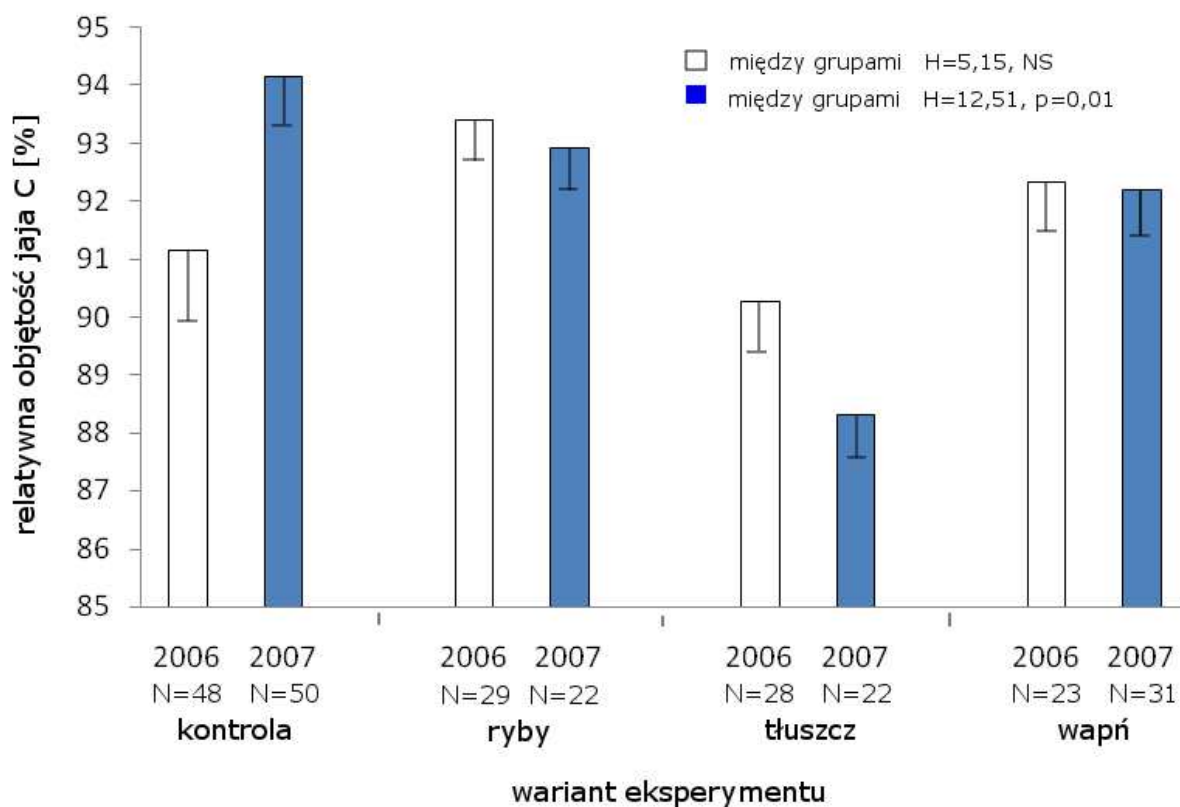
**Ryc. 17.** Porównanie średniej objętości jaja w lęgach 3-jajowych ptaków z grupy kontrolnej i grup eksperymentalnych w latach 2006-2007. Pozostałe objaśnienia jak na ryc. 16.

Analizując podobieństwo jaj składanych w jednym lęgu przez samicę porównano stosunek objętości jaja C względem jaja A. Kolejne dwa sezony różniły się proporcją jaja C do A w zniesieniach 3 jajowych, w sezonie 2007 składane były relatywnie większe jaja C (test t-student  $t_{(246)}=2,02$ ,  $p=0,04$ )

W 2006 roku nie stwierdzono u grup eksperymentalnych różnic w proporcjach jaj C względem jaj A (test Kruskal-Wallis  $H=5,15$ , NS). Żadna z grup dokarmianych nie składała jaj o proporcjach odmiennych od kontroli: w parach kontrola-ryby (test Mann-Whitney  $U=564$ , NS), kontrola-tłuszcz (test Mann-Whitney  $U=588$ , NS) oraz kontrola-wapń (test Mann-Whitney  $U=495$ , NS).

W sezonie 2007 stwierdzono istotne różnice w proporcjach jaj w zniesieniu (test Kruskal-Wallis  $H=12,51$ ,  $p<0,01$ ). Grupy ptaków dokarmianych rybami i wapniem składały jaja o proporcjach zbliżonych do grupy kontrolnej: kontrola-ryby (test Mann-Whitney  $U=489$ , NS), kontrola-wapń (test Mann-Whitney  $U=650$ , NS). Natomiast ptaki dokarmiane tłuszczem składały lęgi z relatywnie małym jajem C, co odróżniało je od pozostałych dwóch grup: kontrola-tłuszcz (test Mann-Whitney

U=279,  $p<0,01$ ), ryby-tłuszcz (test Mann-Whitney U=121,  $p<0,05$ ) ale nie od ostatniej z grup dokarmianych: wapń-tłuszcz (test Mann-Whitney U=222, NS).



**Ryc. 18.** Porównanie wewnątrzgniazdowej różnicy w wielkości jaj w obrębie lęgu (objętość jaja C / objętość jaja A) ptaków z grupy kontrolnej i grup eksperymentalnych w latach 2006-2007. □ – 2006; ■ – 2007. H – wartość testu Kruskala-Wallisa; p – istotność różnic; NS – różnice nieistotne statystycznie; N – wielkość próby.

#### 5.4. Wpływ wielkości i masy jaj na rozmiar i masę klujących się piskląt mewy siwej

Przeanalizowano kierunek i siłę zależności pomiędzy rozmiarem jaja a parametrami pisklęcia w momencie klucia. Zestawiono ze sobą objętość jaja i rozmiary strukturalne pisklęcia (długość skoku i długość skrzydła) oraz jego masę. Siła zależności zmieniała się pomiędzy latami i różniła pomiędzy cechami pisklęcia. Zestawienia analizowanych korelacji w rozbiciu na poszczególne jaja i kolejne sezony prezentuje tabela 9.

**Tab. 9.** Zależność między objętością kolejno składanych jaj a rozmiarem i masą klujących się z nich piskląt.  $r_s$  – wartość współczynnika korelacji Spearmana,  $p$  – istotność różnic, NS – różnice nieistotne statystycznie, N – liczba gniazd, A, B, C – kolejność składania jaj.

	Rok			
	2005 N=30	2006 N=43	2007 N=22	2008 N=39
<b>objętość jaja A x</b>				
długość skoku	$r_s = 0,19$ NS	$r_s = 0,37$ $p < 0,05$	$r_s = 0,35$ $p = 0,10$	$r_s = 0,51$ $p < 0,001$
długość skrzydła	$r_s = 0,30$ $p = 0,08$	$r_s = 0,43$ $p < 0,01$	$r_s = 0,52$ $p < 0,05$	$r_s = 0,62$ $p < 0,001$
masa	$r_s = 0,42$ $p < 0,05$	$r_s = 0,57$ $p << 0,001$	$r_s = 0,68$ $p < 0,001$	$r_s = 0,81$ $p << 0,001$
<b>objętość jaja B x</b>				
długość skoku	$r_s = 0,28$ $p = 0,04$	$r_s = 0,39$ $p < 0,01$	$r_s = 0,27$ NS	$r_s = 0,32$ $p = 0,04$
długość skrzydła	$r_s = 0,16$ NS	$r_s = 0,51$ $p < 0,001$	$r_s = 0,34$ $p = 0,09$	$r_s = 0,33$ $p < 0,05$
masa	$r_s = 0,51$ $p < 0,001$	$r_s = 0,66$ $p << 0,001$	$r_s = 0,84$ $p << 0,001$	$r_s = 0,64$ $p << 0,001$
<b>objętość jaja C x</b>				
długość skoku	$r_s = 0,36$ $p < 0,01$	$r_s = 0,48$ $p < 0,001$	$r_s = 0,34$ $p = 0,10$	$r_s = 0,38$ $p < 0,01$
długość skrzydła	$r_s = 0,31$ $p = 0,02$	$r_s = 0,46$ $p < 0,001$	$r_s = 0,18$ NS	$r_s = 0,34$ $p < 0,05$
masa	$r_s = 0,53$ $p << 0,001$	$r_s = 0,71$ $p << 0,001$	$r_s = 0,76$ $p << 0,001$	$r_s = 0,62$ $p << 0,001$



Najwyższą zależność mierzoną siłą korelacji rang stwierdzono pomiędzy rozmiarem jaja a masą pisklęcia na kluciu ( $r_s = 0,42-0,84$ ). Następnie była zależność z długością skrzydła ( $r_s = 0,16-0,62$ ) i długością skoku ( $r_s = 0,19-0,51$ ).

Zbadano również siłę korelacji świeżej masy jaja i masy pisklęcia w momencie klucia. Przyjmowała ona zakres 0,43-0,83 dla jaja A, 0,61-0,70 dla jaja B oraz 0,61-0,77 dla jaja C. Zależność ta była wysoce istotna statystycznie.

**Tab. 10.** Zależność między masą kolejno składanych jaj a masą piskląt krótko po wykluciu. Pozostałe objaśnienia jak w tabeli 9.

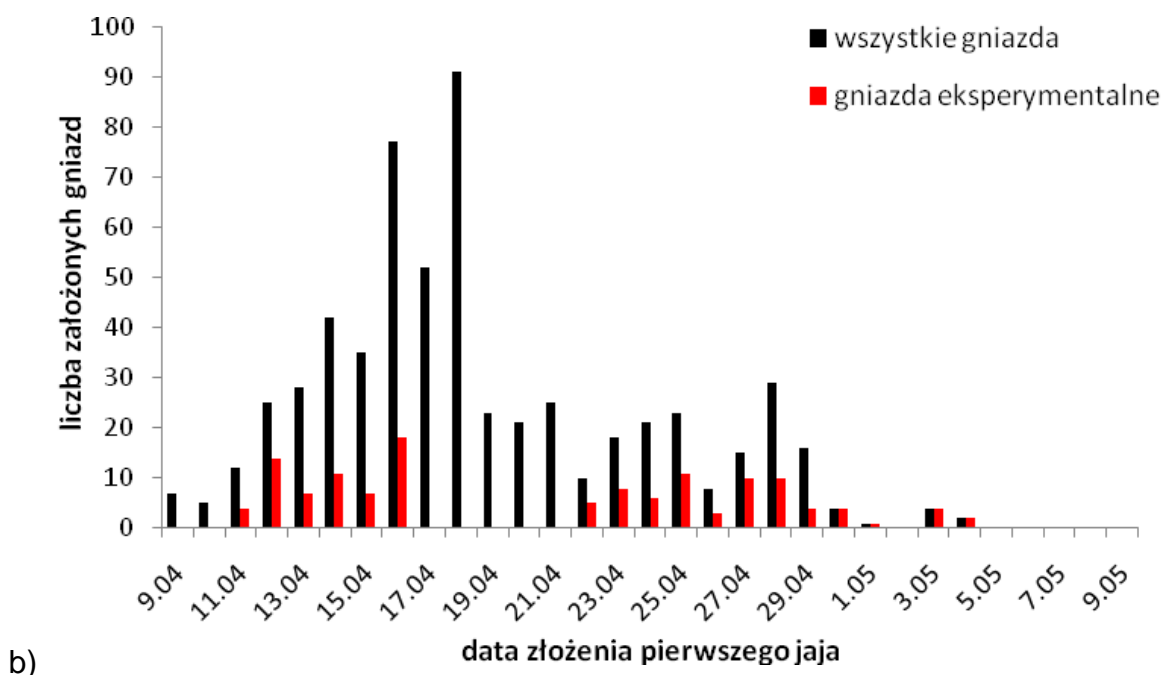
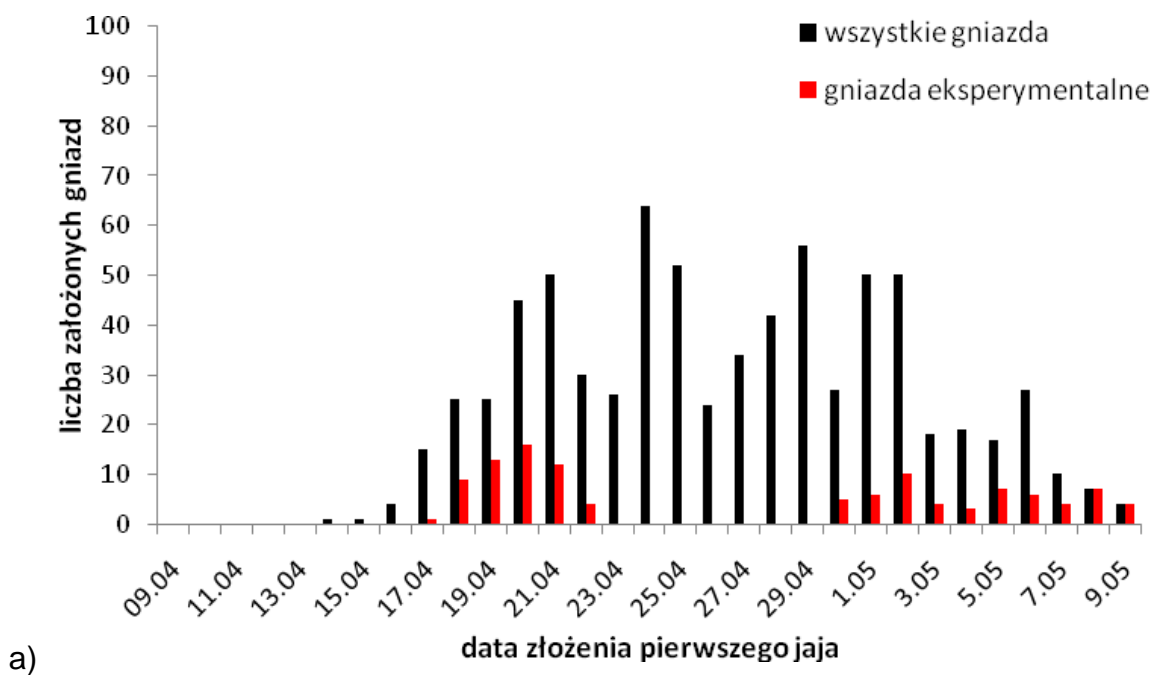
Masa jaja x masa pisklaka	Rok			
	2005 N=29	2006 N=36	2007 N=14	2008 N=36
<b>A</b>	$r_s = 0,43$ $p < 0,05$	$r_s = 0,64$ $p << 0,001$	$r_s = 0,74$ $p < 0,01$	$r_s = 0,83$ $p << 0,001$
<b>B</b>	$r_s = 0,61$ $p << 0,001$	$r_s = 0,70$ $p << 0,001$	$r_s = 0,68$ $p < 0,01$	$r_s = 0,63$ $p << 0,001$
<b>C</b>	$r_s = 0,61$ $p << 0,001$	$r_s = 0,77$ $p << 0,001$	$r_s = 0,65$ $p < 0,05$	$r_s = 0,67$ $p << 0,001$

## 5.5. Wpływ czasu przystępowania do rozrodu i jakości rodziców na sukces klucia się, wzrost i przeżywalność piskląt śmieszki – eksperyment

### 5.5.1. Fenologia i wielkość jaj

W latach prowadzenia badań (2007-2008) pierwsze lęgi mew śmieszek składane były w trakcie pentady 10-15 kwietnia. Ostatnie pierwsze próby lęgowe były podejmowane natomiast do połowy maja, aczkolwiek część z tych lęgów mogła być już lęgami powtórkowymi po utracie pierwszego zniesienia. Stwierdzono istotną różnicę w terminie przystępowania do rozrodu w badanych sezonach (test t-student  $t=6,37$ ,  $p<0,0001$ ). Było to wynikiem wyraźnie wcześniejszego terminu rozrodu kolonii w sezonie 2008. Sezony różniły się również rozkładem liczby par rozpoczynających lęgi w trakcie sezonu, sezon 2008 charakteryzował się bowiem wyższą synchronizacją zakładania lęgów (test  $\chi^2=101,79$  (7),  $p<0,0001$ ).

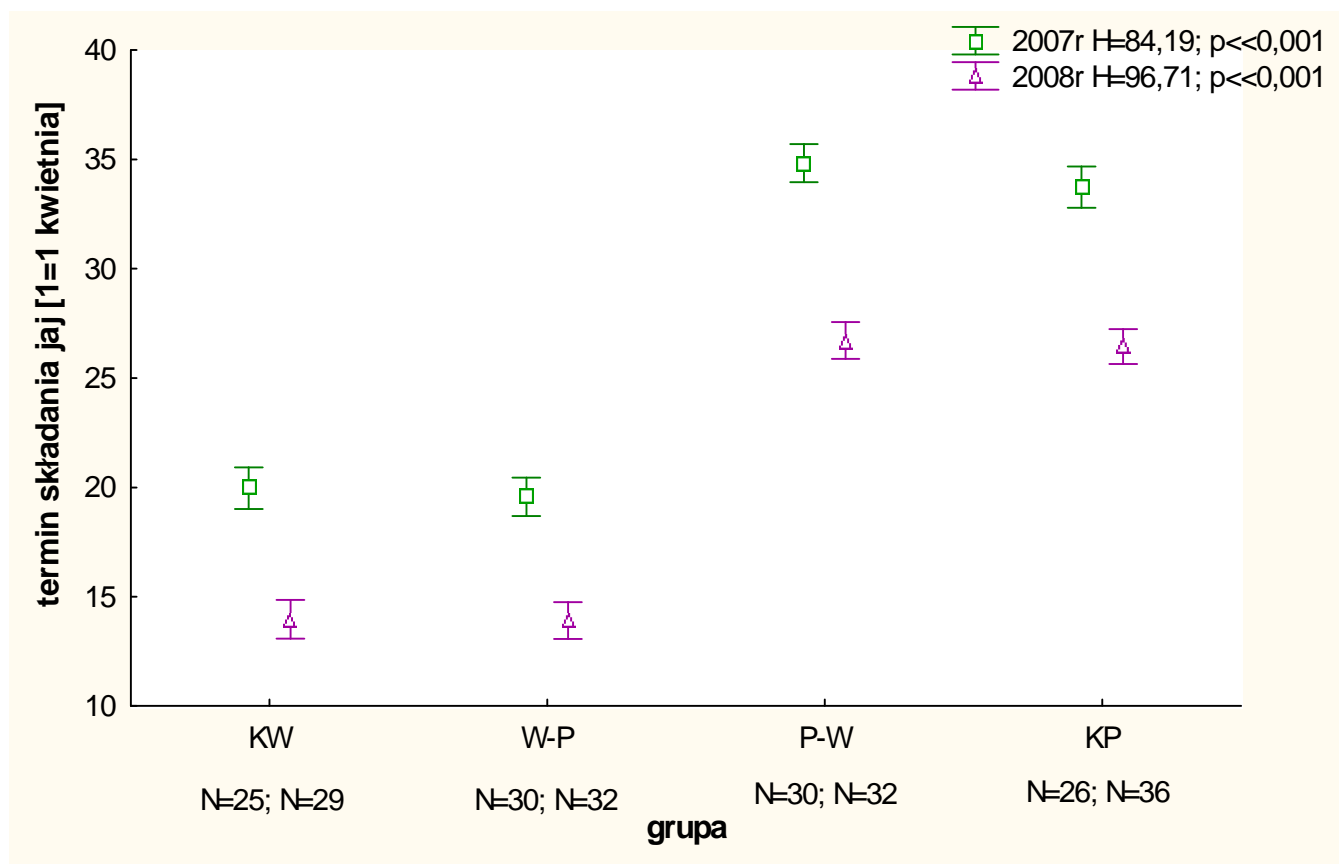
Pomimo różnic w dynamice synchronii zakładania lęgów, podczas każdego z sezonów stwierdzono zbliżoną rozpiętość dat na poziomie 24-25 dni. Pozwoliło to w obrębie sezonu wyodrębnić grupę gniazd wczesnych oraz późnych, które zostały wykorzystane do realizacji eksperymentu. Zestawienie gniazd eksperymentalnych na tle pozostałych gniazd w danym sezonie prezentuje rycina nr 19.



**Ryc. 19.** Fenologia przystępowania do rozrodu wyróżnionych grup eksperymentalnych na tle wszystkich kontrolowanych gniazd śmieszki w roku (a) 2007 i (b) 2008.

W obrębie każdego z sezonów stwierdzono istotne różnice w terminie rozrodu grup eksperymentalnych. W 2007 roku dla wszystkich grup (test Kruskal-Wallis  $H=84,19$ ,  $p << 0,001$ ) ale w parach dla grup opiekujących się pisklętami w zbliżonym terminie nie było istotnych różnic: kontrola wczesna (KW) – wczesne do późnych (W-P) (test Mann-Whitney  $U=296$ , NS); kontrola późna (KP) – późne do wczesnych (P-W) (test Mann-Whitney  $U=300$ , NS).

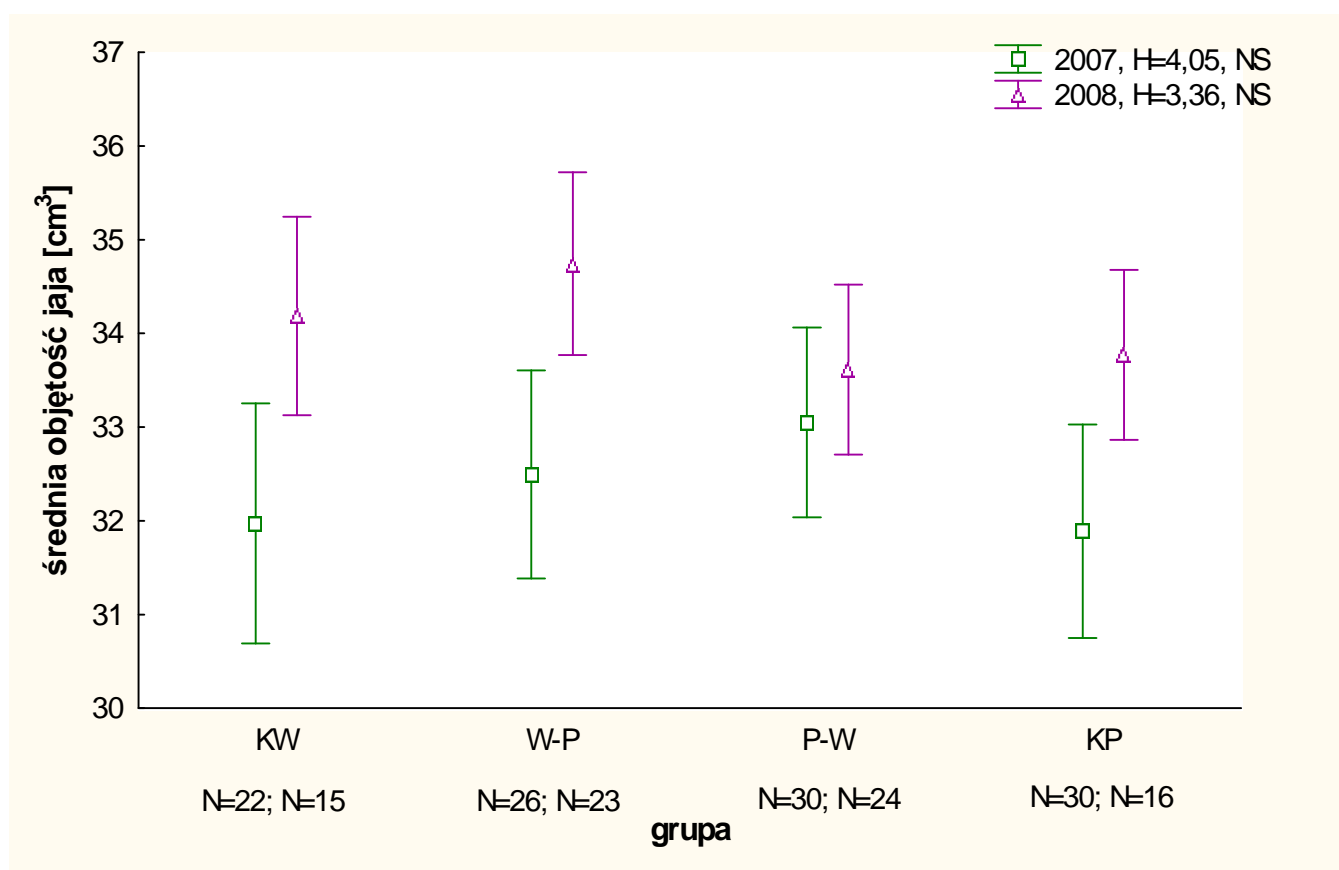
W 2008 roku dla wszystkich grup (test Kruskal-Wallis  $H=96,71$ ,  $p << 0,001$ ) ale w parach dla grup opiekujących się pisklętami w zbliżonym terminie nie było istotnych różnic: kontrola wczesna (KW) – wczesne do późnych (W-P) (test Mann-Whitney  $U=457$ , NS); kontrola późna (KP) – późne do wczesnych (P-W) (test Mann-Whitney  $U=491$ , NS).



Ryc. 20. Termin przystępowania do rozrodu grup eksperymentalnych śmieszki w latach 2007 i 2008. KW – kontrola wczesna – ptaki naturalnie rozpoczynające lęgi wczesnie, W-P – lęgi par wczesnych przełożone do gniazd ptaków rozpoczynających lęgi późno, P-W – lęgi par późnych przełożone do gniazd ptaków rozpoczynających lęgi wczesnie, KP – kontrola późna – ptaki naturalnie rozpoczynające lęgi późno. H – wartość testu Kruskala-Wallisa; p – istotność różnic; NS – różnice nieistotne statystycznie; N – wielkość próby.

W trakcie prowadzenia eksperymentu podczas dwóch kolejnych sezonów zebrano pomiary i obliczono średnią objętość jaja w lęgach ABC dla 78 par w sezonie 2007 oraz 108 w sezonie 2008. Nie udało się zebrać pomiarów jaj dla wszystkich lęgów użytych w eksperymencie, gdyż część z nich stanowiły lęgi dwujajowe, doszło do częściowych strat w trakcie inkubacji lub klucia piskląt.

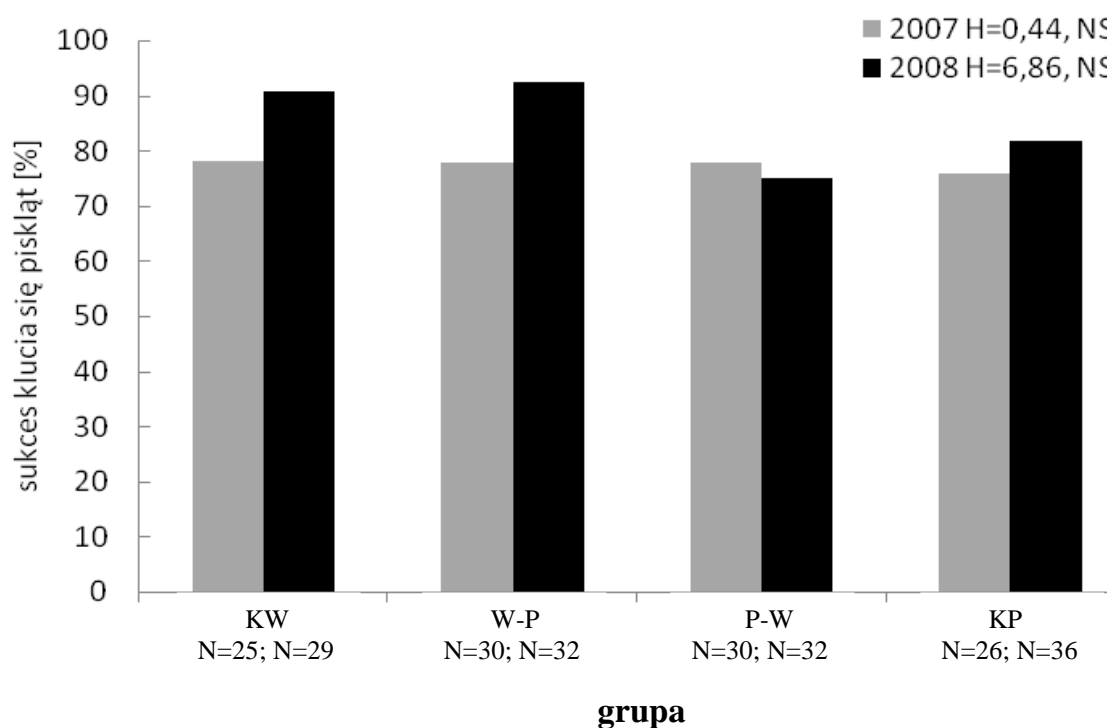
Porównując średnią objętość jaja w lęgach ABC między sezonami prowadzenia eksperymentu stwierdzono istotną różnicę w tym parametrze. Sezon 2008 charakteryzował się większym rozmiarem składanych jaj (test Mann-Whitney  $U=2756$ ,  $p<0,001$ ). W trakcie każdego z sezonów nie stwierdzono jednak istotnych różnic pomiędzy grupami eksperymentalnymi (test Kruskal-Wallis rok 2007 –  $H=4,05$ , NS; rok 2008 –  $H=3,36$ , NS). Pozwala to wyłączyć wpływ czynnika samego rozmiaru jaja na wzrost i przeżywalność piskląt.



**Ryc. 21.** Średnia objętość jaja w lęgach 3-jajowych śmieszki w grupach eksperymentalnych w latach 2007 i 2008. Pozostałe objaśnienia jak na ryc. 20.

### 5.5.2. Sukces klucia się piskląt

Porównując sukces klucia piskląt wyróżnionych grup nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic. W sezonie 2007 ten parametr rozrodu wahał się w bardzo wąskim zakresie między grupami, wynosząc od 76% dla kontroli późnej do 78% dla grup pozostałych (test Kruskal-Wallis  $H=0,44$ ; NS). W sezonie 2008 różnice były wyraźniejsze ale również nieistotne statystycznie (test Kruskal-Wallis  $H=6,86$ ; NS). Najwyższy sukces klucia obserwowano u grup opiekujących się gniazdem w pierwszej części sezonu, notując u W-P wartość 92% oraz u kontroli wczesnej 90%. Dla kontroli późnej ten parametr rozrodu przyjmował wartość 82% a najniższy był dla grupy P-W osiągając 75%. Graficznie różnice te prezentuje rycina nr 23.



**Ryc. 23.** Sukces klucia się piskląt w wyróżnionych grupach w latach 2007 i 2008. Pozostałe objaśnienia jak na ryc. 20.

By stwierdzić, który z analizowanych czynników: termin rozrodu czy jakość rodziców ma większy wpływ na sukces klucia się piskląt u śmieszki zestawiono ze sobą w dwóch grupach gniazda wczesne i późne oraz gniazda, którymi opiekowały się ptaki składające się na początku sezonu i w jego drugiej części. W roku 2007 nie stwierdzono różnic w sukcesie klucia, zarówno ze względu na termin klucia się piskląt (test Mann-Whitney  $U=1506$ ; NS) jak również potencjalną różnicę w jakości ptaków przystępujących do rozrodu na badanych etapach sezonu (test Mann-

Whitney  $U=1537$ ; NS). Analogiczne zestawienie wykonano dla danych zebranych w sezonie 2008. Ponownie nie stwierdzono różnic w sukcesie klucia się piskląt dla grup różniących się jakością rodziców (test Mann-Whitney  $U=2029$ ; NS). W przeciwieństwie jednak do sezonu wcześniejszego uwidocznił się tu już wpływ terminu rozrodu. Grupa ptaków, która miała możliwość opieki rodzicielskiej w pierwszej połowie sezonu miała wyższy sukces klucia się piskląt (test Mann-Whitney  $U=1607$ ;  $p=0,03$ ). Wynik ten wskazuje na przewagę efektu terminu rozrodu nad potencjalnymi różnicami w jakości rodziców na tym etapie reprodukcji, niemniej efekt ten był dość słaby i stwierdzono tylko w jednym z dwóch sezonów prowadzenia badań.

### **5.5.3. Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie wczesnopisklęcym (do 5 dnia życia)**

Dla przeanalizowania wpływu terminu rozrodu oraz ewentualnych różnic w jakości opieki rodzicielskiej porównano tempo wzrostu piskląt na wczesnym etapie rozwoju (do 5 dnia życia). Analizowano trzy parametry tempa wzrostu: przyrost długości skrzydła, długości skoku oraz masy pisklęcia w trakcie doby. Długość skrzydła przyrastała w trakcie badań w tempie od 0,12 do 0,22 cm/dzień i różniła się w sposób istotny między grupami eksperymentalnymi w drugim sezonie badań. Analogicznie w sezonie 2008 stwierdzono u piskląt większe zróżnicowanie w tempie przyrostu długości skoku. Parametr ten wahał się w granicach 0,12-0,17 cm/dzień. Dość znaczne było też zróżnicowanie przyrostu masy u piskląt, które mieściło się w zakresie 5,19-9,05 g/dzień. Dokładne dane dotyczące parametrów wzrostu piskląt w wyróżnionych grupach eksperymentalnych przedstawia tabela 11. W większości przypadków, bez względu na rok prowadzenia badań najszybsze tempo wzrostu charakteryzowało grupę KW, a więc ptaki, które przystępowały do rozrodu wcześnie w trakcie sezonu co zapewniało optymalny okres do rozwoju piskląt (hipoteza daty) oraz pozwalało zakładać dobrą jakość rodziców (hipoteza jakości rodziców). W tabeli 12 zestawiono wyniki dla tempa wzrostu piskląt stwierdzone u badanych grup, łączonych pod kątem terminu opieki nad pisklętami oraz ewentualnej różnicy w jakości rodziców, celem uproszczenia oceny ich efektu. W oparciu o te wyniki wydają się, że to okres rozrodu odpowiada za szybsze tempo wzrostu piskląt a ewentualne różnice w jakości rodziców mają mniejsze znaczenie. Należy jednak zaznaczyć, że wpływ samej daty nie był stały i był wyraźnie większy w drugim sezonie badań.

**Tab. 11.** Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie wczesno pisklęcym (do 5 dnia życia). KW – kontrola wczesna – ptaki naturalnie rozpoczynające lęgi wczesnie, W-P – lęgi par wczesnych przełożone do gniazd ptaków rozpoczynających lęgi późno, P-W – lęgi par późnych przełożone do gniazd ptaków rozpoczynających lęgi wczesnie, KP – kontrola późna – ptaki naturalnie rozpoczynające lęgi późno. Test Manna-Whitneya, wskazane istotne różnice, \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ .

wzrost piskląt	grupa			
	KW N=19; N=29	W-P N=23; N=28	P-W N=12; N=25	KP N=4; N=24
<b>długość skrzydła (cm/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	0,21 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,15 ± 0,02	0,22 ± 0,06
<b>2008</b>	0,18 ± 0,01	0,16 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,12 ± 0,01
<b>długość skoku (cm/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	0,16 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0,15 ± 0,02
<b>2008</b>	0,17 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,12 ± 0,01
<b>masa (g/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	9,05 ± 0,60	6,48 ± 0,38	6,00 ± 0,65	7,17 ± 1,28
<b>2008</b>	8,28 ± 0,31	7,22 ± 0,36	5,19 ± 0,52	5,31 ± 0,36

**Tab. 12.** Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie wczesno pisklęcym (do 5 dnia życia). Pary wczesne (KW+W-P). Pary późne (KP+P-W). Dobra jakość rodziców (KW+P-W). Niska jakość rodziców (KP+W-P). Test Manna-Whitneya, wskazane istotne różnice, \* – p < 0,05; \*\* – p < 0,01; \*\*\* – p < 0,001.

wzrost piskląt	grupa			
	termin rozrodu		jakość rodziców	
	wcześnie N=42; N=57	późno N=16; N=49	dobra N=31; N=54	niska N=27; N=52
<b>długość skrzydła (cm/dzień ± SE)</b>				
2007	0,17 ± 0,01	0,16 ± 0,02	0,18 ± 0,01	0,16 ± 0,01
2008	0,17 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,14 ± 0,01
	***			
<b>długość skoku (cm/dzień ± SE)</b>				
2007	0,14 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,12 ± 0,02
2008	0,16 ± 0,00	0,12 ± 0,00	0,15 ± 0,01	0,13 ± 0,00
	***		**	*
<b>masa (g/dzień ± SE)</b>				
2007	7,65 ± 0,39	6,28 ± 0,57	7,81 ± 0,51	6,58 ± 0,37
2008	7,76 ± 0,25	5,26 ± 0,31	6,86 ± 0,35	6,34 ± 0,29
	*			
	***			



#### **5.5.4. Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie późno-pisklęcym (6-20 dzień życia, wzrost prostoliniowy)**

Tempo wzrostu piskląt dla badanych grup było również śledzone na dalszym etapie rozwoju piskląt. Był to okres wzrostu prostoliniowego, który trwa od 6 do 20 dnia życia. Ogólnie różnice widoczne w okresie wczesno-pisklęcym uległy w znacznym stopniu zatarciu i w efekcie parametry wzrostu piskląt ujednolicieniu. Świadczy o tym m.in. brak istotnych statystycznie różnic dla analizowanych cech w trakcie drugiego sezonu badań. W przypadku długości skrzydła tempo przyrostu wahało się w wąskim zakresie 0,70-0,83 cm/dzień i różniło istotnie tylko dla dwóch grup w pierwszym sezonie badań. W przypadku tempa wzrostu skoku przyjmowało ono zakres 0,09-0,15 cm/dzień i różniło przy porównaniu dwóch grup w sezonie 2007. Co symptomatyczne wszystkie grupy eksperymentalne w sezonie 2008 cechowały się niemal identycznym parametrem tej cechy, który osiągał 0,11 cm/dzień. Przyrost masy ciała mieścił się w zakresie 9,57-13,04 g/dzień i brak było istotnych różnic między grupami. Zestawienie parametrów tempa wzrostu piskląt zostało przedstawione w tabeli 13.

By móc ułatwić ocenę wpływu terminu rozrodu i potencjalnych różnic w jakości rodziców posłużono się analogicznie jak w przypadku wczesnego wzrostu uproszczonym zestawieniem tempa przyrostu piskląt dla grup wychowujących pisklęta w różnych etapach sezonu oraz różniących się jakością rodziców ustalaną w oparciu o zdolność do lęgów na początku sezonu. Wyniki tego zestawienia prezentuje tabela 14. Tylko w przypadku trzech parametrów stwierdzono istotne różnice między grupami. Pisklęta wyklute na początku sezonu cechowały się szybszym wzrostem skoku i przyborem masy w sezonie 2007, aczkolwiek to jakość rodziców decydowała o szybszym tempie wzrostu długości skrzydła. Niemniej różnice te były nieznaczne, dodatkowo w sezonie 2008 nie stwierdzono żadnych istotnych różnic między grupami. Wydaje się więc, że wpływ obu czynników na tempo wzrostu piskląt ulega osłabieniu wraz z ich wiekiem i nie ma istotnego znaczenia na późniejszych etapach ich rozwoju.

**Tab. 13.** Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie późno-pisklęcym (6-20 dzień życia). Pozostałe objaśnienia jak w tabeli 11.

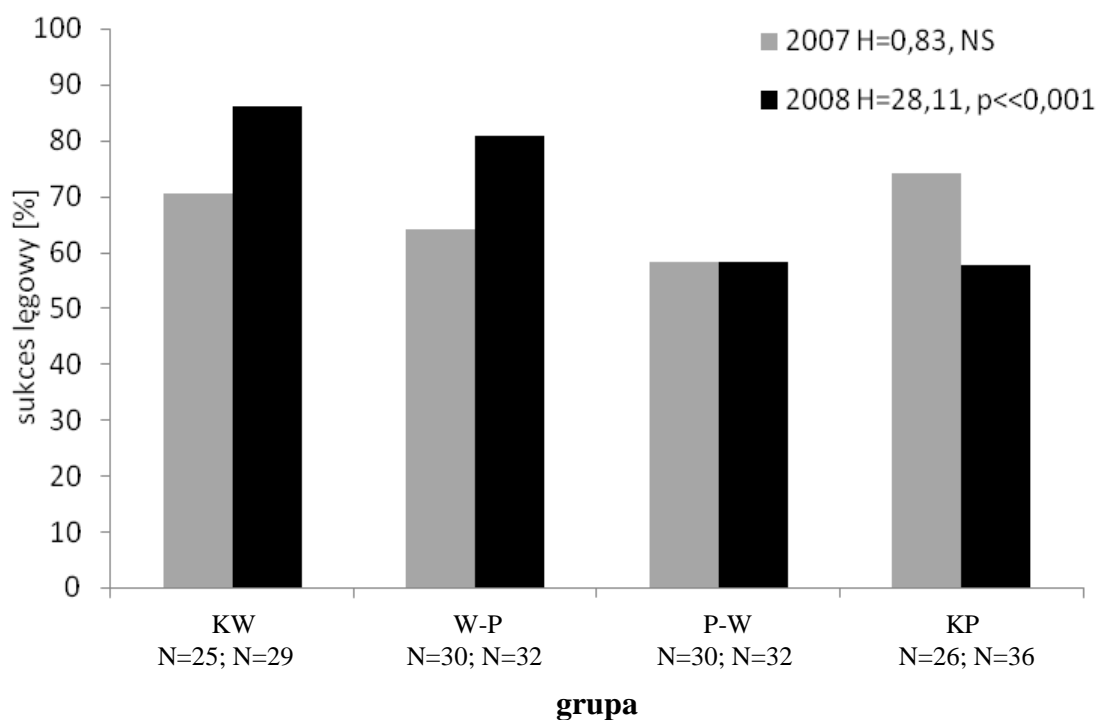
wzrost piskląt	grupa			
	KW N=21; N=25	W-P N=21; N=25	P-W N=12; N=23	KP N=5; N=27
<b>długość skrzydła (cm/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	0,81 ± 0,03	0,70 ± 0,04	0,83 ± 0,05	0,83 ± 0,19
<b>2008</b>	0,80 ± 0,02	0,78 ± 0,03	0,76 ± 0,03	0,74 ± 0,04
<b>długość skoku (cm/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	0,14 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,10 ± 0,02
<b>2008</b>	0,11 ± 0,01	0,11 ± 0,01	0,11 ± 0,00	0,11 ± 0,01
<b>masa (g/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	13,04 ± 0,45	12,87 ± 0,36	11,39 ± 0,78	9,57 ± 2,36
<b>2008</b>	11,14 ± 0,52	10,33 ± 0,46	11,26 ± 0,41	10,95 ± 0,90

**Tab. 14.** Wzrost i rozwój piskląt śmieszki w okresie późno pisklęcym (od 5 do 20 dnia życia). Pary wczesne (KW+W-P). Pary późne (KP+P-W). Dobra jakość rodziców (KW+P-W). Niska jakość rodziców (KP+W-P). Test Manna-Whitneya, wskazane istotne różnice, • – p < 0,05; \*\* – p < 0,01; \*\*\* – p < 0,001.

wzrost piskląt	grupa			
	termin rozrodu		jakość rodziców	
	wcześnie N=42; N=50	późno N=17; N=50	dobra N=33; N=48	niska N=26; N=52
<b>długość skrzydła (cm/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	0,76 ± 0,02	0,83 ± 0,06	0,82 ± 0,03	0,73 ± 0,05
<b>2008</b>	0,79 ± 0,02	0,75 ± 0,02	0,78 ± 0,02	0,76 ± 0,02
<b>długość skoku (cm/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	0,15 ± 0,00	0,10 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,14 ± 0,01
<b>2008</b>	0,11 ± 0,00	0,11 ± 0,00	0,11 ± 0,00	0,11 ± 0,00
<b>masa (g/dzień ± SE)</b>				
<b>2007</b>	12,96 ± 0,28	10,85 ± 0,86	12,44 ± 0,42	12,23 ± 0,57
<b>2008</b>	10,73 ± 0,35	11,24 ± 0,42	11,20 ± 0,33	10,79 ± 0,43

### 5.5.5. Sukces lęgowy

Porównując sukces lęgowy wyróżnionych grup stwierdzono istotne statystycznie różnice w drugim sezonie prowadzenia badań. W sezonie 2007 ten parametr rozrodu wahał się w wąskim zakresie między grupami, wynosząc od 58% dla grupy P-W do 74% dla kontroli późnej i nie stwierdzono istotnych różnic między grupami (test Kruskal-Wallis  $H=0,83$ ; NS). W sezonie 2008 różnice te były istotne (test Kruskal-Wallis  $H=28,11$ ;  $p<0,001$ ). Najwyższy sukces lęgowy obserwowano u kontroli wczesnej 86%, natomiast najniższą wartość dla obu grup opiekujących się pisklętami w drugiej części sezonu: KP i P-W, gdzie parametr ten osiągał wartość 58%. Graficznie różnice te prezentuje rycina nr 24.



**Ryc. 24.** Sukces lęgowy w wyróżnionych grupach w latach 2007 i 2008. Pozostałe objaśnienia jak na ryc.20.

By stwierdzić, który z analizowanych czynników: termin rozrodu czy jakość rodziców ma większy wpływ na sukces lęgowy u śmieszki zestawiono ze sobą w dwóch grupach gniazda wczesne i późne oraz gniazda, którymi opiekowały się ptaki składające się na początku sezonu i w jego końcówce. W roku 2007 nie stwierdzono różnic w sukcesie lęgowym, zarówno ze względu na termin klucia się piskląt (test Mann-Whitney  $U=1491$ ; NS) jak również potencjalną różnicę w jakości ptaków przystępujących do rozrodu na badanych etapach sezonu (test Mann-Whitney

U=1472; NS). Analogiczne zestawienie wykonano dla danych zebranych w sezonie 2008. Ponownie nie stwierdzono różnic w sukcesie lęgowym dla grup różniących się jakością rodziców (test Mann-Whitney U=2024; NS). W przeciwieństwie jednak do sezonu wcześniejszego uwidocznił się tu wpływ terminu rozrodu. Grupa ptaków, która miała możliwość opieki rodzicielskiej w pierwszej połowie sezonu miała wyraźnie wyższy sukces lęgowy (test Mann-Whitney U=1000;  $p < 0,001$ ). Wynik ten wskazuje na przewagę efektu terminu rozrodu nad potencjalnymi różnicami w jakości rodziców na tym etapie reprodukcji, niemniej efekt ten stwierdzono tylko w jednym z dwóch sezonów prowadzenia badań.

## **6. DYSKUSJA**

### **6.1. Taktyki rozrodcze mewy siwej – różnice międzysezonowe**

#### **6.1.1. Termin przystąpienia do rozrodu**

W trakcie czterech lat prowadzenia badań nie stwierdzono istotnych różnic w terminie przystąpienia do rozrodu. Pierwsze lęgi mew siwych składane były w pobliżu 20 kwietnia (zakres 17-21 kwietnia). Ostatnie pierwsze próby lęgowe składane były natomiast na przełomie maja i czerwca (zakres 30 maj – 9 czerwca). Okres składania jaj rozciągał się na około 45 dni (zakres 43-49 dni) i nie stwierdzono istotnych różnic w jego długości pomiędzy latami. Przeciętny termin składania jaj mieścił się w wąskim przedziale 6-8 maja. Jest to termin, który nie odbiega od danych z wielolecia dla tej populacji mew, zakres 21-30 kwietnia do 20-30 maja, szczyt składania 1-10 maj (Bukaciński i Bukacińska 1994, Bukaciński 1998, Bukacińska 1999). W jednym sezonie badań (1978 rok) populacja mew siwych gnieźdząca się 10 km w górę rzeki od miejsca prowadzenia tych badań przystępowała do rozrodu od 27 kwietnia (Sankowski 1979). Dane z pozostałego obszaru Polski ograniczają się do populacji gnieźdzącej się w południowej części kraju. Przystępowała ona do rozrodu nieznacznie wcześniej, średni termin składania mieścił się między 28 kwietnia a 4 maja, w zależności od środowiska umieszczenia gniazda (Skórka et al. 2006). W obrębie Europy zbliżony termin początku składania stwierdzono u populacji lęgowej w Nadrenii Północnej-Westfalii (Niemcy), gdzie przypadał on na koniec kwietnia-początek maja (Meyer & Sudmann 1996). Obserwowana fenologia lęgów nie odbiegała też od tej stwierdzonej w badaniach w Estonii, gdzie zakres składania przypadał na 23 kwiecień-25 maj ze szczytem 1-10 maj (Onno 1967) oraz w Szkocji (zakres 30 kwiecień-3 czerwiec), ze szczytem 8-12 maj (Craik 1999). Również populacje ze Skandynawii przystępują do rozrodu w zbliżonym terminie np. populacja ze Szwecji składała się przeciętnie w zakresie 10-15 maj (Gotmark & Andersson 1984). Natomiast dla ptaków gnieźdzących się na półwyspie Hanko (południe Finlandii) termin rozpoczęcia składania wahał się między 23 kwietnia a 4 maja a mediana mieściła się między 1 a 14 maja (Kilpi 1992). Co zaskakujące od terminu tego odbiega populacja mew siwych gnieźdząca się na wyspie Texel (archipelag Wysp Fryzyjskich, Holandia), przeciętny termin składania przypadał tam później bo na 22 maja, zakres 10 maj - 5 czerwiec (Arbouw 1985). Co zrozumiałe ptaki lęgowe na dalekiej północy również składały się wyraźnie później, na wybrzeżu Morza Barentsa termin rozrodu rozciągał się od 13-20 maja do 6-10 czerwca ze szczytem

20 maj - 2 czerwiec (Judin & Firsova 1988). Natomiast mewy znad Morza Białego składały się w terminie 11-28 maj, ze szczytem 20-25 maj (Judin & Firsova 1988). Populacje azjatyckie badanego gatunku charakteryzują się większą zmiennością, na północy Kazachstanu początek składania przypadał bowiem już koło 10 kwietnia (Samorodov 1978), natomiast ptaki z północno-wschodniej Kamczatki składały się dopiero w połowie czerwca (Judin & Firsova 1988). Populacja znad Jeziora Bajkał mieściła się pomiędzy tymi datami i przystępowała do rozrodu od 13-20 maja do 6-10 czerwca ze szczytem 20 maj - 2 czerwiec (Gyngazov & Milovidov 1977, Judin & Firsova 1988). Jedyne dane z Ameryki Północnej dotyczą populacji z Kolumbii Brytyjskiej (Kanada), gdzie termin składania przypadał na 10 maj - 20 czerwca, średnio 25-27 maj (Vermeer & Devito 1986).

Podczas 4 lat badań terenowych nie stwierdzono istotnych różnic w terminie rozrodu między sezonami. Wcześniejsze badania terminów rozrodu wśród mewowców pokazały, że w grupie tej spotykamy się z dużą plastycznością w tym zakresie. Stałość terminu rozrodu w kolejnych sezonach stwierdzono m.in. w innych badaniach nad mewą siwą (Vermeer & Devito 1986) czy też mewą białogłową (*Larus cachinnans*) (Oro et al. 1995). Różnice te obserwowano jednak w badaniach nad mewą srebrzystą (*Larus argentatus*) (Becker & Erdelen 1986; Kim & Monaghan 2006), rybitwą popielatą (*Sterna paradisea*) (Suddaby & Ratcliffe 1997) oraz rybitwą białowąsą (*Chlidonias hybridus*) (Paillisson et al. 2007).

Pomimo zbliżonego terminu rozrodu w kolejnych latach poszczególne sezony różniły się w istotny sposób synchronią składania. Poza 2005 rokiem, gdzie szczyt składania był rozciągnięty na 3 pentady, w pozostałych można wyodrębnić jedną pentadę, podczas której do rozrodu przystępowało min. 30% populacji. Wydaje się więc, że jednoszczytowy schemat składania badanej populacji jest sytuacją standardową. Przyczyn odmiennej sytuacji w pierwszym sezonie badań prawdopodobnie trzeba szukać wśród panujących wtedy warunków pogodowych. Rok 2005 charakteryzował się niestabilną temperaturą w kwietniu. Po okresie temperatur dodatnich w połowie kwietnia (był to prawdopodobnie okres kopulacji), doszło do znacznych ochłodeń (w pentadzie 21-25.04.2005). Być może wpłynęło to na decyzje części samic o opóźnieniu terminu składania o kilka dni. W efekcie okres składania rozłożył się niemal równo na trzy pentady. Późniejsze sezony: 2006-2008, charakteryzowały się dość równą temperaturą w okresie poprzedzającym składanie, bez wyraźnego ochłodzenia. Jedyne dane porównawcze odnośnie synchronii

składania u mewy siwej pochodzą z badań w Holandii. W jedynym sezonie badań stwierdzono tam szczyt składania rozciągnięty na dwie pentady (Arbouw 1985).

### 6.1.2. Wielkość zniesienia

W trakcie czterech lat prowadzenia tych badań nie stwierdzono istotnych różnic w średniej wielkości zniesienia, wahała się ona w zakresie 2,88-2,93 jaja. Są to wartości osiągające maksimum dla danych z wieloletnich badań nad tą populacją mew siwych - kolonia „Kobylnica” 2,49-2,90, kolonia „Tyrzyn” 2,49-2,88 (Bukaciński i Bukacińska dane niepub.). Populacja tego gatunku zasiedlająca południową Polskę składała natomiast jaja w liczbie bliskiej dolnym zakresom powyższych danych, notowano tam bowiem 2,42-2,52 jaja w zniesieniu (Skórka et al. 2006). Z obszaru Europy posiadamy dane o wielkości zniesienia z wyspy Texel (archipeląg Wysp Fryzyjskich, Holandia), gdzie stwierdzono w kolejnych latach 2,61 oraz 2,84 jaja (Arbouw 1985) oraz Nadrenii Północnej-Westfalii (Niemcy) - 2,80 (Meyer & Sudmann 1996). Populacja w Szkocji składała liczbę jaj mieszczącą się w zakresie 2,47-2,69 (Craik 2000). Z Półwyspu Skandynawskiego posiadamy dane dla dwóch obszarów, w południowej Finlandii stwierdzono średnio 2,84 jaja w zniesieniu (Koskimies 1952), natomiast w południowej Norwegii wielkość zniesienia wahała się około 2,8 jaja (Barth 1955). Z obszaru Ameryki Północnej badania nad populacją gnieźdzącą się nad Jeziorem Kennedy, Kolumbia Brytyjska (Kanada) stwierdziły 2,4-2,6 jaja (Vermeer & Devito 1986). Lata prowadzenia badań charakteryzowały się więc wielkością zniesienia wyższą niż stwierdzana wśród innych populacji, przyjmowała ona wartość zbliżoną do maksymalnych stwierdzanych w przyrodzie.

Mewy należą do grupy ptaków charakteryzujących się niewielką zmiennością jeżeli chodzi o liczbę składanych jaj. Zazwyczaj składane są 3 lub 2 jaja, stąd wielkość zniesienia osiąga zbliżone wartości dla wielu gatunków np. u mewy kalifornijskiej (*Larus californicus*) - 2,93 (Behle & Goates 1957), mewy żółtonogiej (*Larus fuscus*) 2,75-2,91 (Lif et al. 2005), mewy srebrzystej 2,57-2,99 (Meathrel et al. 1987), mewy siodłatej (*Larus marinus*) - 2,83 (Erwin 1971), śmieszki 2,81-2,84 (Lundberg & Vaisanen 1979), mewy białogłowej 2,58-2,63 (Oro et al. 1995), mewy karaibskiej (*Leucophaeus atricilla*) 2,52-2,84 (Schreiber et al. 1979), mewy patagońskiej (*Larus maculipennis*) 2,6 (Burger 1974) czy mewy delawarskiej 2,50-2,82 (Meathrel & Ryder 1987). Spotykamy jednak również gatunki, gdzie typowa liczba jaj jest niższa np. 1,9-2,0 u mewy magellańskiej (*Leucophaeus scoresbii*)



(Yorio et al. 1996), 1,84 u mewy czarnodziobej (*Chroicocephalus bulleri*) (Beer 1965) czy 1,77-1,92 u mewy czerwodziobej (*Chroicocephalus novaehollandiae*) (Meathrel 1991), a nawet gatunki składające pojedyncze jaja jak mewa widłosterna (*Creagrus furcatus*) (Harris 1970). U tego samego gatunku – mewy lodowej (*Larus glaucescens*) wielkość zniesienia wynosiła w jednych badaniach 2,70-2,77 (Vermeer et al. 1988), podczas gdy w innej populacji tylko 2,06 i 2,59 w kolejnych sezonach (Murphy et al. 1984), u gatunku tego stwierdzono także istotne różnice między sezonami. Analogiczne różnice notowano także u blisko spokrewnionej z badanym gatunkiem mewy delawarskiej (Meathrel & Ryder 1987). O plastyczności mew w tym parametrze rozrodu świadczy również to, iż część badań przyniosła wiedzę o istotnej zmienności wielkości zniesienia u analizowanego gatunku - mewie srebrzystej (Becker & Erdelen 1986 oraz Meathrel et al. 1987) podczas gdy u innej populacji brak było takich różnic pomimo porównań materiału zebranego w trakcie 10 lat badań (Coulson et al. 1982). Różnice w wielkości zniesienia notowane są nie tylko w skali kilku lat ale także przestrzenie co pokazały badania nad mewą siwą, gdzie stwierdzono istotne różnice w wielkości zniesienia pomiędzy dwoma koloniami w tym samym sezonie (Arbouw 1985).

### **6.1.3. Zmienność międzysezonowa rozmiaru jaj**

#### **6.1.3.1. Długość jaja**

W trakcie prowadzenia badań nie stwierdzono istotnych różnic między sezonami w średniej długości jaja w zniesieniach 3 jajowych. Rozpatrując poszczególne jaja w zniesieniu stwierdzono istotne zmiany tylko w długości jaja C, które było dłuższe od średniej w sezonie 2008. Stwierdzone średnie w kolejnych sezonach wahały się w zakresie 57,28 - 57,86 mm i nie odbiegają od tych z wieloleci stwierdzonych w badanej populacji (kolonia „Kobylnica” - 57,4 mm oraz kolonia „Tyrzyn” - 57,1 mm) (Bukaciński i Bukacińska mat. niepub.). Wartości te nie odbiegają również od stwierdzanych na większości obszaru występowania tego gatunku. Zbliżoną długość jaj stwierdzono w populacjach gnieźdzących się nad Jeziorem Kennedy, Kolumbia Brytyjska (Kanada) - 56,7 mm, zakres 52,0-64,0 mm (Vermeer & Devito 1986) a także na obszarze Europy. Posiadane dane pochodzą tu z południowej Norwegii – 57,2 mm (Barth 1967), Niemiec - 57,9 mm (zakres 54,3-61,6 mm) (Meyer & Sudmann 1996) oraz Estonii - 58,3 mm (Mand 1980). Natomiast populacje ze wschodu zasięgu składają wyraźnie dłuższe jaja np. populacja

zamieszkująca Białoruś 59,7 mm (Judin & Firsova 1988) oraz populacje rosyjskie: z dorzecza Kamy 58,3-60,7 mm (Borisov & Bolotnikov 1992), Karelii 58,1 mm (zakres 53,3-65,6 mm) (Khokhlova 1977), Kamczatki 62,3 mm (zakres 54,4-69,0 mm) (Judin & Firsova 1988) a także z Kazachstanu 59,5 mm (zakres 56,7-65,0 mm) (Samorodov 1978). Jest to efekt gnieźdzenia się tam wschodnich podgatunków mewy siwej (*Larus canus heinei* oraz *L.c. kamtschatchensis*), które są większych rozmiarów.

Jedyna praca podająca pomiary poszczególnych jaj w zniesieniu dotyczy populacji lęgowej na środkowej Wiśle, stwierdzono w niej spadek długości kolejnych jaj (n=25, A=58,9 mm, B=57,7 mm, C=57,6 mm) (Sankowski 1979). Wartości te są zbliżone do obserwowanych w badanej populacji.

Przeciętna wartość współczynnika zmienności CV dla średniej długości zniesień 3 jajowych wynosiła od 3,17 do 3,71%. Kolejno składane jaja różniły się w niewielkim stopniu poziomem zmienności, wahał się on dla poszczególnych jaj w zakresach: jajo A - 3,99-4,25%, jajo B - 3,43-3,98% oraz jajo C - 3,47-4,57%. Tak więc ostatnie jajo w zniesieniu charakteryzowało się najwyższą zmiennością. Wartości te nie odbiegają od tych stwierdzonych we wcześniejszych badaniach u ptaków. U ptaków wróblowych współczynnik ten wynosił odpowiednio 3,79% u dymówki (*Hirundo rustica*) (Bańbura 1996), 3,1-3,5% u pełzacza leśnego (*Certhia familiaris*) (Enemar 1997), 4,1% u mysikrólika (*Regulus regulus*) (Haftorn 1986), 1,96-2,26% u świergotka bagiennego (*Anthus rubescens*) (Hendricks 1991), 5,47% u śpiewaka (*Turdus philomelos*) (Keller 1979), 5,49% u modraszki (*Cyanites caeruleus*) (Keller 1979), 3,67% u szpaka (*Sturnus vulgaris*) (Ricklefs 1984). W kolejnych badaniach u sroki (*Pica pica*) - 3,25% (Jerzak et al. 2000) oraz 5,44% (Keller 1979), natomiast u muchołówki żałobnej (*Ficedula hypoleuca*) - 3,5 % (Jarvinen & Vaisanen 1983) oraz 4,0-4,5% (Potti 1993). Najwięcej danych posiadamy dla bogatki (*Parus major*): 4,47% (Keller 1979), 2,2% (Horak et al. 1995) oraz 3,3 % (Jarvinen & Pryl 1989). Wśród Nonpasseriformes wartości te osiągały 4,1% u szablodzioba (*Recurvirostra avosetta*) (Dittmann & Hotker 2001), 4,0% u karolinki (*Aix sponsa*) (Hepp et al. 1987), 3,07% u bernikli kanadyjskiej (*Branta canadensis*) (Manning 1978), 3,4% u nawałnika dużego (*Oceanodroma leucorhoa*) (Montevecchi et al. 1983), 2,37% u bociana białego (*Ciconia ciconia*) (Profus et al. 2004), 3,7% u petreła warcabnika (*Daption capense*) (Weidinger 1996). Wśród mew dostępne dane dotyczą tylko zmienności u jednego gatunku – śmieszki, wynosiła ona 4,39% dla wszystkich pomierzonych jaj (Karlsson 2005). Natomiast w innych badaniach u tego

gatunku określono wartość CV dla kolejno składanych jaj, wartości te osiągały 4,1%, 3,9%, 3,9% (Lundberg & Vaisanen 1979). To pierwsze jajo w zniesieniu charakteryzowało się największą zmiennością, był to więc trend odmienny do obserwowanego w tych badaniach nad mewą siwą.

### 6.1.3.2. Szerokość jaja

W trakcie prowadzenia badań nie stwierdzono istotnych różnic między sezonami w rozmiarze średniej szerokości jaj w lęgach 3 jajowych. Rozpatrując poszczególne jaja w zniesieniu stwierdzono istotne zmiany w szerokości jaja C, które było szersze od średniej w sezonie 2008. Stwierdzone średnie w kolejnych sezonach wahały się w zakresie 41,43 - 41,72 mm i nie odbiegają od tych z wieloleci stwierdzonych w badanej populacji (kolonia „Kobylnica” - 41,3 mm oraz kolonia „Tyrzyn” - 41,0 mm) (Bukaciński i Bukacińska mat. niepub.). Zbliżoną szerokość jaj stwierdzono w populacjach gnieźdzących się nad Jeziorem Kennedy, Kolumbia Brytyjska (Kanada) 40,7 mm, zakres 38,0-44,0 mm (Vermeer & Devito 1986) oraz europejskich: południowa Norwegia – 41,0 mm (Barth 1967), Nadrenia Północna, Westfalia (Niemcy) 41,8 mm, zakres 39,0-44,3 (Meyer & Sudmann 1996) oraz Estonia - 41,6 mm (Mand 1980). W przeciwieństwie do długości większość populacji rosyjskich składa jaja o zbliżonej szerokości: Białoruś 41,3 mm (Judin & Firsova 1988), Rosja: rzeka Kama 40,2-42,3 mm (Borisov & Bolotnikov 1992), Karelia 41,2 mm, zakres 38,6-45,6 (Khokhlova 1977). Wyraźnie szersze jaja składają natomiast populacje zamieszkujące Kamczatkę - średnia 43,0 mm, zakres 38,4-45,2 mm (Judin & Firsova 1988) oraz Kazachstan 43,6 mm, zakres 39,5-46,4 mm (Samorodov 1978). Jest to efekt gnieźdzenia się tam wschodnich podgatunków mewy siwej (*Larus canus heinei* oraz *L.c. kamtschatchensis*), które są większych rozmiarów.

Jedyna praca podająca pomiary poszczególnych jaj w zniesieniu u mewy siwej dotyczy populacji lęgowej na środkowej Wiśle – n=25, A=41,56 mm, B=42,00 mm, C=40,90 mm (Sankowski 1979). Wartości te są zbliżone do obserwowanych w badanej populacji.

Przeciętna wartość CV dla średniej szerokości z jaj ABC wynosiła od 2,36 do 2,66%. Kolejno składane jaja różniły się nieznacznie stopniem zmienności, wahał się on dla poszczególnych jaj w zakresach: jajo A - 2,66-2,81%, jajo B - 2,46-2,80% oraz 2,82-3,01% dla jaja C. Tak więc ponownie ostatnie jajo było najbardziej zmienne. Wartości te nie odbiegają od tych stwierdzonych we wcześniejszych badaniach u

ptaków. U ptaków wróblowych współczynnik ten wynosił odpowiednio 3,54% u dymówki (Bańbura 1996), 2,3-2,6% u pełzacza leśnego (Enemar 1997), 3,1% u mysikrólika (Haftorn 1986), 1,52-1,81% u świergotka bagiennego (Hendricks 1991), 3,33% u śpiewaka (Keller 1979), 4,81% u modraszki (Keller 1979), 2,80% u szpaka (Ricklefs 1984). U sroki wartość ta sięgała od 1,73% (Jerzak et al. 2000) do 3,97% (Keller 1979). Natomiast u muchołówki żałobnej 2,5 % (Jarvinen & Vaisanen 1983) oraz 2,6-3,1% (Potti 1993). Najwięcej danych posiadamy dla bogatki, gdzie parametr ten sięgał od 1,9% (Horak et al. 1995) przez 2,3 % (Jarvinen & Pryl 1989) do 3,33% (Keller 1979). Wśród Nonpasseriformes wartości te osiągały 3,2% u szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001), 2,7% u karolinki (Hepp et al. 1987), 1,75% u bernikli kanadyjskiej (Manning 1978), 3,1% u nawałnika dużego (Montevecchi et al. 1983), 1,68% u bociana białego (Profus et al. 2004), 3,7% u petreła warcabnika (Weidinger 1996). Wśród mew dostępne dane dotyczą tylko zmienności u jednego gatunku – śmieszki, wynosiła ona 3,25% dla wszystkich pomierzonych jaj (Karlsson 2005). Natomiast w innych badaniach u tego gatunku określono poziom CV dla kolejno składanych jaj i wartości te osiągały 2,9%, 3,0%, 2,8% (Lundberg & Vaisanen 1979). Był to więc trend odmienny do obserwowanego w tych badaniach nad mewą siwą.

W trakcie prowadzenia badań w każdym z sezonów stwierdzono istotną korelację średniej długości i szerokości jaj w zniesieniach trzyjajowych mewy siwej. Korelacja ta uzyskiwała wartości w zakresie 0,25-0,42. Są to wartości zbliżone do uzyskanych przy porównaniu tej zależności u ptaków wróblowych np. u: wilgowrona żaglosternego (*Quiscalus major*) –  $r=0,32$  (Bancroft 1984), pełzacza leśnego –  $r=0,24$  (Enemar 1997), muchołówki białoszywej (*Ficedula albicollis*) –  $r=0,50$  (Mitrus & Rogala 2001), wrony siwej (*Corvus corax*) –  $r=0,41$  (Rofstad & Sandvik 1985) oraz darwinki ostroziobej (*Geospiza difficillis*) –  $r=0,36$  (Grant 1982). Badania nad muchołówką żałobną pokazały jak zmienia się ten parametr wraz ze zwiększeniem analizowanej próby, malejąc kolejno –  $n=66$ ,  $r=0,58$ , przez  $n=154$ ,  $r=0,42$  do  $n=711$ ,  $r=0,41$  (Jarvinen & Vaisanen 1983), osiągając ostatecznie w badaniach innych autorów –  $n=1639$ ,  $r=0,31$  (Potti 1993). U bogatki korelacja ta wynosiła  $r=0,36$  i była silniejsza dla krótkich jaj niż dla jaj wydłużonych (Jarvinen & Pryl 1989). Wśród ptaków wróblowych brak istotnej zależności obu parametrów jaj obserwowano u dymówki -  $r=0,30$ ,  $n=24$  (Bańbura 1996), co mogło być efektem niewielkiej próby, niemniej brak było takiej zależności u tego gatunku w 3 z 4 sezonów dalszych badań (Zieliński & Bańbura 1998). Wśród ptaków niewróblowych wartość siły korelacji była

zwykle niższa: sieweczka skąpopłetwa (*Charadrius semipalmatus*) –  $r=0,28$  (Nole et al. 1997), bocian biały –  $r=0,25$  (Profus et al. 2004), bernikla kanadyjska – kolejne sezony:  $r=0,09$ ,  $r=0,32$ ,  $r=0,27$  (Manning 1978). Znacznie wyższą wartość stwierdzono jednak w badaniach nad jerzykiem (*Apus apus*) –  $r=0,54$  (O'Connor 1979). Nie stwierdzono natomiast istotnej zależności podczas badań u petreła śnieżnego (*Pagodroma nivea*) –  $r=0,01$  (Amundsen 1995).

Jedyne badanie korelacji długości i szerokości jaj przeprowadzone u *Laridae* potwierdza zależność stwierdzoną w tych badaniach. Analizy parametrów jaj u śmieszki pokazały, iż korelacja jest najslabsza dla jaja A i wartość jej wzrasta wraz z kolejnością składania – jajo A –  $r=0,21$ ; jajo B –  $r=0,38$ ; jajo C –  $r=0,43$  (Lundberg & Vaisanen 1979). W trakcie czterech lat tamtych badań w dwóch nie stwierdzono istotnej korelacji szerokości i długości jaja A ( $r=0,12-0,32$ ), podczas gdy korelacje te były istotne w każdym sezonie dla jaja B ( $r=0,22-0,37$ ) oraz jaja C ( $r=0,29-0,41$ ). Średnia dla lęgów ABC wynosiła natomiast  $r=0,34$  co odpowiada wartościom uzyskanym w trakcie tych badań.

### 6.1.3.3. Objętość jaja

W trakcie czterech lat badań stwierdzono istotne różnice w średnim rozmiarze jaj ABC między sezonami, w 2005 składane były najmniejsze jaja, natomiast w 2008 największe. Różnice te były efektem zmian w rozmiarze jaj C pomiędzy sezonami, gdyż rozmiar jaj A i B nie zmieniał się istotnie w trakcie badań. Dotychczasowe badania pokazują nam dużą różnorodność pod względem stałości rozmiaru jaj między sezonami. Istotne różnice w tym parametrze notowane były w badaniach nad bernikłą obrożną (*Branta bernicla*) (Flint & Sedinger 1992), alką (*Alca torda*) (Lloyd 1979), sieweczką skąpopłetwą (Nole et al. 1997), brodziecem żółtonogim (*Tringa flavipes*) (Ricklefs 1984), edredonem (*Somateria mollissima*) (Robertson 1995), biegusem zmiennym (*Calidris alpestris*) (Flodin & Hirsimaki 2004) czy oceannikiem żółtopłetwym (*Oceanites oceanicus*) (Busser et al. 2004). Z kolei badania nad łabędziem niemym (*Cygnus olor*) i bogatką pokazują różne trendy stałości rozmiaru jaj w poszczególnych populacjach, gdzie brak było istotnych zmian tego parametru (Birkhead et al. 1983; Encabo et al. 2001) lub były one obecne (Czapulak 2002; Dufva 1996). Stałość rozmiaru jaj stwierdzono z kolei w badaniach nad burzykiem północnym (*Puffinus puffinus*) (de Brooke 1978), rożeńcem (*Anas acuta*) (Flint & Grand 1996), czajką (*Vanellus vanellus*) (Galbraith 1988, Gronstol 1997), czajką

szponiastą (*Vanellus spinosus*) (Yogev et al. 1996), muchołówką żałobną (Jarvinen & Ylimaunu 1986, Potti 1993), muchołówką białoszyją (Mitrus & Rogala 2001), berniklą białolicą (*Bernicla leucopsis*) (Larsson & Forslund 1992), wroną siwą (Rofstad & Sandvik 1985) oraz nadobniczką drzewną (*Tachycineta bicolor*) (Wiggins 1990).

Wśród mewowców dotychczasowe badania pokazują brak istotnych różnic między sezonami w objętości jaj np. w badaniach nad skuą (*Catharacta skua*) (Hamer & Furness 1991), mewą srebrzystą (Kilpi 1995), mewą południową (*Larus dominicanus*) (Yorio & Borboroglu 2002), mewą magellańską (Yorio et al. 1996), mewą białogłową (Oro et al. 1995), mewą delawarską (Meathrel & Ryder 1987) a także podczas trwających 31 lat badań nad mewą trójpalczastą (*Rissa tridactyla*) (Coulson & Thomas 1985). W przypadku badań nad mewą srebrzystą nie stwierdzono takich różnic pomimo istotnych wahań w wielkości zniesienia między sezonami (Meathrel et al. 1987). W świetle tym zaskakująco prezentują się dane dotyczące zmian średniej objętości jaja w zniesieniu u mewy lodowej na terenie Kanady. Autor przeanalizował rozmiar jaj ze zbiorów muzealnych oraz publikowanych prac na tym gatunku stwierdzając, że w ciągu 108 lat (lata 1902-2009) rozmiar jaj zmniejszył się o 5%, co tłumaczone jest pogorszeniem warunków pokarmowych związanym z załamaniem populacji śledzi na pobliskich akwenach (Blight 2011).

Przeciętna wartość współczynnika CV dla średniej objętości z jaj ABC wynosiła od 6,29 do 7,38%. Kolejno składane jaja różniły się nieznacznie stopniem zmienności, wahał się on dla poszczególnych jaj w zakresach 7,08-7,87%, 6,67-7,80% oraz 7,54-8,37%. Tak więc ponownie ostatnie jajo było najbardziej zmienne. Wartości te nie odbiegają od tych stwierdzonych we wcześniejszych badaniach u ptaków. U ptaków wróblowych parametr ten wynosił odpowiednio 9,08% u dymówki (Bańbura 1996), 6,8% u mysikrólika (Haftorn 1986), 3,70-5,02% u świergotka bagiennego (Hendricks 1991), 5,24% u sroki (Jerzak et al. 2000), 4,2% (Horak et al. 1995) i 6,4% u bogatki (Jarvinen & Pryl 1989) oraz 7,4% (Jarvinen & Vaisanen 1983) i 8,0-8,8% u muchołówki żałobnej (Potti 1993). Wśród Nonpasseriformes wartości te osiągały 5,9% u szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001), 3,55% u bernikli kanadyjskiej (Manning 1978), 2,86% u bociana białego (Profus et al. 2004), 6,47% u siewki złotawej (*Pluvialis fulva*) (Ricklefs 1984), 5,18% u sieweczki skapopłetwej (Ricklefs 1984), 7,11% u kulika mniejszego (*Numenius phaeopus*) (Ricklefs 1984), 7,44% u szlamnika amerykańskiego (*Limosa haemastica*) (Ricklefs 1984), 8,38% u

brodźca żółtonogiego (Ricklefs 1984), 4,22% u biegusa brodźcowatego (*Calidris himantopus*) (Ricklefs 1984), 7,37% u szlamca krótkodziobego (*Limnodromus griseus*) (Ricklefs 1984), 5,98% u biegusa zmiennego (Ricklefs 1984), 5,12% u biegusa karłowatego (*Calidris minutilla*) (Ricklefs 1984), 6,48% u płatkonoga szydłodziobego (*Phalaropus lobatus*) (Ricklefs 1984), 8,8% u petreła warcabnika (Weidinger 1996), 6,11-6,43% u bernikli kanadyjskiej (Leblanc 1989), 9,3% u pustułki amerykańskiej (*Falco sparverius*) (Wiebe & Bortolotti 1995). Wśród mew dostępne dane dotyczą tylko zmienności u jednego gatunku – śmieszki, wynosiła ona 8,94% dla wszystkich pomierzonych jaj (Karlsson 2005). Natomiast w innych badaniach u tego gatunku określono wartość CV dla kolejno składanych jaj i wartości te osiągały 7,4%, 7,9%, 7,7% (Lundberg & Vaisanen 1979). Był to więc trend odmienny do obserwowanego w tych badaniach nad mewą siwą.

#### 6.1.3.4. Masa jaja

W trakcie czterech lat badań nie stwierdzono istotnej różnicy w średniej masie jaj ABC między sezonami. Porównania masy poszczególnych jaj w zniesieniu pokazały istotne różnice w masie jaj C pomiędzy sezonami, podczas gdy masa jaj A i B nie zmieniała się w trakcie badań. Istotne różnice w masie jaj między sezonami notowane były dotychczas w badaniach nad albatrosem wędrownym (*Diomedea exulans*) (Croxall et al. 1992) i berniklą obroźną (Rohwer & Eisenhauer 1989). Brak było jednak istotnych różnic w badaniach nad kosem (*Turdus merula*) (Magrath 1992), kanią czarną (*Milvus migrans*) (Vinuela 1997), śnieżycą cesarską (*Anser canagicus*) (Rohwer & Eisenhauer 1989), berniklą kanadyjską (Rohwer & Eisenhauer 1989), kormoranem królewskim (*Phalacrocorax albiventer*) (Svagelj & Quintana 2011) czy edredonem okularowym (*Somateria fischeri*) (Rohwer & Eisenhauer 1989).

W okresie prowadzenia badań stwierdzono średnią masę jaja w lęgach ABC na poziomie 51,59-52,60 g. Są to wartości typowe dla tego gatunku i nie odbiegają od wyniku wcześniejszych badań na tym fragmencie rzeki - kolonia „Kobylnica” 52,9 g oraz dla kolonii „Tyrzyn” 51,0 g (Bukaciński i Bukacińska mat. niepub.). W innych badaniach nad tym gatunkiem stwierdzono średnią masę jaja wynoszącą: 51,0 g u populacji znad Morza Barentsa i 54,8 g znad Morza Białego (Judin & Firsova 1988) oraz 53,2 g w Estonii (Mand 1980).

Przeciętna wartość CV dla średniej masy z jaj ABC wynosiła od 6,34 do 7,63%. Kolejno składane jaja różniły się nieznacznie stopniem zmienności, wahał się

on dla kolejno składanych jaj w zakresach 7,03-8,19%, 6,88-8,08% oraz 7,51-8,21%. Tak więc ponownie ostatnie jajo było najbardziej zmienne. Wartości te nie odbiegają od tych stwierdzonych we wcześniejszych badaniach u ptaków. Wśród ptaków wróblowych współczynnik ten wynosił odpowiednio 6,4% u mysikrólika (Haftorn 1986), 7,6% u muchołówki żałobnej (Jarvinen & Vaisanen 1983), 7,50% u szpaka (Ricklefs 1984) oraz 7,2% u bogatki (Jarvinen & Pryl 1989). Wśród Nonpasseriformes wartości te osiągały 6,4% u szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001), 8,0% u karolinki (Hepp et al. 1987), 5,50% u bernikli kanadyjskiej (Manning 1978), 9,6% u nawałnika dużego (Montevecchi et al. 1983), 9,08% u siewki złotawej (Ricklefs 1984), 9,65% u sieweczki skąpopłetwej (Ricklefs 1984), 15,11% u kulika mniejszego (Ricklefs 1984), 12,04% u szlamnika amerykańskiego (Ricklefs 1984), 8,04% u brodzieca żółtonogiego (Ricklefs 1984), 5,90% u biegusa brodziecowatego (Ricklefs 1984), 5,61% u szlamca krótkodziobego (Ricklefs 1984), 9,35% u biegusa zmiennego (Ricklefs 1984), 7,51% u biegusa karłowatego (Ricklefs 1984), 7,91% u płatkonoga szyłodziobego (Ricklefs 1984), 6,33-6,44% u bernikli kanadyjskiej (Leblanc 1989), 8,7% u kormorana królewskiego (Svagej & Quintana 2011). Brak jest niestety danych dotyczących zmienności masy jaj u mew.

W trakcie prowadzenia badań stwierdzono istotną, dodatnią korelację objętości jaj z ich masą, zarówno dla poszczególnych jaj w zniesieniu jak również dla średniej z lęgu. Korelacja dla średnich z lęgów trzyjajowych wahała się w wąskim zakresie od 0,96 do 0,98. Są to wartości typowe w świecie ptaków, które występują powszechnie wśród wielu grup. Najniższe wartości korelacja ta przyjmuje zwykle u ptaków wróblowych osiągając wartość:  $r=0,84-0,90$  - muchołówka żałobna (Jarvinen & Vaisanen 1983),  $r=0,90$  - pełzacz leśny (Enemar 1997) do  $r=0,95$  – szpak (Smith et al. 1993). Wśród Nonpasseriformes stwierdzano zwykle wyższe wartości osiągające od  $r=0,82$  – sieweczka skąpopłetwa (Nole et al. 1997) i  $r=0,89$  u rożeńca (Duncan 1987) oraz szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001) przez  $r=0,91$  – pingwin magellański (*Spheniscus magellanicus*) (Rafferty et al. 2005),  $r=0,94-0,95$  – bernikla kanadyjska (Manning 1978),  $r=0,95$  – edredon (Robertson & Cooke 1993),  $r=0,96$  – petrel warcabnik (Weidinger 1996),  $r=0,96$  – sieweczka morska (*Charadrius alexandrinus*) (Amat et al. 2001),  $r=0,96$  – łyska amerykańska (*Fulica americana*) (Arnold 1991),  $r=0,96$  – nurzyk polarny (*Uria lomvia*) (Hipfner 1997),  $r=0,96$  - czajka szponiasta (Yogev et al. 1996),  $r=0,97$  – turkan (*Somateria spectabilis*) (Anderson & Alisauskas 2002),  $r=0,97$  – perkoz dwuczuby (*Podiceps cristatus*) (Henriksen 1995),



$r=0,97$  – nurzyk polarny (Hipfner et al. 2001),  $r=0,98$  – jerzyk alpejski (*Tachymarptis melba*) (Bize et al. 2002),  $r=0,99$  – burzyk cienkodzioby (*Puffinus tenuiristris*) (Meathrel et al. 1993) oraz  $r=0,99$  – bernikla kanadyjska (Thomas & Brown 1988).

Wśród mew dane do porównań pochodzą tylko od dwóch gatunków: u mewy srebrzystej stwierdzono istotną korelację dla każdego z jaj na poziomie  $r>0,65$  (Kilpi et al. 1995; Meathrel et al. 1987). Z kolei u mewy magellańskiej korelacja ta wynosiła  $r=0,73$  (Yorio et al. 1996). Były więc to wartości znacząco niższe niż siła korelacji stwierdzona w trakcie tych badań.

#### **6.1.4. Wewnątrz-sezonowa zmienność parametrów rozrodu**

##### **6.1.4.1. Wielkość zniesienia**

W trakcie czterech lat badań terenowych stwierdzono trend do spadku wielkości zniesienia w trakcie sezonu, był on istotny statystycznie w jednym sezonie, bliski istotności w dwóch kolejnych, a w sezonie 2005 była to tylko słabo zaznaczona tendencja. Zjawisko to jest powszechnie znane w świecie ptaków i potwierdzone w wielu badaniach nad różnymi grupami. Siła tej zależności nie jest jednak stała, co potwierdzają niniejsze badania i może być pod wpływem czynników środowiskowych (przede wszystkim dostępności pokarmu) jak również cech samych samic (m.in. ich kondycji lub wieku).

Spadek wielkości zniesienia w trakcie sezonu lęgowego był powszechnie obserwowany w trakcie badań u gatunków wróblowych *Passeriformes*. Notowano to zjawisko podczas badań u szpaka (Dunnet 1955, Christians et al. 2001), nadobniczki drzewnej (De Steven 1978, Stutchbury & Robertson 1988), muchołówki żałobnej (Jarvinen & Vaisanen 1983, Jarvinen & Vaisanen 1984), muchołówki białoszyjej (Wiggins et al. 1994), sikory ubogiej (*Poecile palustris*) (Nilsson 1991), pasówki śpiewnej (*Melospiza melodia*) (Hochachka 1990, Hochachka 1993), modraszki (Nilsson & Svensson 1993, Ramsay & Houston 1997), dymówki (Sakraoui et al. 2005), bogatki (Slagsvold & Amundsen 1992, Verhulst et al. 1995), kacyka żółtogłowego (*Xanthocephalus xanthocephalus*) (Arnold 1992), strzyżyka śpiewnego (*Troglodytes aedon*) (Johnson & Barclay 1996) oraz kawki (*Corvus monedula*) (Soler & Soler 1996). Warto jednak zaznaczyć, że w trakcie badań nad bogatką zjawisko to było obserwowane nie w każdym z sezonów (Nager et al. 1997). Były również badania u tej grupy ptaków, gdzie nie stwierdzono tej zależności np. u wilgowrona żaglosternego (Bancroft 1984).

Mniej jednoznaczne są wyniki badań wśród Nonpasseriformes. Tu również posiadamy szereg badań, zwłaszcza nad blaszkodziobymi, gdzie notowano to zjawisko. Istotny spadek wielkości zniesienia w sezonie stwierdzano jak dotąd bowiem w badaniach nad krzyżówką (Batt & Prince 1979, Krapu et al. 1983, Hill 1984, Eldridge & Krapu 1988, Pehrsson 1991), łabędziem niemym (Czapulak 2002), karolinką (Hepp et al. 1987), czernicą (*Aythya fuligula*) (Hill 1984), berniklą kanadyjską (Rohwer & Eisenhauer 1989, Sjoberg 1994), śnieżycą dużą (*Anser caerulescens*) (Slattery & Alisauskas 1995), śnieżycą małą (*Anser rossii*) (Slattery & Alisauskas 1995), śnieżycą cesarską (Rohwer & Eisenhauer 1989) i berniklą obroźną (Rohwer & Eisenhauer 1989). W przypadku jednak edredona dla części populacji notowano to zjawisko (Robertson 1995) ale w innych badaniach brak było takiej tendencji (Erikstad et al. 1993).

Informację o spadku wielkości zniesienia w trakcie sezonu lęgowego przyniósł też szereg badań nad siewkowymi *Charadriiformes*. Notowano go bowiem w badaniach nad: czajką szponiastą (Yogev et al. 1996), szablodziobem (Dittmann & Hotker 2001), piaskowcem (*Calidris alba*) (Meltofte et al. 2007), ostrygojadem (*Haematopus ostralegus*) (Harris 1969) czy ostrygojadem brunatnym (*Haematopus palliatus*) (Nol et al. 1984). W przypadku biegusa zmiennego część badań potwierdziło to zjawisko (Meltofte et al. 2007) ale w innej populacji go nie stwierdzono (Flodin & Hirsimaki 2004). Brak istotnego trendu w wielkości zniesienia obserwowano także u kamusznika (*Arenaria interpres*) (Meltofte et al. 2007).

W przypadku badań nad chruścielami zjawisko to opisano u kokoszki wodnej (*Gallinula chloropus*) (Gibbons 1989), łąski (*Fulica atra*) (Brinkhof et al. 1993) oraz łąski amerykańskiej (Arnold 1994). U ostatniego z gatunków w badaniach innych autorów stwierdzono, że zjawisko to występuje tylko u młodych ptaków, u starszych brak jest tego trendu (Crawford 1980). Wśród szponiastych potwierdził je szereg badań nad pustułką (*Falco tinnunculus*) (Cave 1968, Meijer et al. 1988, Aparicio 1994, Korpimaki & Wiehn 1998), notowano je również u krogulca (*Accipiter nisus*) (Newton & Marquiss 1984) i rybołowa (*Pandion haliaeetus*) (Steeger & Ydenberg 1993). Wśród pozostałych grup ptaków odnotowano spadek wielkości zniesienia z upływem sezonu lęgowego u jerzyka (O'Connor 1979), bociana białego (Tortosa et al. 2003, Djerdali et al. 2008), włochatki (*Aegolius funereus*) (Hornfeldt & Eklund 1990) i kormorana rogatego (*Phalacrocorax auritus*) (McNeil & Leger 1987). W przypadku badań nad kormoranem niebieskookim (*Phalacrocorax atriceps*)

stwierdzono je tylko w jednym z dwóch sezonów (Shaw 1986). Niejednoznaczny trend obserwowano także u perkoza dwuczubego (Bukacińska et al. 1993).

Wśród *Laridae* istotny spadek wielkości zniesienia notowano u rybitwy krótkodziobej (*Gelochelidon nilotica*) (Eyler et al. 1999), rybitwy popielatej (Suddaby & Ratcliffe 1997), mewy żółtonogiej (Brown 1967, Bolton et al. 1993), mewy zachodniej (*Larus occidentalis*) (Sydeman et al. 1991), mewy srebrzystej (Brown 1967; Kilpi 1990), mewy trójpalczastej (Coulson & Thomas 1985), mewy czerwonodziobej (Wooler & Dunlop 1979), mewy delawarskiej (Ryder 1975) i mewy lodowej (Vermeer et al. 1988). Brak istotnych zmian w wielkości zniesienia obserwowano natomiast u mewy srebrzystej (Harris 1969), mewy karaibskiej (Schreiber et al. 1979) oraz rybitwy białoskrzydłej (*Chlidonias leucopterus*) (Paillisson et al. 2007). W przypadku jedynych badań tego parametru u mewy siwej obserwowano nieznaczny spadek wielkości zniesienia w sezonie wyraźniejszy dopiero w drugiej jego części (Arbouw 1985) a więc zjawisko analogiczne do zaobserwowanego w niniejszych badaniach.

#### **6.1.4.2. Wielkość jaj**

W trakcie czterech lat badań w dwóch nie stwierdzono istotnego trendu w rozmiarze jaj składanych na różnych etapach sezonu, w jednym następował spadek rozmiaru jaj i w jednym wzrost. W przeciwieństwie więc do wielkości zniesienia nie obserwowano tu jednoznacznego kierunku zależności. Analogiczne wyniki przyniosły dotychczasowe badania u szeregu grup ptaków.

U Passeriformes przeważają badania, gdzie nie stwierdzono występowania zmian wielkości jaj w trakcie sezonu lęgowego. Brak tej zależności notowano u szpaka (Smith et al. 1993, Christians et al. 2001), muchołówki białoszyjej (Cichoń 1997), muchołówki żałobnej (Jarvinen 1991; Potti 1993), kacyka krasnoskrzydłego (*Agelaius phoeniceus*) (Muma & Ankney 1987), kacyka żółtogłowego (Arnold 1992), nadobniczki drzewnej (De Steven 1978), bogatki (Dufva 1996, Nager et al. 1997, Encabo et al. 2001), modraszki (Nilsson & Svensson 1993), pleszki (*Phoenicurus phoenicurus*) (Jarvinen 1991) oraz wrony siwej (Yom-Tov 1974). Istotny spadek rozmiaru jaj stwierdzono natomiast w badaniach nad dymówką (Bańbura 1996, Zieliński & Bańbura 1998), muchołówką białoszyją (Mitrus & Rogala 2001) oraz bogatką (Horak et al. 1995). Dla części gatunków stwierdzono także wzrost rozmiaru składanych jaj w trakcie sezonu, występował on u wilgowrona żaglosternego

(Bancroft 1984) oraz bogatki (Lessells et al. 2002). Analizując ostatni z gatunków – bogatkę, widać że w zależności od badanej populacji i liczby lat badań stwierdzane były oba kierunki zmian rozmiaru jaj w sezonie, niemniej dominowała sytuacja gdy tej zależności nie stwierdzono.

Wśród Nonpasseriformes również przeważają badania gdzie brak było trendu w rozmiarze jaj w sezonie. Wynik taki przyniósł szereg badań nad blaszkodziobymi: łabędziem niemym (Birkhead et al. 1983), ogorzałką małą (*Aythya affinis*) (Dawson & Clark 1996), rożeńcem (Duncan 1978, Flint & Grand 1996), karolinką (Hepp et al. 1987), krzyżówką (Hill 1984), edredonem (Robertson 1995), cyranką modroskrzydłą (*Anas discors*) (Rohwer 1986), berniklą kanadyjską (Leblanc 1989) oraz śnieżycą dużą (Cooch et al. 1991). Należy jednak nadmienić, że część badań w tej grupie przyniosła dane o spadku wielkości jaj w trakcie sezonu lęgowego, notowano go bowiem u łabędzia niemego (Czapulak 2002), bernikli obroźnej (Flint & Sedinger 1992) oraz czernicy (Hill 1984). Przedstawiciele kolejnych grup, gdzie nie notowano zależności to: rybołów (Steeger & Ydenberg 1993), petrel śnieżny (Amundsen 1995), łyska amerykańska (Arnold 1991, Arnold 1994), mornel (*Charadrius morinellus*) (Byrkjedal & Kalas 1985), sieweczka morska (Amat et al. 2001), perkoz dwuczuby (Bukacińska et al. 1993), czajka (Galbraith 1988), pingwin żółtooki (*Megadyptes antipodes*) (Massaro et al. 2002) oraz jerzyk (O'Connor 1979).

Istotny spadek rozmiaru jaj stwierdzono natomiast u przedstawicieli alkowatych, obserwując go u nurzyka polarnego (Birkhead & Nettleship 1982, Gaston et al. 1983), maskonura (*Fratercula arctica*) (Harris 1980, Stempniewicz & Iliszko 2002) oraz alki (Lloyd 1979). W przypadku badań nad nurzykiem polarnym populację z wysokiej Arktyki cechował wyraźny spadek rozmiaru jaj w sezonie podczas gdy populacja z bardziej łagodnej strefy nie wykazywała kierunkowych tendencji (Hipfner et al. 2005). Spadek rozmiaru jaj w sezonie był notowany często podczas badań nad siewkowymi *Charadriiformes*, obserwowano go bowiem u siewki złotej (Byrkjedal & Kalas 1985), szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001), sieweczki morskiej (Gabor & Szekely 1993), czajki (Smykla 1991, Gronstol 1997) oraz u kulika długodziobego (*Numenius americanus*) (Redmond 1986).

Z pozostałych grup ptaków zjawisko to obserwowano u łyski (Brinkhof et al. 1993), burzyka północnego (De Brooke 1978), petrela warcabnika (Weidinger 1996), kormorana czubatego (Coulson 1969), kormorana królewskiego (Svagelj & Quintana 2011), włośchatki (Korpimaki 1989), kani czarnej (Vinuela 1997) czy pustułki

(Constantini et al. 2010). W przypadku pustułki amerykańskiej spadek rozmiaru jaj w sezonie notowany był tylko w roku złym pokarmowo, w dwóch pozostałych latach badań objętość jaj nie zmieniała się istotnie (Wiebe & Bortolotti 1995).

U *Laridae* przeważają badania, które przyniosły informację o spadku rozmiaru jaj w sezonie, obserwowano go bowiem u rybitwy maoryskiej (*Sterna striata*) (Mills & Shaw 1980), rybitwy rzecznej (*Sterna hirundo*) (Gonzales-Solis et al. 1999), rybitwy białoskrzydłej (Paillisson et al. 2007), skuły (Furness 1983), mewy żółtonogiej (Griffiths 1992), mewy czerwonodziobej (Mills 1979; Wooler & Dunlop 1979), mewy romańskiej (*Larus mihachelis*) (Perez et al. 2006), mewy czarnogrzbietej (*Onychoprion fuscatus*) (Feare 1976) oraz mewy delawarskiej (Ryder 1975).

Odmienne wyniki przyniosły badania nad mewa srebrzystą. Część populacji charakteryzowała się spadkiem rozmiaru jaj (Parsons 1972, Risch & Rohwer 2000), dla niektórych notowany był on tylko w jednym z trzech lat badań (Davis 1975), podczas gdy w innej brak było tego zjawiska (Brouwer et al. 1995). Zjawisko to nie jest też stałe przestrzennie u tego gatunku, gdyż podczas równoległych badań w trzech koloniach, w dwóch notowano spadek rozmiaru jaj, podczas gdy w trzeciej wzrost rozmiaru jaj do mediany terminu rozrodu a potem spadek (Becker & Erdelen 1986).

#### **6.1.5. Wewnątrz-gniazdowa zmienność wielkości jaj**

W świecie ptaków obserwujemy dużą różnorodność pod kątem rozmiaru kolejnych jaj w zniesieniu. Zmienności tej nadaje się adaptacyjne znaczenie uważając, że ma ona na celu m.in. nadać hierarchię rozmiaru piskląt co wraz z asynchronią klucia ułatwi redukcję lęgu w przypadku niewystarczających warunków pokarmowych. Dodatkowo zjawisko to pogłębione jest poprzez niższy poziom testosteronu, który wpływa na zdolność pisklęcia do rywalizacji z rodzeństwem (Sasvari et al. 1999). Z kolei u innych grup ptaków rozkład zmienności rozmiarów poszczególnych jaj ma za zadanie niwelować efekt asynchroni klucia, składanie coraz większych jaj w zniesieniu ma niejako „wyrównać” szanse piskląt.

W badanej populacji mewy siwej nie zaobserwowano istotnych różnic w rozmiarze jaj A i B, natomiast jajo C było jajem istotnie mniejszym od wcześniejszych. Analizując objętość kolejno składanych jaj, jajo A było największe w 47,86-55,98% lęgów w kolejnych sezonach, natomiast jajo B było największe w 39,67-49,57% zniesień. Istotnie mniejsze jajo C było największe zaledwie w 0,73-

5,15% lęgów. Obserwowany typ zmienności rozmiaru jaj w zniesieniu o typowym rozmiarze (ABC) można więc opisać schematem  $A=B>C$ .

Wśród ptaków z grupy wróblowych najczęstszym typem rozkładu rozmiaru jaj w lęgu jest wzrost objętości z każdym kolejnym jajem. Schemat ten stwierdzono w badaniach nad mniszką białorzytną (*Lonchura striata*) (Coleman & Whittall 1990), pełzaczem leśnym (Enemar 1997), mysikrólikiem (Haftorn 1986), strzyżkiem śpiewnym (Kendeigh et al. 1956, Styrsky et al. 2002), podróżniczką (*Iuscinia svecica*) (Lifjeld 2005), kosem (Magrath 1992), epoletnikiem krasnoskrzydłym (*Agelaius phoeniceus*) (Weatherhead 1985), nadobniczką drzewną (Zach 1982), zeberką (*Taeniopygia guttata*) (Rutstein et al. 2004, Rutkowska & Cichoń 2005), lasówką złotawą (*Dendroica petechia*) (Hebert & Sealy 1993) oraz wilgowronem mniejszym (*Quiscalus quiscula*) (Howe 1976). W przypadku muchołówki żałobnej przeważał wzrost rozmiaru jaj (Slagsvold & Lifjeld 1989, Potti 1993, Cichoń 1997) ale w innych badaniach u tego gatunku brak było istotnego trendu (Jarvinen & Ylimaunu 1986). Brak kierunkowej zależności obserwowany był ponadto u dymówki (Saino et al. 2004; Bańbura & Zieliński 1995), muchołówki białoszywej (Mitrus & Rogala 2001) oraz modraszki (Nilsson & Svensson 1993). W przypadku wrony siwej odnotowano również trend przeciwny - ze spadkiem rozmiaru kolejno składanych jaj (Rofstad & Sandvik 1985). Z kolei u wilgowrona żaglosternego w przypadku lęgów dwujajowych drugie jajo było istotnie mniejsze od pierwszego, natomiast w lęgach trzyjajowych obserwowano schemat analogiczny do tego stwierdzonego w trakcie tych badań nad mewą siwą –  $A=B>C$  (Bancroft 1984).

Wśród Nonpasseriformes spotykamy się z jeszcze większą różnorodnością rozkładów rozmiarów jaj w zniesieniach. Wydaje się, że najczęstszym schematem u gatunków składających większą liczbę jaj jest początkowy wzrost a potem spadek rozmiaru jaj, stwierdzono go bowiem u sieweczki mongolskiej (*Charadrius mongolus*) (Amat et al. 2001), kormorana czubatego (*Phalacrocorax aristotelis*) (Coulson 1969, Stokland & Amundsen 1988), łabędzia niemego (*Cygnus olor*) (Czapulak 2002), łyski amerykańskiej (Arnold 1991), ostrygojada brunatnego (Nol et al. 1984), edredona (*Somateria mollissima*) (Robertson & Cooke 1993), bernikli białolicyj (Williams et al. 1996), bernikli kanadyjskiej (Leblanc 1987), czajki szponiastej (Yogev et al. 1996) oraz kani czarnej (*Milvus migrans*) (Vinuela 1997).

Wzrost objętości kolejno składanych jaj stwierdzono z kolei u biegusa małego (*Calidris temminckii*) (Vaisanen et al. 1972), łyski (*Fulica atra*) (Horsfall 1984) i

błotniaka stawowego (*Circus aeruginosus*) (Simmons 1994). Tendencję przeciwną - spadek rozmiaru kolejnych jaj stwierdzono natomiast u bernikli obroźnej (Flint & Sedinger 1992), kormorana królewskiego (Svagelj & Quintana 2011) oraz u łyski amerykańskiej (Alisauskas & Ankney 1985).

Ewenementem okazały się pingwiny z rodzaju *Eudyptes*, gdzie drugie jajo jest aż o 15-40% większe od pierwszego a mimo to kluje się ono jako pierwsze (St. Clair 1998), np. pingwin szcztokoczuby (*Eudyptes sclateri*) (Massaro & Lloyd 2005) czy pingwin złotoczuby (*Eudyptes chrysolophus*) (Williams 1990). Niemniej u innych rodzajów pingwinów – *Spheniscus* i *Pygoscelis*, to drugie jajo jest istotnie mniejsze np. u pingwina magellańskiego (Rafferty et al. 2005) czy pingwina białookiego (*Pygoscelis adeliae*) (Astheimer 1985).

Notowano też gatunki, dla których nie wykazano istotnego trendu w rozmiarze kolejno składanych jaj np. u gatunków siewkowych - szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001), sieweczki skapopłetwej (Nole et al. 1997), sieweczki obroźnej (*Charadrius hiaticula*) (Vaisanen et al. 1972), biegusa zmiennego (Vaisanen et al. 1972) czy płatkonoga szydłodziobego (Vaisanen et al. 1972).

U perkozów typowym zjawiskiem jest mniejsza objętość pierwszego jaja od pozostałych np. perkoz grubodzioby (*Podilymbus podiceps*) (Forbes & Ankney 1988) i perkoz dwuczuby (Henriksen 1995). Zjawisko przeciwne - ostatnie jajo w lęgu mniejsze od wcześniejszych stwierdzono natomiast w badaniach u ostrygójada (Heg & Velde 2001), czapli purpurowej (*Ardea purpurea*) (Jover et al. 1993) i bernikli kanadyjskiej (Manning 1978).

Rybitwa białoskrzydła (*Chlidonias leucopterus*) wydaje się być ewenementem wśród *Laridae*, gdyż u tego gatunku stwierdzono brak różnic w rozmiarze poszczególnych jaj a nawet tendencję do wzrostu rozmiaru kolejnych jaj w zniesieniu (Bargieł & Bańbura 2003). U blisko spokrewnionej rybitwy czarnej (*Chlidonias niger*) także brak było istotnego trendu w rozmiarze jaj (Dunn 1979). Analogiczne, nieistotne różnice w objętości jaj notowano u rybitwy rzecznej ale obserwowano już u tego gatunku tendencję do spadku masy kolejnych jaj w lęgach ABC, podczas gdy w lęgach AB drugie jajo było istotnie lżejsze (Bollinger et al. 1990, Bollinger 1994). Schemat z drugim jajem istotnie mniejszym od pierwszego w lęgach dwujajowych stwierdzono także w badaniach nad skułą (Furness 1983), rybitwą maoryską (Mills & Shaw 1980), rybitwą wielkodziobą (*Hydroprogne caspia*) (Quinn & Morris 1986), mewą trójpalczastą (*Rissa tridactyla*) (Braun & Hunt 1983, Gill et al. 2002) oraz

mewą czerwodziobą (Wooler & Dunlop 1979, Meathrel 1991). Brak było jednak takich różnic u mewy karaibskiej (Schreiber et al. 1979) i mewy magellańskiej (Yorio et al. 1996). W przypadku lęgów trzyjajowych u mewy żółtonogiej stwierdzono spadek masy kolejnych jaj w zniesieniu (Nager et al. 2000, Blount et al. 2002), analogiczne zjawisko notowano u mewy srebrzystej (Risch & Rohwer 2000). U tego gatunku wykazano jednak różne schematy realizowane przez tę samą populację, w dwóch kolejnych sezonach rozmiar jaj spadał istotnie wraz z kolejnością składania ale w trzecim sezonie brak było różnic w objętości jaj A i B, oba były istotnie większe od C (Davis 1975). Schemat ten –  $A=B>C$  stwierdzany był podczas szeregu badań nad mewowcami m.in. u mewy lodowej (Reid 1987), mewy czerwodziobej (Wooler & Dunlop 1979), mewy karaibskiej (Ricklefs et al. 1978, Schreiber et al. 1979), mewy srebrzystej (Harris 1964, Parsons 1976, Coulson et al. 1982, Kilpi 1995, Kilpi et al. 1996), mewy zachodniej (Sydeman & Emslie 1992), mewy kalifornijskiej (Behle & Goates 1957, Vermeer 1969), mewy żółtonogiej (Harris 1964, Muck & Nager 2006), mewy siodłatej (Harris 1964), śmieszki (Lundberg & Vaisanen 1979, Muller et al. 2005), mewy delawarskiej (Vermeer 1969, Ryder 1975, Meathrel & Ryder 1987, Brown & Morris 1996), mewy czerwodziobej (Mills 1979, Wooler & Dunlop 1979), mewy południowej (Yorio & Borboroglu 2002), mewy siwej (Sankowski 1979) oraz rybitwy białoczelnej (*Sternula albifrons*) (Hong et al. 1998).

Jednak u mewy zachodniej brak było istotnych różnic pomiędzy trzema jajami w zniesieniu, niemniej populacja ta żyła w bardzo bogatym w pokarm środowisku (Pierotti & Bellrose 1986), podobne zjawisko obserwowano w jednej z populacji mewy srebrzystej (Meathrel et al. 1987). O powiązaniu relacji rozmiaru jaj w zniesieniu z pokarmem, świadczą badania u ptaków wróblowych, samice zeberki prowadzone na słabej diecie zamiast składać coraz większe kolejne jaja (typowy schemat grupy kontrolnej), składały jednak coraz mniejsze jaja (Rutstein et al. 2004).

Proporcje jaja C względem A wynosiły dla objętości jaj u mewy siwej od 0,92 do 0,95. Niestety brak jest danych odnośnie wcześniejszych badań nad tym gatunkiem. U innych gatunków mew wartości te były zwykle zbliżone osiągając 0,94 u mewy kalifornijskiej (Behle & Goates 1957) oraz 0,94-0,96 u mewy srebrzystej (Kilpi et al. 1996). W innej populacji ostatniego z gatunków parametr ten spadał do poziomu tylko 0,89 (Parsons 1972, Parsons 1976). Jeszcze niższy notowany był w badaniach nad mewą żółtonogą, osiągając wartość 0,87 (Bolton et al. 1992). O istotności tych relacji dla rozrodu, świadczą badania u mewy srebrzystej, gdzie



najwyższa produkcja młodych była stwierdzana w koloniach o małej różnicy w rozmiarze jaj w zniesieniu (Kilpi et al. 1996). Analogicznie wysokie były proporcje masy jaj C/A, w tych badaniach parametr ten wahał się w zakresie 0,92-0,94. W badaniach nad mewą karaibską wynosił on natomiast 0,91 (Ricklefs et al. 1978).

## **6.2. Wpływ wielkości i kondycji samicy na wielkość składanych jaj**

### **6.2.1. Wpływ wybranych wymiarów strukturalnych ciała**

Niniejsze badania przyniosły informację o wpływie rozmiaru samicy (zarówno długości głowy razem z dziobem jak i skoku) na szerokość składanych jaj, co pośrednio wpłynęło również na zależność tych cech z objętością jaja. Brak było natomiast istotnego wpływu parametrów samicy na długość składanych jaj.

Dotychczasowe badania przyniosły różnorodne wyniki. W przypadku *Passeriformes* brak istotnej zależności między rozmiarem samicy, ocenianym w oparciu o parametry skrzydła – jego długością a rozmiarem jaj stwierdzono u dymówki (Bańbura 1996), tyrana północnego (*Tyrannus tyrannus*) (Murphy 1986), nadobniczki drzewnej (De Steven 1978), muchołówki białoszywej (Mitrus & Rogala 2001) oraz modraszki (Nilsson & Svensson 1993). Istotna zależność obserwowana była z kolei u muchołówki żałobnej (Jarvinen 1991; Potti 1993) i pleszki (Jarvinen 1991). W przypadku bogatki istotna zależność stwierdzona została tylko dla szerokości ale nie dla długości i objętości jaj (Encabo et al. 2002).

Wśród Nonpasseriformes również obserwowano zróżnicowane wyniki. Brak było tej zależności u sieweczki obrożnej (Vaisanen et al. 1972), krwawodzioba (Vaisanen et al. 1972), biegusa małego (Vaisanen et al. 1972), płatkonoga szydłodziobego (Vaisanen et al. 1972), kulika mniejszego (Grant 1991), łabędzia niemego (Scott & Birkhead 1983). W przypadku czajki wyniki są niejednoznaczne, część badań nie potwierdziła zależności (Galbraith 1988), podczas gdy była ona stwierdzona w innych badaniach (Smykla 1991). Istotną zależność obserwowano również u sieweczki skąpopłetwej (Nol et al. 1997), alczyka (*Alce alle*) (Stempniewicz 1980) oraz biegusa zmiennego (Vaisanen et al. 1972).

W przypadku oceny wpływu rozmiaru samicy na podstawie długości jej skoku również brak jest jednoznacznych wyników. U *Passeriformes* brak takiej zależności stwierdzono u podrózniczka (Lifjeld et al. 2005), tyrana północnego (Murphy 1986), bogatki (Horak et al. 1995), szpaka (Smith et al. 1993), strzyżyka śpiewnego (Styrsky et al. 2002) i nadobniczki drzewnej (Wiggins 1990). Była ona istotna za to u

muchołówki białoszyjej (Mitrus & Rogala 2001), muchołówki żałobnej (Potti 1993, Potti & Merino 1994) i bogatki (Dufva 1996). W grupie Nonpasseriformes obserwowano ją w badaniach nad berniklą białolicą (Larsson & Forslund 1992) oraz w jednym z dwóch sezonów badań u petrela warcabnika (Weidinger 1996). Nie stwierdzono jej natomiast u kulika mniejszego (Grant 1991) i czajki (Galbraith 1988).

W przypadku mewy żółtonogiej rozmiar ciała (indeks z kilku pomiarów strukturalnych) nie wpływał na wielkość zniesienia ale miał przełożenie na rozmiar składanych jaj w łęgach trzyjajowych (Bolton et al. 1993).

Przy ocenie wpływu rozmiaru samicy na jej parametry reprodukcji należy również pamiętać o istotnej zależności tego parametru dla terminu rozrodu. Większe samice składały się bowiem wcześniej w przypadku badań u tyrana północnego (Murphy 1986), krwawodzioba (Summers & Underhill 1991) i petrela śnieżnego (Barbraud & Chastel 1999).

### **6.2.2. Masa ciała i kondycja samicy**

W trakcie tych badań potwierdzono zależność pomiędzy masą ciała samicy a parametrami składanych jaj. Dotychczasowe badania wskazują, że wśród ptaków spotykamy się z dużą zmiennością względem tej zależności. Wśród Passeriformes wielkość składanych jaj korelowała z masą samicy u muchołówki białoszyjej (Cichoń 1997, Mitrus & Rogala 2001), muchołówki żałobnej (Jarvinen & Vaisanen 1983; Jarvinen & Vaisanen 1984, Jarvinen 1991; Potti 1993), bogatki (Jarvinen & Pryl 1989, Horak et al. 1995, Dufva 1996), kosa (Pikula 1976), śpiewaka (Pikula 1976) i nadobniczki drzewnej (De Steven 1978, Wiggins 1990). Brak było jednak istotnej zależności podczas badań u strzyżyka śpiewnego (Styrsky et al. 2002), kwiczoła (Otto 1979), modraszki (Nilsson & Svensson 1993) oraz tyrana północnego (Murphy 1986).

Podobnie w badaniach wśród Nonpasseriformes stwierdzono różne tendencje. Istotną dodatnią zależność stwierdzono u rożeńca (*Anas acuta*) (Duncan 1987), czajki (Galbraith 1988), czajki szponiastej (Yogev et al. 1996), karolinki (Hepp et al. 1987), borowiaka kanadyjskiego (*Falci pennis canadensis*) (Naylor & Bendell 1989), ostrygojada brunatnego (Nol et al. 1984), sieweczki skąpopłetwej (Nol et al. 1997), kury domowej (Parker 2002), oceannika żółtopłetwego (Quillfeldt et al. 2006), bernikli białoliczej (Larsson & Forslund 1992), sieweczki obroźnej (Vaisanen et al. 1972), krwawodzioba (Vaisanen et al. 1972), biegusa zmiennego (Vaisanen et al. 1972). W

przypadku badań nad kulikiem długodziobym istotna korelacja obserwowana była nie we wszystkich latach badań (Redmond 1986). Z kolei w trakcie badań nad włochatką (*Agelaius funereus*) istotną zależność obserwowano jedynie w latach szczytu liczebności norników (Hakkarainen & Korpimäki 1993). Istnieją również badania, które nie potwierdziły obecności tej zależności np. u brodzca plamistego (*Actitis macularis*) (Lank et al. 1985), biegusa małego (Vaisanen et al. 1972), płatkonoga sztyldziobego (Vaisanen et al. 1972) czy ostrygojada (Jager et al. 2000).

Masa ciała może się również przekładać na pozostałe aspekty rozrodu. Większość badań nie potwierdziła jednak prostej zależności pomiędzy tym parametrem samicy a wielkością zniesienia np. u szpaka (Christians et al. 2001), karolinki (Hepp et al. 1987), bogatki (Meszaros et al. 2006) czy kury domowej (Parker 2002). Niemniej obserwowano istotną zależność masy samicy edredona na kluciu z wielkością jej zniesienia (Erikstad et al. 1993).

W przypadku terminu rozrodu brak było wpływu masy samicy na ten parametr rozrodu u szpaka (Christians et al. 2001) czy karolinki (Hepp et al. 1987). To jednak cięższe samice składały się wcześniej u oceannika żółtopłetwego (Quillfeldt et al. 2006), kulika długodziobego (w 2 z 3 lat) (Redmond 1986) oraz u śnieżycy dużej (Cooch et al. 1991).

Znany wiele metod oceny kondycji u ptaków. W ramach analiz wpływu tego parametru samicy na składowe rozrodu analizowano jej liczne warianty. W przypadku burzyka cienkodziobego oceniano kondycję jako parametr masa/długość dzioba + długość skoku, nie stwierdzając jednak jego wpływu na rozmiar składanych jaj (Meathrel et al. 1993). W przypadku mew jako miarę kondycji część autorów stosowała parametr: masa ciała / (długość głowy + długość grzebienia mostka). W oparciu o niego w trakcie badań nad mewą srebrzystą nie stwierdzono jednak istotnej zależności między kondycją a rozmiarem jaj, stwierdzono za to wpływ kondycji samicy na ich zawartość (Meathrel et al. 1987). W badaniach nad mewą delawarską okazało się, że, samice w gorszej kondycji składają mniejsze zniesienia i lżejsze jaja chociaż może nie być różnicy w ich objętości (Meathrel & Ryder 1987). W przypadku petrela błękitnego (*Halobaena caerulea*) w oparciu o indeks masy ciała i rozmiaru dzioba potwierdzono, że im lepsza kondycja samicy tym szybszy termin rozrodu (Chastel et al. 1995). Kolejnym wyznacznikiem kondycji jest iloraz masy ciała oraz długości skrzydła. W przypadku czajki (Galbraith 1988) i sieweczki skąpopłetwej (Nole et al. 1997) stwierdzono, że wraz z jego wzrostem samice składają coraz

większe jaja. Z kolei u puszczyka uralskiego (*Strix uralensis*) parametr masa/długość ramienia przekładał się na wielkość zniesienia (Pietäinen & Kolunen 1993). Najczęściej wykorzystywanym parametrem kondycji jest jednak iloraz masy ciała i długości skoku samicy. Parametr ten istotnie przekładał się na rozmiar jaj u muchołówki żałobnej (Slagsvold & Lifjeld 1989, Potti 1993), muchołówki białoszywej (w 1 z 2 sezonów)(Cichoń 1997), podróżniczka (Lifjeld et al. 2005), bogatki (Horak et al. 1995; Dufva 1996), szpaka (Smith et al. 1993), strzyżyka śpiewnego (Styrsky et al. 2002), nadobniczki drzewnej (Wiggins 1990), bernikli kanadyjskiej (Leblanc 1989) oraz czajki (Smykła 1991). Parametr ten istotnie korelował również z wielkością zniesienia u podróżniczka (Lifjeld et al. 2005) oraz terminem rozrodu u petreła warcabnika (Weidinger 1996).

### **6.3. Wpływ warunków środowiskowych na taktyki rozrodcze ptaków**

#### **6.3.1. Wpływ warunków atmosferycznych**

W dotychczas prowadzonych badaniach stwierdzono, że decyzje ptaków są pod wpływem panujących w danym sezonie warunków pogodowych. Nie zawsze jednak jest to prosta zależność. Intuicyjnie największego wpływu warunków atmosferycznych powinniśmy się spodziewać na termin rozrodu. Potwierdzają to badania u różnych grup ptaków. Wpływ ten można śledzić w różnej skali czasowej, analizując średnią temperaturę z wieloleci, z kilku miesięcy poprzedzających rozród czy też kilku dni przed samym składaniem jaj. Przykładem pierwszej metody jest tłumaczenie zaobserwowanego w ciągu ostatnich lat w Czechach przyspieszenia terminu rozrodu u gąsiorka (*Lanius collurio*) o 3-4 dni, tendencją do wzrostu temperatury maja w skali wieloleci (Husek & Adamik 2008). Nowe badania pokazują, że przyspieszenie rozrodu nie jest jednak wprostproporcjonalne do zaistniałych zmian, gdyż u nurzyka polarnego, pomimo iż w trakcie 20 lat nastąpiło ocieplenie klimatu, które spowodowało przyspieszenie pęknięcia lodu o 17 dni, w tym czasie termin składania przyspieszył u tego gatunku tylko o 5 dni (Gaston et al. 2009). Wzrost temperatury w skali 20 lat wpłynął też na rozmiar składanych jaj przez muchołówkę żałobną – rozmiar jaj korelował ze średnią temperaturą maja na poziomie  $r=0,56$  (Jarvinen 1994). Przykładem analiz w skali kilku miesięcy jest badanie wpływu ostrości zimy na decyzje reprodukcyjne ptaków, w przypadku łabędzi niemych stwierdzono, że wraz ze wzrostem średniej temperatury zimy dochodzi do wcześniejszego rozrodu oraz składania większej liczby jaj w zniesieniu

(Birkhead et al. 1983), aczkolwiek w przypadku krzyżówki nie stwierdzono istotnych korelacji temperatury (średnia z okresu styczeń-kwiecień) z terminem rozrodu a tylko pewną tendencją do szybszego składania w sezonach z wyższą średnią temperaturą lutego (Hill 1984). Analogiczne analizy dla czernicy (*Aythya fuligula*) również nie dały istotnych wyników, stwierdzono za to tendencję do wcześniejszych lęgów w latach z wyższą średnią temperaturą kwietnia (Hill 1984). W latach o wcześniejszej i cieplejszej wiosnie zaobserwowano wcześniejszy rozród szeregu gatunków ptaków, m.in. u nurzyka podbiałego (Hedgren 1980), muchołówki żałobnej (Jarvinen & Vaisanen 1984; Slagsvold & Lifjeld 1989) oraz szpaka (Svensson 2004). U muchołówki żałobnej w latach o wczesnej i ciepłej wiosnie stwierdzano także większe zniesienia oraz składanie większych jaj (Jarvinen & Vaisanen 1984). Z kolei u bogatki brak było wpływu średniej temperatury z trzech miesięcy przed lęgiem na parametry składanych jaj (Encabo et al. 2001).

Kolejne badania uszczegółwiają wpływ temperatury do krótszych okresów. U sieweczki skąpopłetwej data składania okazała się ujemnie skorelowana ze średnią temperaturą pierwszego tygodnia czerwca (Nole et al. 1997). U jerzyka newralgiczny okres to 1-20 maj (O'Connor 1979), natomiast u bogatki data składania koreluje z temperaturą w okresie 1 marzec-20 kwiecień (Perrins 1991). Niemniej były również badania, które nie znalazły zależności między temperaturą a datą składania np. u kormorana niebieskookiego (Shaw 1986). Obok temperatury, drugim istotnym czynnikiem pogodowym jest liczba dni z opadem. U krogulca (*Accipiter nisus*) bowiem data lęgu korelowała istotnie ze średnią temperaturą kwietnia ale również z liczbą deszczowych dni w tym miesiącu (Newton & Marquiss 1984). Analogicznie badania u siewki złotej (*Pluvialis apricaria*) pokazały, że średni termin składania jaj był negatywnie skorelowany ze średnią temperaturą marca oraz kwietnia a także z poziomem opadów w marcu (Pearce-Higgins 2005). Z kolei u kwokacza (*Tringa nebularia*) na termin składania największy wpływ miała temperatura ziemi w kwietniu i maju, negatywnie na składanie wpływała też liczba deszczowych dni w kwietniu (Thompson et al. 1986). U gatunku tego ciepłe wiosny przekładały się także na rozmiar składanych jaj. Analogiczne zjawisko notowano także u edredona (Robertson 1995).

W przypadku mewowców część badań nie potwierdziła prostej zależności pomiędzy temperaturą a terminem rozrodu np. u mewy karaibskiej (Montevecchi et al. 1979). Niemniej u mewy srebrzystej termin rozrodu korelował z terminem pęknięcia

lodu na wodach zatoki Morza Bałtyckiego (Kilpi 1990). Czynniki atmosferyczne pośrednio przez wpływ na dostępność pokarmu może zatrzymać wręcz reprodukcję czego przykładem jest populacja mew szarych (*Larus modestus*), która w latach oscylacji El Nino nie przystępuje w ogóle do lęgów (Guerra et al. 1988). U mewy delawarskiej zimna wiosna wpływa na kondycję samic i przez to na wielkość zniesienia oraz masę jaj (Meathrel & Ryder 1987). U rybitwy rzecznej stwierdzono, że długotrwałe deszcze w okresie poprzedzającym składanie jaj obniżały skuteczność polowania i w konsekwencji powodowały składanie mniejszej liczby jaj o rozmiarze mniejszym niż średnia w populacji (Becker et al. 1985).

Temperatura w okresie bezpośrednio poprzedzającym składanie jaj może mieć wpływ na ich wielkość. Zjawisko to stwierdzane było głównie w grupie wróblowych. W badaniach nad pełzaczem leśnym rozmiar jaj był pod wpływem średniej temperatury między dniem przed pojawieniem się pierwszego jaja a dniem przed złożeniem ostatniego (Enemar 1997). Z kolei u mysikrólika (*Regulus regulus*) obserwowano, istotny, pozytywny wpływ temperatury na rozmiar jaj, największy 3-5 dni przed składaniem (Haftorn 1986). Analogicznie dla bogatki rozmiar jaj korelował ze średnią temperaturą 6 dni przed złożeniem pierwszego jaja (Jarvinen & Pyl 1989), związek rozmiaru jaj z temperaturą potwierdzają również kolejne badania nad tym gatunkiem (Lessells et al. 2002). W przypadku dymówki ciężar jaja korelował z temperaturą w okresie 2-5 dni przed jego złożeniem (Saino et al. 2004). Zjawisko to stwierdzono także u mazurek (*Passer montanus*), gdzie temperatura odpowiadała za 1,6-8,7% zmienności w rozmiarze jaj (Barkowska et al. 2003). Warunki atmosferyczne mogą również wpływać na rozkład rozmiaru jaj w zniesieniu co pokazały badania u dymówki, w sezonie chłodniejszym i mokrym brak było zależności między rozmiarem jaj a ich kolejnością. W drugim sezonie z wyższą temperaturą i niższą wilgotnością stwierdzono, że ostatnie jajo jest największe, nie stwierdzono zależności między temperaturą przed złożeniem jaja a jego rozmiarem, w przypadku złych warunków w trakcie składania samice raczej zrobią przerwę na 1-4 dni niż złożą małe jajo (Bańbura & Zieliński 1995). U kosa również obserwowano pozytywny wpływ temperatury na masę składanych jaj, najbardziej widoczny efekt notowano dla ostatniego jaja w zniesieniu. Samice składały istotnie lżejsze zniesienia, gdy okres przed składaniem jaj był chłodny, nie stwierdzono wpływu opadów w okresie 10 dni przed składaniem na wielkość zniesienia czy wielkość jaj (Magrath 1992).

Wpływ warunków pogodowych na reprodukcję nie ogranicza się oczywiście tylko do etapu składania jaj, lecz ma również przełożenie na tempo wzrostu i śmiertelność piskląt. W przypadku rybitwy rzecznej śmiertelność piskląt korelowała ujemnie z minimalną temperaturą, deszczem oraz prędkością wiatru (Becker & Specht 1991). Z kolei u wydryka antarktycznego (*Stercorarius maccormicki*) stwierdzono, że tempo wzrostu piskląt maleje ze spadkiem temperatury i wzrostem prędkości wiatru (Ritz et al. 2005). Analogicznie w przypadku alczyka tempo wzrostu malało wraz ze wzrostem wilgotności, siły wiatru oraz spadkiem widoczności (Konarzewski & Taylor 1989). Spektakularnym przykładem wpływu pogody na sukces lęgowy jest oceannik żółtopłetwy, który gnieździ się w wygrzebanych norach lub szczelinach skalnych wybrzeży Antarktydy. Opady śniegu wraz z temperaturą ujemną potrafią ograniczyć sukces lęgowy tego gatunku do zera, gdy pisklęta w wyniku opadów śniegu i spadku temperatury zostały uwięzione pod zmrożonym śniegiem a rodzice nie byli w stanie się do nich dostać (Busser et al. 2004).

### **6.3.2. Dostępność pokarmu – eksperyment z dokarmianiem ptaków przed rozpoczęciem składania jaj**

Do chwili obecnej przeprowadzono szereg badań dotyczących wpływu pokarmu na parametry rozrodu danych gatunków. Zdecydowana większość z nich była przeprowadzona wśród ptaków wróblowych *Passeriformes*. Zazwyczaj eksperymenty te polegały na dostarczeniu w obrębie terytorium zróżnicowanego pokarmu, który zapewniał wszystkie istotne składniki pokarmowe. Tylko nieliczne z tych badań (na sikorach) polegały na porównaniu wpływu danego rodzaju pokarmu na decyzje reprodukcyjne co wiązało się ze stosowaniem zróżnicowanych diet. Dodatkowo w grupie tej przeprowadzono szereg badań laboratoryjnych nad zeberkami, gdzie ograniczano dostępność pokarmu. W przypadku grupy Nonpasseriformes najczęściej eksperymenty prowadzone były wśród ptaków szponiastych i sów oraz łysek. W grupie tej przeważają eksperymenty z podawaniem dodatkowego pokarmu białkowego. Tu również tylko kilku badaczy podjęło próbę hierarchizacji składników pokarmu pod kątem ich roli w reprodukcji danego gatunku. W grupie tej nie przeprowadzono jak dotąd oceny wpływu wapnia na parametry rozrodu.

Do chwili obecnej mewy były obiektem ośmiu eksperymentów z dokarmianiem. Wszystkie zostały jednak przeprowadzone wśród dużych gatunków związanych z wybrzeżami morskimi.

W przypadku samych eksperymentów przeważały prace koncentrujące się na ocenie limitującej roli pokarmu na termin przystępowania do rozrodu. Autorzy tylko części z nich porównywali także różnice w nakładach na reprodukcję grup dokarmianych na poziomie wielkości zniesienia i rozmiaru samych jaj.

Zestawienie dotychczas przeprowadzonych badań z dokarmianiem u ptaków zostały przedstawione na końcu rozprawy (appendix 1).

### **6.3.2.1. Termin składania jaj**

W pierwszym roku prowadzenia badań nie stwierdzono różnic w terminie przystępowania do rozrodu poszczególnych grup dokarmianych oraz kontroli. Różnicę tę stwierdzono w roku 2007, gdy grupa ptaków dokarmianych wapniem w sposób bardzo wyraźny wyprzedziła pozostałe grupy. Przyspieszenie rozrodu jest częstą reakcją na przeprowadzenie eksperymentu z dokarmianiem, zwłaszcza wśród ptaków z grupy wróblowych (Kallander 1974; Yom-Tov 1974, Ewald & Rohwer 1982, Davies & Lundberg 1985, Hochachka & Boag 1987, Arcese & Smith 1988, Clamens & Isenmann 1989, Arnold 1992, Kallander & Karlsson 1993, Nilsson & Svensson 1993, Meijer & Langer 1995, Soler & Soler 1996, Nager et al. 1997, Ramsay & Houston 1997, Schoech et al. 2004) a także sów (Korpimaki 1989, Hornfeldt & Eklund 1990). Jednak część eksperymentów zwłaszcza wśród gatunków składających jaja ze zgromadzonych zapasów nie potwierdza takiej zależności (Horsfall 1984, Simmons 1993, Arnold 1994, Korpimaki & Wiehn 1998). Najlepiej obrazuje to przykład badań nad pustułą (Meijer et al. 1988). Ogólnie dokarmiane samice składały się 10 dni wcześniej od samic z grupy kontrolnej. Jednak analiza tego zjawiska na przestrzeni kilku sezonów połączona z analizą naturalnej dostępności pokarmu (zagęszczenie gryzoni) pokazała, że efekt przyspieszenia eksperymentalnych par nie jest stały. Wahał się on aż od 21 dni w latach najgorszych pokarmowo, by w szczycie liczebności gryzoni być w ogóle niezauważalnym. Wśród samych mew wyniki wpływu dokarmiania na termin rozrodu również nie są jednoznaczne. W badaniach nad mewą trójpalczastą ptaki dokarmiane rybami przyspieszały rozród (Gill 2002), podczas gdy u mewy żółtonogiej bez względu na rodzaj stosowanej diety (białkowej bądź tłuszczowej) nie stwierdzono tego zjawiska (Hiom et al. 1991, Bolton et al. 1992, Verboven et al. 2003). Nie stwierdzono również zmian w terminie rozrodu w wyniku dokarmiania u mewy lodowej (Reid 1987) jak również u mewy romańskiej (Perez et al. 2006). Niestety nie ma danych dla



eksperymentów z dokarmianiem mew wapniem. Eksperymenty z dokarmianiem wapniem prowadzone na ptakach wróblowych nie prowadziły jednak do przyspieszenia rozrodu (Graveland & Drent 1997, Ramsay & Houston 1999).

Bardzo wyraźne przyspieszenie terminu składania świadczy o limitującym wpływie wapnia na rozród mewy siwej w 2007 roku. Pomimo różnorodnej diety mewy mogą odczuwać brak tego składnika, tak przecież ważnego dla reprodukcji. Działanie takie stwierdzono wcześniej u przedstawicieli *Laridae*, np. u rybitwy czarnej (Beintema et al. 1997). Dowodem celowego pobierania wapnia w okresie składania jaj są obserwacje blisko spokrewnionych z mewami rybitw - samice rybitw rzecznych i czubatych (*Sterna sandvicensis*), wyszukiwały i połykały fragmenty muszli małży w tym okresie (Brenninkmeijer et al. 1997, Nisbet 1997). Znanym zjawiskiem jest również połykanie fragmentów kości i zębów lemingów przez gnieźdzące się na dalekiej północy gatunki siewek (MacLean 1974) oraz kości z odchodów drapieżnych ssaków przez dzięcioły (Repasky et al. 1991). Wśród wróblowych obserwowano celowe połykanie muszli ślimaków przed składaniem jaj (Graveland & Berends 1997), jak również celowe pobieranie związków bogatych w wapń jak np. popiół czy cement (Ficken 1989). Istotny wpływ wapnia na termin rozrodu został stwierdzony tylko w drugim sezonie prowadzenia eksperymentu, co wydaje się wynikać ze zmian w dostępności tego pierwiastka dla mew. Być może był to efekt zmian dostępność skorup małży, które wydają się być jednym z głównych źródeł wapnia dla samic mewy siwej.

### **6.3.2.2. Wielkość zniesienia**

W kolejnych dwóch sezonach prowadzenia eksperymentu nie stwierdzono istotnych różnic w liczbie składanych jaj przez grupy dokarmiane i kontrolną. Wyniki dotychczasowych eksperymentów są niejednoznaczne i pokazują, iż ptaki bardzo różnią się pod względem reakcji na dokarmianie. W przypadku *Passeriformes* dla niektórych gatunków stwierdzono wzrost wielkości zniesienia (Arcese & Smith 1988, Nilsson 1991, Soler & Soler 1996, Ramsay & Houston 1998, Williams & Christians 2003, Rutstein et al. 2004), podczas gdy w innych badaniach u tej grupy nie stwierdzono tej zależności (Yom-Tov 1974, Ewald & Rohwer 1982, Davies & Lundberg 1985, Hochachka & Boag 1987, Clamens & Isenmann 1989, Arnold 1992, Kallander & Karlsson 1993, Nilsson & Svensson 1993, Meijer & Langer 1995). Dla grup ptaków, które składają jaja w oparciu o zmagazynowane zasoby wyniki

eksperymentów również były dwojakie, nie stwierdzono wzrostu liczby jaj w zniesieniu w eksperymentach z dokarmianiem u łyski (Hill 1988, Arnold 1994) i orla afrykańskiego (*Hieraaetus wahlbergi*) (Simmons 1993) ale odnotowano większe zniesienia przy dokarmianiu u krzyżówki (Eldrige & Krapu 1988, Pehrsson 1991), błotniaka afrykańskiego (*Circus ranivorus*) (Simmons 1994), pustułki (Aparicio 1994, Korpimaki & Wiehn 1998), włośchatki (Korpimaki 1989) i przepiórki japońskiej (Grindstaff et al. 2005). Podobnie różnorodne wyniki stwierdzono przy eksperymentach wśród mew, dokarmiane rybami mewy trójpalczaste nie zwiększały liczby jaj w zniesieniu (Gill et al. 2002), podobnie jak mewy romańskie (Perez et al. 2006). Analogiczny eksperyment przeprowadzony u mewy żółtonogiej w roku słabym pokarmowo prowadził jednak do zwiększenia wielkości zniesienia, podczas gdy w dobrym pokarmowo roku ptaki nie reagowały zwiększeniem liczby jaj (Hiom et al. 1991). U mew stwierdzono także zmiany wielkości zniesienia wraz z naturalną fluktuacją ilości pokarmu w danym sezonie (Sydeman et al. 1991) ale nie stwierdzono tego w badaniach nad skułą (Ratcliffe et al. 1998). W populacji mew srebrzystych po ograniczeniu bazy pokarmowej (zamknięcie wysypisk) obserwowano bardzo wyraźny spadek wielkości zniesień (Kilpi & Ost 1998).

Przeprowadzono nieliczne eksperymenty z dokarmianiem ptaków różnymi rodzajami pokarmu. Bogatki dokarmiane pokarmem bogatym zarówno w białko i energię jak i tylko bogatym energetycznie zwiększały w podobny sposób wielkość zniesienia (Nager et al. 1997), podczas gdy modraszki bez względu na rodzaj stosowanej diety – tłuszczowej bądź białkowej nie inwestowały w ten parametr rozrodu (Ramsay & Houston 1997). W przypadku mewy żółtonogiej ptaki dokarmiane tłuszczem nie zwiększały liczby jaj, natomiast grupa eksperymentalna dokarmiana rybami zwiększyła wielkość zniesienia (Bolton et al. 1992). Niestety brak jest wyników eksperymentów z dokarmianiem wapniem wśród gatunków z grupy Nonpasseriformes. Nieliczne badania z dokarmianiem wapniem wśród ptaków wróblowych nie prowadziły do wzrostu wielkości zniesienia - bogatka (Graveland & Drent 1997, Ramsay & Houston 1998), strzyżyk śpiewny (Johnson & Barclay 1996). W obu sezonach prowadzenia tych badań wielkość zniesienia u grup kontrolnych, zbliżona była do maksymalnych stwierdzonych dla badanej populacji mew siwych z wielolecia (Bukaciński & Bukacińska 2003). Były więc to lata o dobrych warunkach pogodowych i pokarmowych. Można założyć, iż w trakcie trwania badań mewy były nie limitowane pokarmem, stąd też brak efektu dokarmiania na badaną zmienną.

Były to więc wyniki analogiczne do tych uzyskanych w badaniach nad mewą żółtonogą (Hiom et al. 1991). By to zweryfikować należałoby przeprowadzić analogiczny eksperyment w roku gorszym pokarmowo dla mew.

### **6.3.2.3. Wielkość jaj**

Kolejne dwa sezony charakteryzowały się zblizoną średnią wielkością jaj w lęgach trzyjajowych. W pierwszym sezonie przeprowadzania eksperymentu nie stwierdzono różnic w wielkości jaj składanych przez grupy eksperymentalne, pojawiły się one jednak w drugim sezonie. Dotychczasowe eksperymenty z dokarmianiem pokazały, iż zasobność w pokarm przed składaniem jaj może przełożyć się na ich rozmiar ale nie wszystkie grupy ptaków reagują w ten sposób. W przypadku ptaków wróblowych dla części gatunków stwierdzono wzrost rozmiaru składanych jaj jako efekt eksperymentu z dokarmianiem (Kallander & Karlsson 1993, Williams & Christians 2003, Rutstein et al. 2004), podczas gdy dla innych gatunków tej zależności nie opisano (Hochachka & Boag 1987, Carlson 1989; Arnold 1992, Nilsson & Svensson 1993, Meijer & Langer 1995, Ramsay & Houston 1998, Ramsay & Houston 1999). Analogicznie niejednoznaczne wyniki przyniosły eksperymenty wśród ptaków z grupy Nonpasseriformes. Dla części stwierdzono pozytywny efekt dokarmiania na rozmiar jaj (Eldrige & Krapu 1988, Hill 1988, Pehrsson 1991, Grindstaff et al. 2005), gdy u innych nie było tej reakcji (Arnold 1984, Horsfall 1984, Simmons 1993, Arnold 1994, Simmons 1994, Aparicio 1999). W przypadku badań nad włośchatką stwierdzono fluktuacje rozmiarów składanych jaj w poszczególnych sezonach, które związane były z fluktuacją liczby norników, głównych ofiar tych sów (Hakkarainen & Korpimäki 1994). Podobnie skuły w lata dobre pokarmowo składały większe jaja (Ratcliffe et al. 1998).

U mew wyniki eksperymentów z dokarmianiem również są niejednoznaczne. W badaniach nad mewą trójpalczastą nie stwierdzono wpływu dokarmiania na wielkość składanych jaj (Gill et al. 2002). W przypadku mew żółtonogich ptaki dokarmiane białkiem zwiększały rozmiar jaj, podczas gdy te dokarmiane tłuszczem nie reagowały w ten sposób (Bolton et al. 1992). W innych badaniach pozytywny efekt dokarmiania rybami na wielkość jaj składanych przez samice mewy żółtonogiej stwierdzono tylko w roku słabym pokarmowo (Hiom et al. 1991). Dokarmianie jajami nie prowadziło do istotnego wzrostu rozmiaru jaj u tego gatunku (Verboven et al.

2003). Dokarmianie pokarmem białkowym prowadziło jednak do zwiększenia o 8% rozmiaru jaj u mewy romańskiej (Perez et al. 2006).

W przypadku eksperymentów z dokarmianiem ptaków różnymi rodzajami pokarmu u zeberek stwierdzono, że białko wpływa dodatnio na wielkość składanych jaj podczas, gdy dieta bogata w lipidy nie wpływa na ich rozmiar (Williams 1996). Analogiczny wynik dały eksperymenty przeprowadzane wśród modraszek (Ramsay & Houston 1997). U bogatki jednak obie grupy eksperymentalne dokarmiane zarówno dietą wysokoenergetyczną jak i dietą bogatą zarówno w energię jak i białko, nie reagowały zwiększeniem rozmiaru składanych jaj (Nager et al. 1997). Dokarmianie wapniem nie prowadziło do zmian rozmiaru jaj u strzyżyka śpiewnego (Johnson & Barclay 1996).

W pierwszym sezonie badań nie stwierdzono w badanej populacji mew siwych istotnych statystycznie różnic między grupami dokarmianymi a grupą kontrolną. W roku 2007 znaleziono jednak taką różnicę. Wbrew oczekiwaniom jednak żadna z grup dokarmianych nie złożyła jaj większych niż grupa kontrolna. Grupy ptaków dokarmianych pokarmem tłuszczowym oraz wapniowym składały jaja mniejsze niż grupa kontrolna i ptaki dokarmiane dietą białkową. W dotychczasowych badaniach tylko w przypadku mew trójpalczastych stwierdzono składanie mniejszych jaj przez grupę dokarmianą ale tylko w przypadku porównywania lęgów jednojajowych (Gill et al. 2002). Dzięki indywidualnemu znakowaniu wiadomo, że w badanej populacji mew występuje wysokie przywiązanie osobników do gniazdowania na tych samych wyspach, często w tych samych terytoriach (Bukaciński D. inf. niepub). Wiedząc o niewielkim poziomie śmiertelności ptaków dorosłych można założyć, że w kolejnych latach poszczególne wyspy były miejscem lęgów tej samej grupy ptaków. Porównując średnią wielkość jaj w zniesieniach trzyjajowych między sezonami 2005-2007 na wyspach, gdzie stwierdzono w roku 2007 mniejsze rozmiary jaj, można stwierdzić jak zmieniały się taktyki reprodukcyjne tych grup ptaków w latach o różnej dostępności pokarmu. Okazuje się, że ptaki te składały jaja o zbliżonym rozmiarze bez względu na brak lub rodzaj stosowanej diety (wyspy „Ostrogi” test K-W  $H=1,86$ , NS; wyspa „Wróble” test K-W  $H=0,89$ , NS). W efekcie bliższe prawdzie wydaje się stwierdzenie, że dokarmianie nie prowadziło do istotnych zmian w rozmiarze składanych jaj.

Typowym zjawiskiem wśród mew jest różnica w rozmiarze jaj składanych w jednym zniesieniu, gdzie ostatnie jajo w lęgach trzyjajowych jest najmniejsze

(przeгляд w Reid 1987). U mewy siwej równieж obserwujemy to zjawisko (Bukaciński & Bukacińska 2003). Poprzednie badania wśród mew wskazują, iż czym lepsze warunki pokarmowe przed składaniem tym mniejsza różnica w rozmiarze jaj w zniesieniu (Coulson et al. 1982, Sydeman & Emslie 1992, Kilpi 1995). Stąd przekonanie, że zmienność jaj w zniesieniu może być dobrą miarą oceny zasobności w pokarm (Kilpi et al. 1996). Potwierdzają to częściowo badania nad mewą zachodnią, gdzie populacja żyjąca w środowisku o bardzo dużej dostępności pokarmu charakteryzowała się brakiem różnic w rozmiarze jaj w zniesieniu (Pierotti & Bellrose 1986). W przypadku eksperymentu z dokarmianiem powinniśmy więc spodziewać się wyrównania rozmiarów jaj w zniesieniu. W pierwszym sezonie badań nie stwierdzono jednak istotnych różnic między grupami dokarmianymi a kontrolą. W drugim sezonie grupy dokarmiane rybami i wapniem składały jaja o proporcjach zbliżonych do kontroli, natomiast grupa dokarmiana pokarmem tłuszczowym składała lęgi o relatywnie małym jaju C a więc przeciwnie do oczekiwań. Wynik ten jest zaskakujący zważywszy, iż sezon 2007 charakteryzował się mniejszą różnicą rozmiarów jaj w zniesieniu u grupy kontrolnej niż sezon 2006 a więc powinien być lepszy pokarmowo. Przeprowadzone wcześniej eksperymenty wśród mew przyniosły różnorodne wyniki. W przypadku rozpoczęcia dokarmiania dopiero po złożeniu jaja A, dochodziło do złożenia dużego jaja C i małej zmienności w porównaniu z grupą kontrolą (Reid 1987). Dokarmianie przed składaniem jaj u mewy żółtonogiej nie prowadziło jednak do zmian w ich proporcji w zniesieniu (Hario 1997). Z kolei analogicznie jak przy rozmiarze jaj, dla populacji mewy żółtonogiej żyjącej w dobrych warunkach nie stwierdzono istotnych zmian w proporcji jaj po dokarmianiu, natomiast populacja żyjąca w gorszych warunkach obok ogólnego zwiększenia rozmiarów jaj, najwięcej inwestowała w zwiększenie jaja C (Hiom et al. 1991).

Nie bez znaczenia wydają się być fakt, że grupa dokarmiana tłuszczem - o największej różnicy w rozmiarze jaj A i C, równocześnie składała najmniejsze jaja z wszystkich grup (w obu sezonach). Mało prawdopodobne jest by był to efekt dokarmiania danej grupy ptaków pokarmem tłuszczowym (w sezonie 2006 brak było takiego wpływu). Wydaje się, iż przyczyn tych parametrów lęgów należałoby się dopatrywać w cechach tej grupy ptaków. Z wcześniejszych badań wśród mewowców wiemy, iż ptaki młodociane składają jaja o mniejszych rozmiarach niż ptaki starsze (Mills 1979, Coulson et al. 1982, Nisbet et al. 1984, Gonzales-Solis et al. 2004). Niemniej typowym zjawiskiem dla ptaków młodych jest też późniejszy termin

przystępowania do rozrodu (Haymes & Blokpoel 1980, Pugsek 1983, Pyle et al. 1991), podczas gdy badana grupa ptaków nie różniła się pod tym względem od grupy kontrolnej. Być może była to więc grupa złożona z ptaków o podeszłym wieku. Wśród *Laridae* stwierdzono bowiem, iż powyżej pewnego wieku dochodzi do spadku nakładów na reprodukcję mierzonych parametrami jaj (Nisbet et al. 1984, Gonzales-Solis et al. 2004). Brak jest jednak dowodów na potwierdzenie tej teorii. Pomimo dość dobrze zbadanej biologii rozrodu mew nadal spotykamy się z aspektami ich taktyk rozrodczych, których nie potrafimy w łatwy sposób wytłumaczyć. Wciąż potrzebne jest również przeprowadzanie eksperymentów z dokarmianiem wśród ptaków, zwłaszcza dla grup, gdzie składanie jaj opiera się o wykorzystanie zapasów. W ramach tych eksperymentów warto stosować zróżnicowane diety, kładąc nacisk na sprawdzanie wpływu dostępności wapnia na decyzje reprodukcyjne u ptaków.

#### **6.4. Wpływ wielkości i masy jaj na rozmiar i masę klujących się piskląt**

Ze względu na bardzo wysoką korelację świeżej masy jaja z jego objętością oraz dość powszechne stosowanie jej jako kryterium rozmiaru jaja potraktowano oba parametry równorzędnie. Uproszczenie to pozwoli zebrać razem wyniki badań w danej grupie ptaków bez konieczności dzielenia go na poszczególne czynniki.

Intuicyjnie należy się spodziewać przełożenia rozmiaru jaja na parametry wyklutego z niego pisklęcia. Zjawisko to zostało opisane już niemal wiek temu u drobiu (Halbersleben & Mussehl 1922). Niemniej siła tej zależności nie musi być istotna dla wszystkich parametrów pisklęcia. Niniejsze badania pokazują, że tylko masa pisklęcia jest zawsze istotnie powiązana z rozmiarem jaja. W przypadku długości skrzydła i skoku nie zawsze potwierdzamy taką zależność.

Zjawisko to było obserwowane również w wielu wcześniejszych badaniach. Powszechnie u wszystkich grup notowano istotną zależność masy pisklęcia i rozmiaru jaja. W grupie blaszkodziobych notowano ją w badaniach nad śnieżycą dużą (Ankney 1980), berniklą kanadyjską (Thomas & Brown 1988), turkanem (Anderson & Aliskauskas 2002), ogorzałką małą (Dawson & Clark 1996), rożeńcem (Duncan 1987) oraz krzyżówką (Batt & Prince 1979; Eldridge & Krapu 1988; Rhymer 1988). Szereg badań nad tym zagadnieniem było również prowadzonych wśród gatunków siewkowych, gdzie obserwowano to zjawisko u sieweczki morskiej (Amat et al. 2001), czajki (Galbraith 1988; Blomqvist et al. 1997), mornela (Byrkjedal & Kalas 1985), szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001), kulika mniejszego (Grant

1991), ostrygojada (Heg & Velde 2001), ostrygojada brunatnego (Nol et al. 1984) oraz krwawodzioba (Thompson & Hale 1991). W przypadku gatunków wróblowych stwierdzono je w badaniach nad muchołówką żałobną (Potti & Merino 1994), starzykiem brynatnogłowym (Nolan & Thompson 1978), wroną siwą (Rofstad & Sanvik 1985), nadobniczką drzewną (De Steven 1978), kosiem (Magrath 1992), bogatką (Schifferli 1973), szpakiem (Smith et al. 1993) oraz wilgowronem mniejszym (Howe 1976). Z pozostałych grup ptaków notowano je u gatunków takich jak petrel śnieżny (Amundsen 1995), pingwin magellański (Rafferty et al. 2005), nurzyk polarny (Birkhead & Nettleship 1982; Gaston et al. 1983), czapla purpurowa (Jover et al. 1993), kormoran czubaty (Stokland & Amundsen 1988), pustułka amerykańska (Wiebe & Bortolotti 1995), łyska amerykańska (Aliskauskas 1986; Hill 1988), albatros wędrowny (Croxall et al. 1992), jerzyk (O'Connor 1979), kania czarna (Vinuela 1997), pustułka (Aparicio 1999), łyska (Horsfall 1984), kormoran królewski (Svagelj & Quintana 2011). O sile analizowanej zależności świadczą również wyniki analiz głównych składowych, gdzie objętość jaja tłumaczyła od 20% zmienności w masie ciała pisklęcia u pingwina maskowego (Belluire et al. 1999), przez 27,6% u petrela śnieżnego (Amundsen et al. 1996) do 35% u pingwina magellańskiego (Rafferty et al. 2005). W przypadku masy jaja wpływ ten był jeszcze większy tłumacząc 67% zmienności w masie pisklęcia u łyski amerykańskiej (Hill 1988), do nawet 90% u łyski (Horsfall 1984).

Wyniki badań nad mewami nie odstępują od wyżej wymienionych. W przypadku analiz u skuły objętość jaj korelowała z masą pisklęcia w kolejnych sezonach na poziomie  $r=0,78$  i  $r=0,82$  (Furness 1983). Jeszcze wyższą siłę tej zależności ( $r=0,91$ ) notowano w badaniach nad mewą srebrzystą (Parsons 1970). Jedyne dane dotyczące siły tej zależności na poziomie kolejno składanych jaj pochodzą z badań nad śmieszką, gdzie stwierdzono siłę korelacji  $r=0,72$ ,  $r=0,76$  oraz  $r=0,80$  dla jaj A, B i C (Lundberg & Vaisanen 1979). Istotną zależność masy jaja z ciężarem pisklęcia notowano także u rybitwy rzecznej (Bollinger 1994), mewy żółtonogiej (Bolton 1991; Nager et al. 2000), mewy srebrzystej (Kilpi et al. 1996) oraz mewy czarnogrzbiętej (Feare 1976).

O ile więc wpływ rozmiaru jaja na masę pisklęcia nie budzi wątpliwości o tyle jego wpływ na wymiary strukturalne piskląt nie jest oczywisty. Dotychczasowe badania przyniosły nam sprzeczne wyniki. Proporcjonalny rozmiar pisklęcia względem rozmiaru jaja notowany był m.in. u nurzyka polarnego (Birkhead &

Nettleship 1982). W przypadku sieweczki morskiej większe jaja również nie dawały strukturalnie większych piskląt (Amat et al. 2001). Autorzy tłumaczyli to zjawisko jako efekt ukierunkowania zasobów w samą masę pisklęcia (korelowała ona z objętością jaja na poziomie aż  $r=0,93$ ), to masa bowiem zapewnia zapas energii, który pozwala przetrwać newralgiczne pierwsze dni życia, gdy jest duża wrażliwość na warunki atmosferyczne. Niemniej w badaniach u inny przedstawicieli siewkowych stwierdzono wpływ rozmiaru jaja na długość skoku u mornela (Byrkjedal & Kalas 1985) oraz długość dzioba u szablodzioba (Dittmann & Hotker 2001) i kulika mniejszego (Grant 1991). Oba parametry korelowały istotnie z rozmiarem jaja także u krwawodzioba (Thompson & Hale 1991). Według autorów ma to zapewnić pisklątom, które są typowymi zagniazdownikami większą mobilność oraz ułatwić żerwanie. Proste przełożenie rozmiaru jaja na długość skoku notowane było jednak również u ptaków wróblowych, które jako gniazdowniki właściwe klują się ślepe i nagie, pozostając w gnieździe dłuższy czas w pełni zależne od opieki rodziców. Zjawisko to obserwowano u muchołówki żałobnej (Potti & Moreno 1994), kosa (Magrath 1992) oraz wrony siwej (Rofstad & Sandvik 1997). Wpływ rozmiaru jaja na długość skoku pisklęcia stwierdzono również w innych grupach ptaków notując go u śnieżycy dużej (Ankney 1980) i pustułki (Aparicio 1999). Istotną zależność masy jaja i długości skrzydła obserwowano z kolei u jerzyka (O'Connor 1979), wrony siwej (Rofstad & Sandvik 1987) i łyski amerykańskiej (Hill 1988). U ostatniego gatunku część badań nie znalazła jednak wpływu rozmiaru jaja na długość skoku i dzioba (Hill 1988), podczas gdy inny autor uznał pisklęta z większych jaj jako bardziej rozwinięte fizycznie i prawdopodobnie lepiej przygotowane do podążania za rodzicami i błagania o jedzenie (Aliskauskas 1986). W przypadku turkana z większych jaj kluły się pisklęta z relatywnie większymi i funkcjonalnie bardziej rozwiniętymi mięśniami piersiowymi oraz mięśniami nóg a także z większymi zapasami energii, co dawało im większą sprawność i zapewniało lepszą termoregulację (Anderson & Aliskauskas 2002).

Wśród mewowców rozmiar jaja również ma proste przełożenie na wymiary strukturalne pisklęcia co stwierdzono m.in. u rybitwy rzecznej (Bollinger 1994), mewy czarnogrzbiętej (Feare 1976) oraz mewy żółtonogiej (Bolton 1991; Nager et al. 2000). U mewy srebrzystej stwierdzono jednak brak różnic w długości skoku piskląt na kluciu oraz w ich kondycji mierzonej masa/długość skoku pomimo różnic w masie jaj w zniesieniu.



## **6.5. Wpływ czasu przystępowania do rozrodu i jakości rodziców na sukces klucia się, wzrost i przeżywalność piskląt**

Prowadząc badania nad biologią rozrodu poszczególnych gatunków ptaków badacze zauważyli duże zróżnicowanie w parametrach rozrodu takich jak sukces klucia, tempo wzrostu i przeżywalność piskląt do wylotu. Parametry te cechowało zazwyczaj pogorszenie w trakcie trwania sezonu lęgowego. Dodatkowo, dzięki wieloletnim badaniom okazało się, że termin rozrodu może mieć przełożenie na dalsze losy piskląt, ich szansę przeżycia pierwszej zimy (Heezik et al. 1993), szanse na rekrutację do populacji (Spear & Nur 1994) czy też wiek przystępowania do rozrodu (Prevot-Julliard 2001). Doprowadziło to do szczegółowych badań ukierunkowanych na opis tego zjawiska, a w dalszym etapie na próbę jego wytłumaczenia. Początkowo przyczyn upatrywano w efekcie samej daty rozrodu opisując jej wpływ na spadek sukcesu lęgowego czy tempa wzrostu piskląt (np. Perrins et al. 1973; Dyrz 1974; Birkhead & Nettleship 1981; Cooch et al. 1991). Termin klucia był chociażby najistotniejszym czynnikiem wpływającym na szansę pisklęcia do przeżycia okresu pisklęcego, pierwszego roku życia, jak i do powrotu na lęgowiska by się rozmnażać u mewy zachodniej (Spear & Nur 1994). Stopniowo zaczęto jednak zwracać uwagę na potencjalne różnice w jakości ptaków przystępujących do rozrodu na różnych etapach sezonów. Było to efektem obserwacji sugerujących lepszą jakość ptaków lęgających się na początku sezonu. Stwierdzono bowiem, że sukces lęgowy ptaków powtarzających po stracie pierwszego zniesienia był wyższy niż par, które przystępowały do pierwszych lęgów w tym samym okresie np. u alki (Lloyd 1979). Z kolei u mewy czerwonodziobej rozmiar i liczba jaj składanych przez pary wczesne po stracie w lęgach powtarzanych były większe niż w równoległe rozpoczynanych pierwszych lęgach par późnych (Mills 1979). Różnicę tę potwierdzały również opisy odmiennego zachowania par „wczesnych” i „późnych”. W jednym z sezonów badań nad mewą żółtonogą, który cechował się niedostatkiem pokarmu obserwowano niskie parametry rozrodu: małą liczbę składanych jaj, wolny wzrost piskląt i ich wysoką śmiertelność. Obserwowano również zjadanie własnych jaj przez ptaki dorosłe. Znamienne, że zjawisko to zachodziło znacznie częściej u par późnych (Hario 1990). Pośrednio o różnicach w jakości świadczy również to, że samice kaczek (czernicy, rożeńca i płaskonosy), które przystępowały do lęgów wcześniej w sezonie miały też wyższą przeżywalność do następnego sezonu lęgowego (Blums et al. 2005). Ostatecznie różnice te potwierdziły dane o zdrowotności u pingwina

maskowego – dorosłe przystępujące późno do rozrodu okazały się być gorszego zdrowia, miały więcej limfocytów i heterofilii we krwi oraz niższą odpowiedź układu immunologicznego na test PHA (celem testu jest sztuczne wywołanie reakcji układu odpornościowego za pomocą specyficznego alergenu – fitohemaglutyniny), stwierdzono też pogorszenie ich zdrowia w trakcie sezonu (Moreno 1998).

Podjęto szereg badań by ostatecznie określić wpływ obu czynników na parametry rozrodu ptaków. Ogromna większość z nich opierała się jednak na „biernej” obserwacji zmian analizowanych parametrów w trakcie sezonu lęgowego. Zazwyczaj koncentrowano się na zmianach sukcesu lęgowego, tylko część prac porównywała także sukces klucia i tempo wzrostu piskląt. Tak zebrane dane pozwalają nam określić występowanie lub brak danego zjawiska np. spadku sukcesu lęgowego w sezonie, nie pozwalają nam jednak oceniać jego przyczyn. By móc to uczynić musimy sięgnąć do badań eksperymentalnych, które pozwolą nam zróżnicować potencjalną jakość ptaków gnieźdzących się w danym okresie sezonu. Jest kilka metod, które stosowano by uzyskać ten efekt. Część wiązała się z porównywaniem parametrów rozrodu par po stracie pierwszego zniesienia z późnymi parami, które opiekowały się potomstwem w tym samym okresie. Mankamentem tego rozwiązania jest jednak brak sprawdzenia jak poradziłyby sobie „późne=gorszej jakości” pary mając możliwość opieki nad potomstwem na początku sezonu lęgowego. Dodatkowo trzeba było brać pod uwagę wpływ samej daty straty pierwszego lęgu – czy był to okres inkubacji czy już opieki nad pisklętami (Hansson et al. 2000). By ten wpływ zminimalizować część badaczy kontrolowała ten parametr zmuszając pary eksperymentalne do lęgów powtarzanych w konkretnym etapie sezonu. Eksperymenty tego typu przeprowadzano głównie u ptaków wróblowych np. sikor (Svensson 1997; Verhulst & Tinbergen 1991) oraz u nurzyka polarnego (Hipfner 1997). Drugą stosowaną metodą było wydłużenie inkubacji części par poprzez przetrzymywanie jaj w chłodniach. Tu również nie ma możliwości śledzenia efektu „przyspieszenia” par późnych. Dodatkowo istotnie ograniczony jest efekt zróżnicowania terminu klucia (tylko o kilka dnia) ze względu na potencjalny wpływ samej manipulacji na wykluwalność jaj. W efekcie metoda ta stosowana była dość rzadko np. w badaniach nad rybitwą rzeczną (Arnold et al. 2004), nurniczkciem ciemnym (*Ptyhotampchus aleuticus*) (Morbey & Ydenberg 2000) oraz muchołówką białoszyją (Wiggins et al. 1994). Ostatnią metodę stanowi, zastosowane również w tych badaniach wykorzystanie eksperymentu cross-fostering a więc zamiany jaj

między gniazdami różnych par badanego gatunku. Pozwala nam to różnicować w dowolny sposób czas wychowywania piskląt poszczególnych par poprzez opóźnienie lub przyspieszenie klucia się piskląt w ich gniazdach. Zaleta ta wpływa na coraz szersze zastosowanie tej metody i wykorzystanie jej w dotychczasowych badaniach nad łąską (Brinkhof et al. 1993), rybitwą rzeczną (Arnold et al. 2004), modraszką (Norris 1993), bogatką (Verboven & Verhulst 1996), nadobniczką drzewną (Wardrop & Ydenberg 2003) oraz mewą srebrzystą (Brouwer et al. 1995).

Wyniki pierwszych eksperymentów wskazywały na efekt samej daty np. u sikor (Norris 1993; Verboven & Verhulst 1996; Svensson 1997) oraz u nurzyka polarnego, gdzie 29,3% zmienności w masie ciała piskląt na wylocie było tłumaczone efektem daty klucia (Birhead & Nettleship 1982). Znamienne, że w przypadku badań nad łąską początkowo spadek sukcesu lęgowego tłumaczono samą datą (Brinkhof et al. 1993) i pogorszeniem się bazy pokarmowej w trakcie sezonu, co potwierdzono eksperymentem z dokarmianiem (Brinkhof & Cave 1997). Ten sam jednak autor rozpatrując przeżywalność piskląt do następnego sezonu, zaczął u badanego gatunku wskazywać na coraz większą rolę jakości rodziców, głównie wynikającej z wieku samca (starsze samce mają większe i lepsze terytoria), gdyż to ten czynnik wpływał w decydujący sposób na przeżywalność zimy (Brinkhof 1997). Wyniki pozostałych eksperymentów również przyniosły niejednoznaczne wyniki.

### **6.5.1. Sukces klucia się piskląt**

Sukces klucia się jest zmienną, dla której dysponujemy najmniejszą liczbą danych. Dotychczasowe badania wskazują, że jest on dość stały i tylko w niewielkim stopniu zależny od analizowanych czynników. Sukces klucia nie zmieniał się bowiem wraz z datą składania u kormorana królewskiego (Shagely & Quintana 2011) oraz pasówki śpiewnej (Hochachka 1990). Spadek sukcesu klucia w sezonie stwierdzono natomiast u czapli złotawej (Ranglack et al. 1991), nurniczka ciemnego (Morbey & Ydenberg 1997), nurzyka podbiełego (Wanless & Harris 1988) oraz nurzyka polarnego (De Forest & Gaston 1996). W przypadku badań eksperymentalnych u łąski nie stwierdzono różnic w tym parametrze pomiędzy grupami eksperymentalnymi a grupami kontrolnymi (Brinkhof et al. 1993) co koresponduje z wynikami niniejszych badań nad śmieszką. W przypadku jednak trzciniaaka pary eksperymentalne (powtarzające lęgi) produkowały średnio 0,24 pisklęcia mniej niż pierwsze zniesienia

w tym samym okresie, co wynikało głównie z niższej wykluwalności jaj w tej grupie (Hansson et al. 2000).

### 6.5.2. Tempo wzrostu piskląt

Posiadamy dość liczne dane opisujące zmiany tempa wzrostu piskląt w trakcie sezonu lęgowego. Zazwyczaj obserwowano spadek tego parametru w trakcie upływu sezonu, notowano go m.in. w badaniach nad nurzykiem polarnym (Birkhead & Nettleship 1982, Gaston et al. 1993; Hipfner 1997), nurniczkiem ciemnym (Morbey & Ydenberg 1997), nurniczkiem malutkim (Sealy 1981), wydrzykiem antarktycznym (Ritz et al. 2005), rybitwą rzeczną (Arnold et al. 2004), śnieżycą dużą (Cooch et al. 1991; Lepage et al. 1998), oraz łyską (Brinkhof & Cave 1997). Należy jednak zaznaczyć, że parametr ten charakteryzuje się dużą sezonową zmiennością. Dobitnie obrazuje to przykład badań nad bogatką, gdzie w trakcie sześciu lat badań mierzono średnią masę piskląt w gnieździe w zależności od daty składania. Okazało się, że zależność ta była w trakcie 3 lat dodatnia, w 2 ujemna a w trakcie jednego z sezonów brak było istotnej zależności (Cichoń & Linden 1995). Analogicznie brak stałych tendencji obrazują wyniki badań nad tempem wzrostu u nurzyka polarnego, które różniło się zarówno między sezonami jak i również pomiędzy koloniami w trakcie jednego sezonu (Gaston et al. 1983). W związku z powyższym istnieje szereg badań, które nie wykazały obecności istotnej zależności między terminem składania a tempem wzrostu piskląt, brak było jej m.in. u rybitwy krótkodziobej (Erwin et al. 1999), rybitwy rzecznej (Bollinger et al. 1990) i mewy zachodniej (Hunt & Hunt 1975). Ewentualnym pod tym względem są pingwiny, u pingwina królewskiego bowiem to pisklęta wczesnych par rosną wolniej przez okres pierwszych 80 dni. Pomimo jednak szybszego wzrostu piskląt z lęgów późnych nie mają one dość czasu by wyrosnąć w pełni do rozmiaru dorosłych ptaków i otluszczyć się przed zimą. W efekcie to pisklęta wczesne mają najwyższą przeżywalność zimy (Heezik et al. 1993). Odwrotnie sytuacja wygląda u pingwina maskowego, gdzie pisklęta z wczesnych lęgów klują się wyraźnie mniejsze (data tłumaczy 44% zmienności w masie na kluciu), ich tempo wzrostu jest jednak wyraźnie szybsze, w efekcie już w wieku 15 dni nie było istotnych różnic w rozmiarze piskląt (Belluere et al. 1999).

Wyniki uzyskane w ramach dotychczasowych badań eksperymentalnych również nie są jednoznaczne. W przypadku bowiem nurzyka polarnego, gdzie tempo wzrostu piskląt istotnie spadało w trakcie sezonu ( $r = -0,28$ ) wykazano, że to jakość

rodziców ma decydujące znaczenie, gdyż pisklęta par zmuszonych do lęgów powtarzanych miały istotnie wyższe tempo wzrostu niż grupa kontrolna (Hipfner 1997). Analogiczny był wynik badań prowadzonych u nurniczka ciemnego, gdzie eksperymentalnie opóźniono klucie części par o 5 dni, tu również tempo wzrostu piskląt u opóźnionych par było wyższe niż u grupy kontrolnej (Morbey & Ydenberg 2000). Odmienny wynik przyniósł jednak eksperyment u pingwina maskowego, gdzie brak było różnic w tempie wzrostu piskląt u grup o potencjalnej różnicy w jakości. Wpływ samej daty na tempo wzrostu piskląt u tego gatunku autorzy tłumaczyli tym, że gatunek ten przechodzi pierzenie zaraz po lęgach i stąd nie wkłada maksimum wysiłku w opiekę nad późnymi pisklętami (Moreno 1998).

Wyniki niniejszych badań skłaniają nas do uznania istotnego wpływu obu czynników na spadek tempa wzrostu piskląt u śmieszki, z przewagą jednak czynnika samej daty rozrodu. Nie oznacza to jednak, że brak jest efektu jakości rodzica. Prawdopodobnie oba te czynniki miały wpływ na to, iż niemal w każdym zestawieniu to pisklęta kontroli wczesnej charakteryzowały się najwyższym parametrem przyrostu długości skrzydła i skoku oraz przyboru masy. O efekcie jakości rodziców świadczą również istotne różnice w badanych zmiennych między kontrolą wczesną oraz grupą W-P, rodzice gorszej jakości pomimo zapewnienia tych samych warunków wychowu piskląt nie byli w stanie dorównać w opiece grupie kontrolnej. Z drugiej jednak strony brak było istotnych różnic w parze kontrola późna i P-W, czyli bez względu na ewentualne różnice w jakości ptaków obserwowaliśmy równie niskie parametry wzrostu piskląt w drugiej części sezonu. Ważnym wynikiem przeprowadzonego eksperymentu jest ukazanie istotności prowadzenia tego typu badań w okresie minimum dwóch sezonów. Oba lata badań przyniosły bowiem dość odmienny obraz analizowanych zależności. W przypadku bowiem sezonu 2007 notowano istotne różnice w tempie wzrostu piskląt na obu jego etapach, podczas gdy w sezonie 2008 istotne, liczne różnice na etapie wczesnego wzrostu uległy zupełnemu zatarciu i nie stwierdzono ich pomiędzy grupami na etapie wzrostu prostoliniowego. Dotychczasowe, publikowane dane nie uwzględniają rozbicia okresu wzrostu piskląt na te dwa etapy, nie pozwalając porównać obserwowanej zależności z danymi literaturowymi.

### 6.5.3. Sukces lęgowy

Ogromna większość dotychczasowych badań wskazuje na istotny spadek sukcesu lęgowego w trakcie trwania sezonu. Obserwowano go m.in. u głuptaka galapagoskiego (Clifford & Anderson 2001), ogorzałki małej (Dawson & Clark 1996), rybitwy rzecznej (Morris et al. 1991; Gonzales-Solis et al. 1999), pingwina królewskiego (Heezik et al. 1994) czy nurzyka podbiełałego (Hedgren 1980; Wanless & Harris 1988; Reed et al. 2009). Dla części gatunków zależność ta była wielce istotna przyjmując wartości korelacji rzędu  $r = -0,97$  w badaniach nad nurzykiem polarnym (Birkhead & Nettleship 1981). U gatunku tego potwierdzono, że ptaki lęgące się wcześniej są bardziej produktywne, pisklęta z ich gniazd wylatują bowiem w starszym wieku co przekłada się na szanse ich przeżycia. Należy jednak zaznaczyć, że dla części gatunków brak było tej zależności, nie stwierdzono bowiem spadku sukcesu lęgowego wraz z upływem sezonu lęgowego u burzyka północnego (De Brooke 1978), pingwina białookiego (Davis & McCaffrey 1986), rybitwy rzecznej (Bollinger et al. 1990), morzyka sędziwego (Gaston 1997), mewy zachodniej (Hunt & Hunt 1975) oraz mewy srebrzystej (Kilpi 1989).

W przypadku badań eksperymentalnych wyniki również nie są jednoznaczne. W badaniach nad rybitwą rzeczną oba czynniki okazały się istotne. Naturalnie wczesne pary miały wyższy sukces lęgowy niż naturalnie późne pary (zgodnie z hipotezą daty). Opóźnione wczesne pary radziły sobie jednak lepiej niż późne pary w tym samym okresie – hipoteza jakości rodziców (Arnold et al. 2004). Analogiczny wynik przyniósł eksperyment przeprowadzony u mewy srebrzystej (Brouwer et al. 1995). Znamienne są wyniki badań nad nurzykiem polarnym. Podczas pierwszych nie stwierdzono różnic w sukcesie par późnych i wczesnych, kiedy te ostatnie powtarzały lęgi co skłoniło autorów do stwierdzenia, że to samo środowisko odpowiada za spadek parametrów rozrodu w trakcie sezonu (Birkhead & Nettleship 1982). Z kolei kolejne badania nad tym gatunkiem, innych autorów wykazały już istotne różnice w sukcesie lęgowym par kontrolnych i eksperymentalnych, co wskazuje jednak na obecność różnic w jakości ptaków przystępujących do lęgów na różnych etapach sezonu (De Forest & Gaston 1996; Hipfner 1999). Różnice te potwierdziły także badania eksperymentalne nad blisko spokrewnionym nurzykiem podbiełałym, tu również powtarzające pary wczesne radziły sobie lepiej od par późnych, co tłumaczono głównie różnicami w częstotliwości karmień piskląt (Hatchwell 1991). Podobny efekt dla sukcesu

łęgowego zanotowano również w badaniach eksperymentalnych nad łąską (Brinkhof et al. 1993). Dla tego gatunku eksperyment z dokarmianiem piskląt w okresie od klucia do 10 dnia życia powodował wzrost ich przeżywalności, bez względu na termin klucia, co sugeruje pogorszenie warunków pokarmowych w trakcie sezonu (Brinkhof & Cave 1997). Kilkukrotnie eksperyment poprzez zmuszenie części par do łągów powtarzanych lub wymianę łągów był też przeprowadzany u ptaków wróblowych. Wyniki w tej grupie ptaków pozostają jednak również nierozstrzygnięte. W przypadku modraszki wskazywały bowiem na efekt samej daty (Norris 1993; Svensson 1997). Wyniki eksperymentów u bogatki (Verhulst & Tinbergen 1991), nadobniczki drzewnej (Wardrop & Ydenberg 2003) czy muchołówki białoszyjej (Wiggins et al. 1994) wskazują jednak, że są różnice w jakości ptaków w trakcie sezonu i mają one realne przełożenie na ich efekty rozrodu. W świetle tym znamieną jest konkluzja eksperymentu u bogatki, gdzie autorzy sugerują, że spadek sukcesu wylotu jest wynikiem różnic w jakości rodziców, podczas gdy za słabszą przeżywalność późnych piskląt do następnego sezonu odpowiada sama hipoteza daty (Verhulst et al. 1995).

Analizowano również wpływ terminu klucia na dalsze etapy życia piskląt. Część badań wskazuje, że czynnik ten ma długofalowe konsekwencje i przekłada się na szanse rekrutacji czy termin rozrodu. W przypadku kaczek – czernicy i głowienki stwierdzono, że wcześniejsze łągi dają więcej młodych, które rekrutują się do populacji (Blums et al. 1997). Podobnie u nadobniczki drzewnej, młode z późnych łągów mają mniejszą szansę powrotu na łągowiska (De Steven 1978). Niektóre jednak z badań wskazują, że nie ma takich zależności. U sieweczki morskiej nie stwierdzono bowiem wpływu daty klucia na szansę rekrutacji do populacji (Amat et al. 2001). Analogicznie brak było takiej zależności u morzyka sędziwego (Gaston 1997).

Cenny materiał odnośnie dalszych losów piskląt w zależności od daty ich klucia stanowią dla nas dane o obrączkowanych pisklętach. Tu również jednak brak jednoznacznych wyników. W przypadku maskonura bowiem tylko w 1 na 7 sezonów stwierdzono istotną różnicę w dacie klucia między pisklętami, które powróciły na łągowiska oraz tymi, które nie przeżyły do powrotu (Harris & Rothery 1985). W przypadku nurzyka podbiałego istotną różnicę stwierdzono w 2 z 6 sezonów (Harris 1992). Z kolei u kormorana czubatego pisklęta z wczesnych łągów miały aż 10-krotnie większą szansę na powrót niż te klujące się 2 miesiące później (Harris et al. 1994). Większą przeżywalność piskląt z wczesnych łągów stwierdzono także w badaniach nad krogulcem (Newton & Marquiss 1984). Badania nad śnieżycą również

wskazują na istotną rolę terminu klucia w dalszych etapach życia. Stwierdzono bowiem, że pisklęta z wczesnych lęgów miały wyższe prawdopodobieństwo powrotu na lęgowiska niż pisklęta ze środka i końca sezonu (analogiczny trend ale nieistotny statystycznie był z danych otrzymanych od myśliwych). Tłumaczono to tym, że pisklęta z wczesnych lęgów są cięższe i większe od pozostałych, gdy są łapane przed odlotem na zimowiska (Cooke et al. 1984). Podobną konkluzję przyniosły badania nad burzykiem popielatym, gdzie wraz z datą wylotu pisklęcia malało prawdopodobieństwo przeżycia pierwszego roku (Perrins 1966). Autor ten zauważył, że im później w sezonie obrączkowano pisklę tym było ono lżejsze a masa pisklęcia przekładała się na szansę jego przeżycia przez pierwszy rok (Perrins et al. 1973). Spadek masy piskląt na wylocie w trakcie sezonu jest powszechnym zjawiskiem również u alkowatych, gdzie notowano go m.in. u maskonura (Stempniewicz & Iliszko 2002), maskonura złotoczubego (Morrison 2009) i nurniczka malutkiego (Sealy 1981). W przypadku badań nad mewami u śmieszki pisklęta, które zostały ponownie stwierdzone kłuły się 4 dni wcześniej niż te, których nigdy nie stwierdzono po opuszczeniu kolonii (Viksne & Janaus 1993). Z kolei dla mewy srebrzystej stwierdzono, że pisklęta z wczesnych lęgów mają wyższą szansę przeżycia pierwszej zimy (Nisbet & Drury 1972). Cześć autorów nie stwierdziło jednak takich różnic np. w badaniach nad alką (Lloyd 1979) oraz ostrygojadem (Kersten & Brenninkmeijer 1995).

Rozpatrując zalety wczesnego rozrodu dla rodziców, poza wpływem tego czynnika na istotny wzrost przeżywalności piskląt należy rozpatrzeć również maksymalizację sukcesu lęgowego w skali roku poprzez większe zniesienia na tym etapie sezonu ale również możliwość wyprowadzenia większej liczby lęgów w skali roku co stwierdzono m.in. u kurki wodnej (Gibbons 1989). Kolejnym handicapem dla rodziców wczesnych lęgów jest stwierdzone u śmieszki zjawisko, że pisklęta z takich lęgów przystępują do rozrodu w młodszym wieku (Prevot-Julliard 2001), co może mieć znaczenie dla maksymalizacji liczby potomków dla ich rodziców.



## 7. WNIOSKI

- 1) Parametry rozrodu (termin przystępowania do rozrodu, wielkość zniesienia i rozmiar jaj) u mewy siwej wykazują dużą stałość między sezonami.
- 2) Warunki pogodowe mogą mieć wpływ na synchronię zakładania lęgów.
- 3) Jajo C jest jajem wyraźnie mniejszym od dwóch poprzednich i charakteryzuje się największą zmiennością rozmiaru.
- 4) Stwierdzono istotne korelacje szerokości i długości jaj oraz ich objętości ze świeżą masą.
- 5) Wraz z trwaniem sezonu lęgowego uwidacznia się tendencja do spadku wielkość zniesienia przy braku stałej tendencji zmian rozmiaru jaj.
- 6) Rozmiar samicy, jej masa i kondycja wpływa na szerokość i objętość składanych jaj.
- 7) Dokarmianie nie prowadzi do zmian nakładów na reprodukcję mierzonych wielkością zniesienia oraz rozmiarem jaj u mewy siwej.
- 8) Dokarmianie pokarmem bogatym w wapń może się przekładać na istotne przyspieszenie terminu rozrodu.
- 9) Rozmiar jaja ma bezpośrednie przełożenie na rozmiar kłującego się pisklęcia.
- 10) Sukces klucia nie jest zależny od terminu lęgu i potencjalnej różnicy w jakości rodziców.
- 11) Termin rozrodu miał istotniejsze znaczenie niż potencjalne różnice w jakości rodziców dla tempa wzrostu i sukcesu lęgowego śmieszki.
- 12) Wpływ terminu rozrodu na wzrost piskląt jest najsilniejszy na etapie wczesnego wzrostu i ulega osłabieniu na etapie wzrostu liniowego.

## 8. LITERATURA

1. Aliskauskas R. T. 1986. Variation in the composition of the eggs and chicks of American Coot. *Condor* 88: 84-90.
2. Aliskauskas R. T., Ankney C. D. 1985. Nutrient reserves and the energetics of reproduction in American Coots. *Auk* 102: 133-144.
3. Amat J. A., Fraga R. M., Arroyo G. M. 2001. Intraclutch egg-size variation and offspring survival in the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 143: 17-23.
4. Amundsen T. 1995. Egg size and early nestling growth in the Snow Petrel. *Condor* 97: 345-351.
5. Amundsen T., Lorentsen S.-H., Tveraa T. 1996. Effects of egg size and parental quality on early nestling growth: an experiment with the Antarctic petrel. *J. Anim. Biol.* 65: 545-555.
6. Anderson V. R., Aliskauskas R. T. 2002. Composition and growth of King Eider duckling in relation to egg size. *Auk* 119: 62-70.
7. Ankney C. D. 1980. Egg weight, survival, and growth of Lesser Snow Goose goslings. *J. Wildl. Manage.* 44: 174-182.
8. Aparicio J. M. 1994. The seasonal decline in clutch size: an experimental with supplementary food in the Kestrel, *Falco tinnunculus*. *Oikos* 71: 451-458.
9. Aparicio J. M. 1999. Intraclutch egg-size variation in the European Kestrel: advantages and disadvantages of hatching from large eggs. *Auk* 116: 825-830.
10. Aparicio J. M., Bonal R. 2002. Effects of food supplementation and habitat selection on timing of Lesser Kestrel breeding. *Ecology* 83: 873-877.
11. Arbouw . 1985. Over de broedbiologie van de Stormmeeuw *Larus canus* op Texel. *Limosa* 58: 109-112.
12. Arcese P., Smith J. N. M. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *J. Anim. Ecol.* 57: 119-136.
13. Arnold T. W. 1991. Intraclutch variation in egg size of American Coots. *Condor* 93: 19-27.
14. Arnold T. W. 1992. Variation in laying date, clutch size, egg size, and egg composition of Yellow-headed Blackbirds (*Xanthocephalus xanthocephalus*): a supplemental feeding experiment. *Can. J. Zool.* 70: 1904-1911.
15. Arnold T. W. 1994. Effects of supplemental food on egg production in American Coots. *Auk* 111: 337-350.
16. Arnold J. M., Hatch J. J., Nisbet I. C. T. 2004. Seasonal declines in reproductive success of the Common Tern *Sterna hirundo*: timing or parental quality? *J. Avian Biol.* 35: 33-45.
17. Astheimer L. B., Grau C. R. 1985. The timing and energetics consequences of the egg formation in the Adelie Penguin. *Condor* 87: 256-268.
18. Bancroft G. T. 1984. Patterns of variation in size of Boat-tailed Grackle *Quiscalus major* eggs. *Ibis* 126: 496-509.

19. Bańbura J. 1996. Zmienność wewnątrzpopulacyjna rozmiarów jaj dymówki *Hirundo rustica*. Rozprawa habilitacyjna. Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców. Uniwersytet Łódzki.
20. Bańbura J., Zieliński P. 1995. The influence of laying sequence and ambient temperature on egg size variation in the Swallow *Hirundo rustica*. *J. Orn.* 136: 453-460.
21. Barbraud C., Chastel O. Early body condition and hatching success in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Polar Biol.* 21: 1-4.
22. Bargieł R., Bańbura J. 2003. Last eggs in White-winged Tern clutches are not smallest; are Marsh Terns different from others Larids? *Waterbirds* 26: 457-461.
23. Barkowska M., Pinowski J., Pinowska B. 2003. The effect of trends in ambient temperature on egg volume in the Tree Sparrow *Passer montanus*. *Acta Ornithol.* 38: 5-13.
24. Barth E. K. 1955. Egg-laying, incubation and hatching of the Common Gull (*Larus canus*). *Ibis* 97: 222-239.
25. Barth E. K. 1967. Standard body measurements in *Larus argentatus*, *L. fuscus*, *L. canus* and *L. marinus*. *Nytt Magasin for Zoologi* 14: 7-83.
26. Batt B. D. J., Prince H. H. 1979. Laying dates, clutch size and egg weight of captive Mallards. *Condor* 81: 35-41.
27. Becker P. H., Finck P., Anlauf A. 1985. Rainfall preceding egg-laying – a factor of breeding success in Common Terns (*Sterna hirundo*). *Oecologia* 65: 431-436.
28. Becker , Erdelen . 1986. Egg Size in Herring Gulls (*Larus argentatus*) on Mellum Island, North Sea, West Germany: the influence of nest vegetation, nest density, and colony development. *Colonial Waterbirds* 9: 68-80.
29. Becker P. H., Specht R. 1991. Body mass fluctuations and mortality in Common Tern *Sterna hirundo* chicks dependent on weather and tide in the Wadden Sea. *Ardea* 79: 45-56.
30. Beer C. G. 1965. Clutch size and incubation behavior in Black-billed Gulls (*Larus bulleri*). *Auk* 82: 1-18.
31. Behle W. H., Goates W. A. 1957. Breeding biology of the California Gull. *Condor* 59: 235-246.
32. Beintema A. J., Baarspul T., De Krijger J. P. 1997. Calcium deficiency in Black Terns *Chlidonias niger* nesting on acid bogs. *Ibis* 139: 396-412.
33. Belliure J., Carrascal L. M., Minguez E., Ferrer M. 1999. Limited effects of egg size on chick growth in the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica*. *Polar Biol* 21: 80-83.
34. Birkhead T. R., Bacon P. J., Walter P. 1983. Factors affecting the breeding success of the Mute Swan *Cygnus olor*. *J. Anim. Ecol.* 52: 727-741.
35. Birkhead T. R., Nettleship D. N. 1981. Reproductive biology of Thick-billed Murres (*Uria lomvia*): an inter-colony comparison. *Auk* 98: 258-269.
36. Birkhead T. R., Nettleship D. N. 1982. The adaptive significance of egg size and laying date in Thick-billed Murres *Uria lomvia*. *Ecology* 63: 300-306.

37. Bize P., Roulin A., Richner H. 2002. Covariation between egg size and rearing condition determines offspring quality: an experiment with the Alpine Swift. *Oecologia* 132: 231-234.
38. Blight L. K. 2011. Egg production in a coastal seabird, the Glaucous-winged Gull (*Larus glaucescens*), declines during the last century. *PloS ONE* 6:e22027.doi.10.1371/journal.pone.0022027.
39. Blomqvist D., Johansson O. C., Gotmark F. 1997. Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18-24.
40. Blount J. D., Surai P. F., Houston D. C., Moller A. P. 2002a. Patterns of yolk enrichment with dietary carotenoids in gulls: the roles of pigment acquisition and utilization. *Funct. Ecol.* 16: 445-453.
41. Blount J. D., Surai P. F., Nager R. G., Houston D. C., Moller A. P., Trewby M. L., Kennedy M. W. 2002b. Carotenoids and egg quality in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 29-36.
42. 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.
43. Blums P., Nichols J. D., Hines J. E., Lindberg M. S., Mednis A. 2005. Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* 143: 365-376.
44. Bollinger P. B., Bollinger E. K., Malecki R. A. 1990. Tests of three hypotheses of hatching asynchrony in the Common Tern. *Auk* 107: 696-706.
45. Bollinger P. B. 1994. Relative effects of hatching order, egg-size variation, and parental quality on chick survival in Common Terns. *Auk* 111: 263-273.
46. 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.
47. Bolton M., Houston D., Monaghan P. 1992. Nutritional constraint on egg formation in the Lesser Black-backed Gull: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 61: 521-532.
48. Bolton M., Monaghan P., Houston D. 1993. Proximate determination of clutch size in Lesser Black-backed Gulls: the roles of food supply and body condition. *Can. J. Zool.* 71: 273-279.
49. Borisov V. V., Bolotnikov A. M. 1992. Sravnitel'nye razmery I forma iaitz tsentra I periferii kolonii sisoi chaiki. In *Gnezdovaia zhisn' ptits*, pp. 11-16. Permskoe otdelene, Perm.
50. Boutin S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Can. J. Zool.* 68: 203-220.
51. Braun B. M., Hunt G. L. Jr. 1983. Brood reduction in Black-legged Kittiwakes. *Auk* 100: 469-476.
52. Brenninkmeijer A., Klaassen M., Stienen E. W. M. 1997. Sandwich Terns *Sterna sandvicensis* feeding on shell fractions. *Ibis* 139: 397-399.

53. Brinkhof M. W. G., Cave A. J., Hage F. J., Verhulst S. 1993. Timing of reproduction and fledging success in the Coot *Fulica atra*: evidence for a casual relationship. *J. Anim. Ecol.* 62: 577-587.
54. Brinkhof M. W. G., Cave A. J., Perdeck A. C. 1997. The seasonal decline in the first-year survival of juvenile Coots: an experimental approach. *J. Anim. Ecol.* 66: 73-82.
55. Brinkhof M. W. G., Cave A. J. 1997. Food supply and seasonal variation in breeding success: an experiment in the European Coot. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 291-296.
56. Bromssen A., Jansson C. 1980. Effects of food addition to Willow Tit *Parus montanus* and Crested Tit *P. cristatus* at the time of breeding. *Ornis Scand.* 11: 173-178.
57. Brown R. G. B. 1967. Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed Gulls *Larus argentatus* and *L. fuscus*. *Ibis* 109: 502-515.
58. Brown K. M., Morris R. D. 1996. From tragedy to triumph: reneesting in Ring-billed Gulls. *Auk* 113: 23-31.
59. Brouwer A., Spaans A. L., de Wit A. A. N. 1995. Survival of Herring Gull *Larus argentatus* chicks: an experimental analysis of the need for early breeding. *Ibis* 137: 272-278.
60. Bukacińska M., Bukaciński D., Jabłoński P. 1993. Colonial and noncolonial Great Crested Grebes (*Podiceps cristatus*) at Lake Łuknajno: nest site characteristics, clutch size and egg biometry. *Colonial Waterbirds* 16: 111-118.
61. Bukacińska M. 1999. Wpływ opieki rodzicielskiej na sukces reprodukcyjny u mewy pospolitej (*Larus canus*). Rozprawa doktorska. Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny.
62. Bukaciński D., Cygan J. P., Keller M., Piotrowska M., Wójciak J. 1994. Liczebność i rozmieszczenie ptaków wodnych gniazdujących na Wiśle Środkowej – zmiany w latach 1973-1993. *Not. Orn.* 35: 5-47.
63. Bukaciński D., Bukacińska M. 1994. Czynniki wpływające na zmiany liczebności i rozmieszczenie mew, rybitw i sieweczek gniazdujących na środkowej Wiśle. *Not. Orn.* 35: 79-97.
64. Bukaciński D. 1998. Adaptacyjne znaczenie terytorializmu u mewy pospolitej *Larus canus*. Rozprawa doktorska. Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny.
65. Bukaciński D., Bukacińska M., Spaans A. L. 1998. Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*. *Ibis* 140: 422-430.
66. Bukaciński D., Bukacińska M. 2001. Threats to birds breeding along the middle Vistula river. In Kot H. and Dombrowski A. (eds.), *Strategy for Conservation of Fauna in the Mazovian Lowland*, pp 117-126. Mazowieckie Towarzystwo Ochrony Fauny, Siedlce.
67. Bukaciński D., Bukacińska M. 2003. *Larus canus* Common Gull. *BWP Update* Vol. 5 No. 1 13-47.

68. Burger J. 1974. Breeding biology and ecology of the Brown-hooded Gull in Argentina. *Auk* 91: 601-613.
69. Busser C., Kahles A., Quillfeldt P. 2004. Breeding success and chick provisioning in Wilson's Storm-petrels *Oceanites oceanicus* over seven years: frequent failures due to food shortage and entombment. *Polar Biol.* 27: 613-622.
70. Byrkjedal I., Kalas J. A. 1985. Seasonal variation in egg size in Golden Plover *Pluvialis apricaria* and Dotterel *Charadrius morinellus* populations. *Ornis Scand.* 16: 108-112.
71. Carlson A. 1989. Courtship feeding and clutch size in Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*). *Am. Nat.* 133: 454-457.
72. Castro I., Brunton D. H., Mason K. M., Ebert B., Griffiths R. 2003. Life history traits and food supplementation affect productivity in a translocated population of the endangered Hihi (Stitchbird, *Notiomystis cincta*). *Biol. Conservation* 114: 271-280.
73. Cave A. J. 1968. The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Netherlands Journal of Zoology* 18: 313-407.
74. Chastel O., Weimerskirch H., Jouventin P. 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. *Auk* 112: 964-972.
75. Christians J. K., Evanson M., Aiken J. J. 2001. Seasonal decline in clutch size in European Starlings: a novel randomization test to distinguish between the timing and quality hypotheses. *J. Anim. Ecol.* 70: 1080-1087.
76. Cichoń M. 1997. Egg weight variation in Collared Flycatchers *Ficedula albicollis*. *Ornis Fennica* 74: 141-147.
77. Cichoń M., Linden M. 1995. The timing of breeding and offspring size in Great Tits *Parus major*. *Ibis* 137: 364-370.
78. Clamens A., Isenmann P. 1989. Effect of supplemental food on the breeding of Blue and Great Tits in Mediterranean habitats. *Ornis Scand.* 20: 36-42.
79. Clifford L. D., Anderson D. J. 2001. Experimental demonstration of the insurance value of extra eggs in an obligately siblicidal seabird. *Behav. Ecol.* 12: 340-347.
80. Coleman R. M., Whittall R. D. 1990. Variation in egg weight in the Bengalese Finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Can. J. Zool.* 68: 272-275.
81. Constantini D., Carello L., Dell'Omo G. 2010. Temporal covariation of egg volume and breeding conditions in the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) in the Mediterranean region. *Ornis Fennica* 87: 144-152.
82. Cooch E. G., Lank D. B., Dzubin A., Rockwell R. F., Cooke F. 1991. Body size variation in Lesser Snow Geese: environment plasticity in gosling growth rates. *Ecology* 72: 503-512.
83. Cooke F., Findlay C. S., Rockwell R. F. 1984. Recruitment and the timing of reproduction in Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*). *Auk* 101: 451-458.

84. Coulson J. C., Potts G. R., Horobin J. 1969. Variation in the eggs of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). *Auk* 86: 232-245.
85. Coulson J. C., Duncan N, Thomas C. S. 1982. Changes in the breeding biology of the Herring Gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony. *J. Anim. Ecol.* 51: 739-756.
86. Coulson J. C., Thomas C. S. 1985. Changes in the biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: a 31-year study of a breeding colony. *J. Anim. Ecol.* 54: 9-26.
87. Craik J. C. A. 1999. Breeding success of Common Gulls *Larus canus* in West Scotland. I. Observations at a single colony. *Atlantic Seabirds* 1: 169-181.
88. Craik J. C. A. 2000. Breeding success of Common Gulls *Larus canus* in West Scotland. II. Comparisons between colonies. *Atlantic Seabirds* 2: 1-12.
89. Crawford R. D. 1980. Effects of age on reproduction in American Coots. *J. Wildl. Manage.* 44: 183-189.
90. Croxall J. P., Rothery P., Crisp A. 1992. The effect of maternal age and experience on egg-size and hatching success in Wandering Albatrosses *Diomedea exulans*. *Ibis* 134: 219-228.
91. Czapulak A. 2002. Egg size variation in Mute Swans: its influence on egg hatchability, cygnet body size and cygnet survival. *Waterbirds* 25: 250-257.
92. Davis J. W. F. 1975. Age, egg-size and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis* 117: 460-473.
93. Davis L. S., McCaffrey F. T. 1986. Survival analysis of eggs and chicks of Adelie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Auk* 103: 379-388.
94. Davies N. B., Lundberg A. 1985. The influence of food on time budgets and timing of breeding of the Dunnock *Prunella modularis*. *Ibis* 127:100-110.
95. Dawson R. D., Clark R. G. 1996. Effects of variation in egg size and hatching date on survival of Lesser Scaup *Aythya affinis* ducklings. *Ibis* 138: 693-699.
96. De Brooke M. L. 1978. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus*. *J. Anim. Biol.* 47: 477-495.
97. De Forest L. N., Gaston A. J. 1996. The effect of age on timing of breeding and reproductive success in Thick-billed Murre. *Ecology* 77: 1501-1511.
98. De Steven D. 1978. The influence of age on the breeding biology of the Tree Swallow *Iridoprocne bicolor*. *Ibis* 120: 516-523.
99. Dhindsa M. S., Boag D. A. 1990. The effect of supplementation on the reproductive success of Black-billed Magpies *Pica pica*. *Ibis* 132: 595-602.
100. Dijkstra C., Vuursteen L., Daan S., Masman D. 1982. Clutch size and laying date in the Kestrel *Falco tinnunculus*: effect of supplementary food. *Ibis* 124: 210-213.
101. Dittmann T., Hotker H. 2001. Intraspecific variation in the egg size of the Pied Avocet. *Waterbirds* 24: 83-88.
102. Djerdali S., Tortosa F. S., Hillstrom L., Doumandji S. 2008. Food supply and external cues limit the clutch size and hatchability in the White Stork *Ciconia ciconia*. *Acta Ornitol.* 43: 2: 145-150.

103. Drent R. H., Daan S. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
104. Dufva R. 1996. Blood parasites, health, reproductive success, and egg volume in female Great Tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 27: 83-87.
105. Duncan D. C. 1987. Variation and heritability in egg size of the northern pintail. *Can. J. Zool.* 65: 992-996.
106. Dunn E. H. 1979. Nesting biology and development of young in Ontario Black Terns. *Canadian Field-Naturalist* 93: 276-281.
107. Dunnet G. M. 1955. The breeding of the Starling *Sturnus vulgaris* in relation to its food supply. *Ibis* 97: 619-662.
108. Dyrz A. 1974. Factors affecting the growth rate of nestling Great Reed Warblers and Reed Warblers at Milicz, Poland. *Ibis* 116: 330-339.
109. Eldrige J. L., Krapu G. L. 1988. The influence of diet quality on clutch size and laying pattern in Mallards. *Auk* 105: 102-110.
110. Encabo S. I., Monros J. S., Barba E. 2001. Egg size variation in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population. *Ardeola* 48: 63-70.
111. Encabo S. I., Barba E., Gil-Delgado J. A., Monros J. S. 2002. Geographical variation in egg size of the Great Tit *Parus major*: a new perspective. *Ibis* 144: 623-631.
112. Enemar A. 1997. The egg size variation of the Treecreeper *Certhia familiaris* in south-western Sweden. *Ornis Svecica* 7: 107-120.
113. Erikstad K. E., Bustnes J. O., Mowm T. 1993. Clutch-size determination in precocial birds: a study of the Common Eider. *Auk* 110: 623-628.
114. Erwin R. M. 1971. The breeding success of two sympatric gulls, the Herring Gull and the Great Black-backed Gull. *Wilson Bull.* 83: 152-158.
115. Erwin R., M., Eyler T. B., Stotts D. B., Hatfield J. S. 1999. Aspects of chick growth in Gull-billed Terns in Coastal Virginia. *Waterbirds* 22: 47-53.
116. Ewald P. W., Rohwer S. 1982. Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch size and polygyny in Red-winged Blackbirds *Agelaius phoeniceus*. *J. Anim. Ecol.* 51: 429-450.
117. Eyler T. B., Erwin R. M., Stotts D. B., Hatfield J. S. 1999. Aspects of hatching success and chick survival in Gull-billed Terns in Coastal Virginia. *Waterbirds* 22: 54-59.
118. Feare C. J. 1976. The breeding of the Sooty Tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. *J. Zool. Biol.* 179: 317-360.
119. Ficken M. S. 1989. Boreal Chickadees eat ash high in calcium. *Wilson Bull.* 101: 349-351.
120. Flint P. L., Grand J. B. 1996. Variation in egg size of the Northern Pintail. *Condor* 98: 162-165.
121. Flint P. L., Sedinger J. S. 1992. Reproductive implications of egg-size variation in the Black Brant. *Auk* 109: 896-903.
122. Flodin L.-A., Hirsimaki H. 2004. Does food supply affect egg size in Dunlin *Calidris alpina schinzii*? *Ornis Svecica* 14:1-10.



123. Forbes M. R. L., Ankney C. D. 1988. Intraclutch variation in egg weights of Pied-billed Grebes. *Condor* 90: 709-711.
124. Furness R. W. 1983. Variations in size and growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching date, egg volume, brood size and hatching sequence. *J. Zool. Lond.* 199: 101-116.
125. Gabor N., Szekely T. 1993. Clutch and egg-size variation in Kentish Plover (*Charadrius alexandrinus*) during the breeding season. *Aquila* 100: 161-170.
126. 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.
127. Gaston A. J., Chapdelaine G., Noble D. G. 1983. The growth of Thick-billed Murre chicks at colonies in Hudson Strait: inter- and intra-colony variation. *Can. J. Zool.* 61: 2465-2475.
128. Gaston A. J. 1997. Mass and date at departure affect the survival of Ancient Murrelet *Synthliboramphus antiquus* chicks after leaving the colony. *Ibis* 139: 673-678.
129. 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.
130. Gehlbach F., R., Roberts J. C. 1997. Experimental feeding of suburban Eastern Screech-Owls *Otus asio* has few effects on reproduction from non-experimental factors. *J. Avian Biol.* 28: 38-46.
131. Gibbons D. W. 1989. Seasonal reproductive success of the Moorhen *Gallinula chloropus*: the importance of male weight. *Ibis* 131: 57-68.
132. Gill V. A., Hatch S. A., Lanctot R. B. 2002. Sensitivity of breeding parameters to food supply in Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis* 144: 268-283.
133. Gonzales-Solis J., Becker P. H., Jover L., Ruiz X. 1999. Intraindividual seasonal decline of egg-volume in Common Tern *Sterna hirundo*. *Acta Orn.* 34: 185-190.
134. Gonzales-Solis J., Becker P. H., Jover L., Ruiz X. 2004. Individual changes underlie age-specific pattern of laying date and egg-size in female Common Terns (*Sterna hirundo*). *J. Ornithol.* 145: 129-136.
135. Gotmark F., Andersson M. 1984. Colonial breeding reduces nest predation in the Common Gull (*Larus canus*). *Anim. Behav.* 32: 485-492.
136. Grant P. R. 1982. Variation in the size and shape of Darwin's Finch eggs. *Auk* 99: 15-23.
137. Grant M. C. 1991. Relationships between egg size, chick size at hatching, and chick survival in the Whimbrel *Numenius phaeopus*. *Ibis* 133: 127-133.
138. Graveland J. 1996. Avian eggshell formation in calcium-rich and calcium-poor habitats: importance of snail shells and anthropogenic calcium sources. *Can. J. Zool.* 74: 1035-1044.
139. Graveland J., Berends A. E. 1997. Timing of the calcium intake and effect of calcium deficiency on behaviour and egg laying in captive Great Tits, *Parus major*. *Physiol. Zool.* 70: 74-84.
140. Graveland J., Drent R. H. 1997. Calcium availability limits breeding success of passerines on poor soils. *J. Anim. Ecol.* 66: 279-288.

141. Griffiths R. 1992. Sex-biased mortality in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* during the nestling stage. *Ibis* 134: 237-244.
142. Grindstaff J. L., Demas G. E., Ketterson E. D. 2005. Diet quality affects egg size and number but does not reduce maternal antibody transmission in Japanese Quail *Coturnix japonica*. *J. Anim. Ecol.* 74: 1051-1058.
143. Gronstol G. B. 1997. Correlates of egg-size variation in polygynously breeding Northern Lapwings. *Auk* 114: 507-512.
144. Guerra C. G., Fitzpatrick L. C., Aguilar R., Venables B. J. 1988. Reproductive consequences of El Niño-Southern Oscillation in Grey Gulls (*Larus modestus*). *Colonial Waterbirds* 11: 170-175.
145. Gyngazov A. M., Milovidov S. P. 1977. Ornitofauna Zapadno-Sibirskoi Ravniny. *Isdatelstvo Tomskogo Universiteta, Tomsk.*
146. Haftorn S. 1986. Clutch size, intraclutch egg size variation, and breeding strategy in the Goldcrest *Regulus regulus*. *J. Orn.* 127: 291-301.
147. Hakkarainen H., Korpimäki E. 1993. The effect of female body size on clutch volume of Tengmalm's Owls *Aegolius funereus* in varying food conditions. *Ornis Fennica* 70: 189-195.
148. Hakkarainen H., Korpimäki E. 1994. Environmental, parental and adaptive variation in egg size of Tengmalm's owls under fluctuating food conditions. *Oecologia* 98: 362-368.
149. Hamer K. C., Furness R. W. 1991. Age-specific breeding performance and reproductive effort in Great Skuas *Catharacta skua*. *J. Anim. Ecol.* 60: 693-704.
150. Hamer K. C., Monaghan P., Uttley J. D., Walton P., Burns M. D. 1993. The influence of food supply on the breeding ecology of Kittiwakes *Rissa tridactyla* in Shetland. *Ibis* 135: 255-263.
151. Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. 2000. The quality and the timing hypotheses evaluated using data on Great Reed Warblers. *Oikos* 90: 575-581.
152. Halbersleben D. L., Mussehl F. E. 1922. The relation of egg weight to chick weight at hatching. *Poultry Sci.* 1: 143-144.
153. Hario M. 1990. Breeding failure and feeding conditions of Lesser Black-backed Gulls *Larus f. fuscus* in the Gulf of Finland. *Ornis Fennica* 67: 113-129.
154. Hario M., Kilpi M., Selin K. 1991. Parental investment by the sexes in the Herring Gull: the use of energy reserves during early breeding. *Ornis Scand.* 22: 308-312.
155. Hario M. 1997. Effects of supplementary feeding on the C-egg constituents in the nominate Lesser Black-backed Gull *Larus f. fuscus*. *Ornis Fennica* 74: 167-177.
156. Harris M. P. 1964. Aspects of the breeding biology of the Gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus*. *Ibis* 106: 432-456.
157. Harris M. P. 1969. Effect of laying date on chick production in Oystercatchers and Herring Gull. *Brit Birds* 62: 70-75.
158. Harris M. P. 1970. Breeding biology of the Swallow-tailed Gull, *Creagrus furcatus*. *Auk* 87: 215-243.

159. Harris M. P. 1978. Supplementary feeding of young puffins, *Fratercula arctica*. J. Anim. Ecol. 47: 15-23.
160. Harris M. P. 1980. Breeding performance of Puffins *Fratercula arctica* in relation to nest density, laying date and year. Ibis 122: 193-209.
161. Harris M. P., Halley D. J., Wanless S. 1992. The post-fledging survival of young Guillemots *Uria aalge* in relation to hatching date and growth. Ibis 134: 335-339.
162. Harris M. P., Buckland S. T., Russell S. M., Wanless S. 1994. Post fledging survival to breeding age of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to year, date of fledging and brood size. J. Avian Biol. 25: 268-274.
163. Harris M. P., Rothery P. 1985. The post-fledging survival of young Puffins *Fratercula arctica* in relation to hatching date and growth. Ibis 127: 243-250.
164. Hatchwell B. J. 1991. An experimental study of the effects of timing of breeding on the reproductive success of Common Guillemots (*Uria aalge*). J. Anim. Ecol. 60: 721-736
165. Haymes G. T., Blokpoel H. 1980. The influence of age on the breeding biology of Ring-billed Gulls. Wilson Bull. 92: 221-228.
166. Hebert P. N., Sealy S. G. 1993. Egg-size variation in Yellow Warblers: apportionment of parental investment and the brood-survival hypotheses. Can. J. Zool. 71: 1008-1011.
167. Hedgren S. 1980. Reproductive success of Guillemots *Uria aalge* on the island of Stora Karlsö. Ornis Fennica 57: 49-57.
168. Heezik Y. M., Seddon P. J., Plessis C. J., Adams N. J. 1993. Differential growth of King Penguin chicks in relation to date of hatching. Colonial Waterbirds 16: 71-76.
169. Heezik Y. M., Seddon P. J., Cooper J., Plos A. L. 1994. Interrelationship between breeding frequency, timing and outcome in King Penguins *Aptenodytes patagonicus*: are King Penguins biennial breeders? Ibis 136: 279-284.
170. Heg D., Velde M. 2001. Effects of territory quality, food availability and sibling competition on the fledging success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 49: 157-169.
171. Hendricks P. 1991. Repeatability of size and shape of American Pipit eggs. Can. J. Zool. 69: 2624-2628.
172. Henriksen K. 1995. Intraclutch variation in egg volume of Great Crested Grebes. Condor 97: 826-828.
173. Hepp G. R., Stangohr D. J., Baker L. A., Kennamer R. A. 1987. Factors affecting variation in the egg and duckling components of Wood Duck. Auk 104: 435-443.
174. Hill D. A. 1984. Laying date, clutch size and egg size of the Mallard *Anas platyrhynchos* and Tufted Duck *Aythya fuligula*. Ibis 126: 484-495.
175. Hill W. L. 1988. The effect of food abundance on the reproductive patterns of coots. Condor 90: 324-331.
176. Hiom L., Bolton M., Monaghan P., Worrall D. 1991. Experimental evidence for food limitation of egg production in gulls. Ornis Scand. 22:94-97.

177. Hipfner J. M. 1997. The effects of parental quality and timing of breeding on the growth of nestling Thick-billed Murres. *Condor* 99: 353-360.
178. Hipfner J. M., Gaston A. J. 1999. The relationship between egg size and posthatching development in the Thick-billed Murre. *Ecology* 80: 1289-1297.
179. Hipfner J. M., Gaston A. J., Storey A. E. 2001. Food supply and the consequences of egg size in the thick-billed murre. *Condor* 103:240-247.
180. 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.
181. Hochachka W. M. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrow. *Ecology* 71: 1279-1288.
182. Hochachka W. M. 1993. Repeatable reproduction in Song Sparrow. *Auk* 110: 603-613.
183. Hochachka W. M., Boag D. A. 1987. Food shortage for breeding Black-billed Magpies (*Pica pica*): an experimental using supplemental food. *Can. J. Zool.* 65: 1270-1274.
184. Hogstedt G. 1981. Effects of additional food on reproductive success in the Magpie (*Pica pica*). *J. Anim. Ecol.* 50: 219-229.
185. Hong S.-B., Woo Y.-T., Higashi S. 1998. Effects of clutch size and egg-laying order on the breeding success in the Little Tern *Sterna albifrons* on the Nakdong Estuary, Republic of Korea. *Ibis* 140: 408-414.
186. Horak P., Mand R., Ots I., Leivits A. 1995. Egg size in the Great Tit *Parus major*: individual, habitat and geographic differences. *Ornis Fennica* 72: 97-114.
187. Hornfeldt B., Eklund U. 1990. The effect of food on laying date and clutch-size in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*. *Ibis* 132:395-406.
188. Horsfall J. A. 1984. Food supply and egg mass variation in the European Coot. *Ecology* 65: 89-95.
189. Houston D. C., Donnan D. 1995. The source of the nutrients required for egg production in Zebra Finches *Poephila guttata*. *J. Zool. Lond.* 235: 469-483.
190. Howe H. F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* 57: 1195-1207.
191. Hunt G. L., Hunt M. W. 1975. Reproductive ecology of the Western Gull: the importance of nest spacing. *Auk* 92: 270-279.
192. Husek J., Adamik 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. Ornithol.* 149: 97-103.
193. Illner H. 1990. Are population trends produced by nest-box studies reliable? A case study of the Little Owl (*Athene noctua*). *Vogel Umwelt* 6: 47-57.
194. Jager T. D., Hulscher J. B., Kersten M. 2000. Egg size, egg composition and reproductive success in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 142: 603-613.
195. Jarvinen A. 1991. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines. *Ornis Fennica* 68: 99-104.

196. Jarvinen A. 1994. Global warming and egg size of birds. *Ecography* 17: 108-110.
197. Jarvinen A., Pyl M. 1989. Egg dimensions of the Great Tit *Parus major* in southern Finland. *Ornis Fennica* 66: 69-74.
198. Jarvinen A., Vaisanen R. A. 1983. Egg size and related reproductive traits in a southern passerine *Ficedula hypoleuca* breeding in an extreme northern environment. *Ornis Scan.* 14: 253-262.
199. Jarvinen A., Vaisanen R. A. 1984. Reproduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. *Auk* 101: 439-450.
200. Jarvinen A., Ylimaunu J. 1986. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions. *Auk* 103: 235-237.
201. Jerzak L., Bocheński M., Kuczyński L., Tryjanowski P. 2000. Repeatability of size and shape of eggs in the Urban Magpie *Pica pica* (Passeriformes: Corvidae) population. *Acta zool. Cracov.* 43: 165-169.
202. Johnson L. S., Barclay R. M. R. 1996. Effects of supplemental calcium on the reproductive output of a small passerine bird, the House Wren (*Troglodytes aedon*). *Can. J. Zool.* 74: 278-282.
203. Jover L., Ruiz X., Gonzales-Martin M. 1993. Significance of intraclutch egg size variation in the Purple Heron. *Ornis Scand.* 24: 127-134.
204. Judin K. A., Firsova L. W. 1988. Sisaya Chaika *Larus canus*. In Ilitchev W. D. and Zubakin W. A. (eds.), Ptitsy SSSR Vol. IV Tchaikovye, pp. 182-199. Nauka, Moscow.
205. Kallander H. 1974. Advancement of laying of Great Tits by the provision of food. *Ibis* 116: 365-367.
206. Kallander H., Karlsson J. 1993. Supplemental food and laying date in the European Starling. *Condor* 95: 1031-1034.
207. Karlsson T. 2005. Egg size in Black-headed Gulls *Larus ridibundus*. *Ornis Svecica* 15: 46-47.
208. Keller M. 1979. Wewnątrzpopulacyjna zmienność wielkości jaj u sroki (*Pica pica*), drozda śpiewaka (*Turdus philomelos*), bogatki (*Parus major*) i sikory modrej (*Parus caeruleus*). *Not. Orn.* 20: 116.
209. Kelly J. F., Horne B. 1997. Effects of food supplementation on the timing of nest initiation in Belted Kingfishers. *Ecology* 78: 2504-2511.
210. Kendeigh S. C., Kramer T. C., Hamerstrom F. 1956. Variations in egg characteristics of the House Wren. *Auk* 73: 42-65.
211. Kersten M., Brenninkmeijer A. 1995. Growth, fledging success and post-fledging survival of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 137: 396-404.
212. Khokhlova T. I. 1977. Ornitofauna ostrovnoi chaste Zaonezh'ia. Diploma Kandidata biologicheskikh nauk.
213. Kilpi M. 1989. The effect of varying pair numbers on reproduction and use of space in a small Herring Gull *Larus argentatus* colony. *Ornis Scan.* 20: 204-210.

214. Kilpi M. 1990. Breeding biology of the Herring Gull *Larus argentatus* in the northern Baltic. *Ornis Fennica* 67: 130-140.
215. Kilpi M. 1992. Responses of Herring Gulls *Larus argentatus* and Common Gulls *L. canus* to warm years: early migration and early breeding. *Ornis Fennica* 69: 82-87.
216. Kilpi M. 1995. Egg size asymmetry within Herring Gull clutches predicts fledging success. *Colonial Waterbirds* 18: 41-46.
217. Kilpi M., Hillstrom L., Lindstrom K. 1996. Egg-size variation and reproductive success in the Herring Gull *Larus argentatus*: adaptive or constrained size of the last egg? *Ibis* 138: 212-217.
218. Kilpi M., Ost M. 1998. Reduced availability of refuse and breeding output in a Herring Gull (*Larus argentatus*) colony. *Ann. Zool. Fennici* 35: 37-42.
219. Kim S.-Y., Monaghan P. Sex of the first hatched chick influences survival of the brood in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *J. Zool.* 270: 116-121.
220. Knight R. L. 1988. Effects of supplemental food on the breeding biology of the Black-billed Magpie. *Condor* 90: 956-958.
221. Konarzewski M., Taylor J. R. E. 1989. The influence of feather conditions on growth of Little Auk *Alle alle* chicks. *Ornis Scand.* 20: 112-116.
222. Kondracki J. 1988. *Geografia fizyczna Polski*. PWN, Warszawa.
223. Korpimäki E. 1989. Breeding performance of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: effects of supplementary feeding in a peak vole year. *Ibis* 131: 51-56.
224. Korpimäki E., Wiehn J. 1998. Clutch size of Kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83: 259-272.
225. Koskimies J. 1952. Observations on the development of mobility in young Common Gulls, *Larus canus* L., and Lesser Blackbacked Gulls, *L. fuscus* L.. *Ornis Fennica* 29: 83-87.
226. Kostrzewa A., Kostrzewa R. 1990. The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the Buzzard *Buteo buteo*, Goshawk *Accipiter gentilis* and Kestrel *Falco tinnunculus*. *Ibis* 132: 550-559.
227. Krapu G. L. 1981. The role of nutrient reserves in Mallard reproduction. *Auk* 98: 29-38.
228. Krapu G. L., Klett A. T., Jorde D. G. 1983. The effect of variable spring weather conditions on Mallard reproduction. *Auk* 100: 689-698.
229. Lack D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-352.
230. Lack D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Oxford University Press.
231. Lank D. B., Oring L. W., Maxson S. J. 1985. Mate and nutrient limitation of egg-laying in a polyandrous shorebird. *Ecology* 66: 1513-1524.
232. Larsson K., Forslund P. 1992. Genetic and social inheritance of body and egg size in the Barnacle Goose (*Branta leucopsis*). *Evolution* 46: 235-244.
233. Leblanc Y. 1987. Intraclutch variation in egg size of Canada Geese. *Can. J. Zool.* 65: 3044-3047.

234. Leblanc Y. 1989. Variation in size of eggs of captive and wild Canada Geese. *Ornis Scand.* 20: 93-98.
235. Lepage D., Gauthier G., Reed A. 1998. Seasonal variation in growth of Greater Snow Goose goslings: the role of food supply. *Oecologia* 114: 226-235.
236. Lessells C. M., Dingemanse N. J., Both C. 2002. Egg weights, egg component weights, and laying gaps in Great Tits (*Parus major*) in relation to ambient temperature. *Auk* 119: 1091-1103.
237. Lif M., Hjernquist M., Olsson O., Osterblom H. 2005. Long-term population trends in the Lesser Black-backed Gull *Larus f. fuscus* at Stora Karlsö and Lilla Karlsö, and initial results on breeding success. *Ornis Svecica* 15: 105-112.
238. Lifjeld J. T., Johnsen A., Petitguyot T. 2005. Egg-size variation in the Bluethroat (*Luscinia s. svecica*): constraints and adaptation. *J. Ornithol.* 146: 249-256.
239. Lloyd C. S. 1979. Factors affecting breeding of Razorbills *Alca torda* on Skokholm. *Ibis* 121: 165-176.
240. Lundberg C-A., Vaisanen R. A. 1979. Selective correlation of egg size with chick mortality in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). *Condor* 81: 146-156.
241. Łomnicki A. 2006. Wprowadzenie do statystyki dla przyrodników. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
242. MacLean S. F. Jr 1974. Leming bones as a source of calcium for arctic sandpipers (*Calidris* spp.). *Ibis* 116: 552-557.
243. MacNeil R., Lager C. 1987. Nest-site quality and reproductive success of early- and late-nesting Double-crested Cormorant. *Wilson Bull.* 99: 262-267.
244. Magrath R. D. 1992. Seasonal changes in egg-mass within and among clutches of birds: general explanations and a field study of the Blackbird *Turdus merula*. *Ibis* 134: 171-179.
245. Mand R. 1980. O vlianii estestvennoi eliminatsii na razmery i formu iaits sisoi chaiki [On the effect of natural elimination on the size and shape of Common Gull eggs]. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised* 29 Bioloogia 1: 11-19.
246. Mand R., Tilgar V., Leivits A. 2000. Reproductive response of Great Tits, *Parus major*, in naturally base-poor forest habitat to calcium supplementation. *Can. J. Zool.* 78: 689-695.
247. Manning T. H. 1978. Measurements and weights of eggs of the Canada Goose, *Branta canadensis*, analyzed and compared with those of other species. *Can. J. Zool.* 56: 676-687.
248. Martin T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:453-487.
249. Massaro M., Darby J. T., Davis L. S., Edge K.-A., Hazel M. J. 2002. Investigation of interacting effects of female age, laying dates, and egg size in Yellow-eyed Penguins (*Megadyptes antipodes*). *Auk* 119: 1137-1141.
250. 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.

251. Meathrel C. E., Ryder J. P. 1987. Intraclutch variation in the size, mass and composition of Ring-billed Gull eggs. *Condor* 89: 364-368.
252. Meathrel C. E., Ryder J. P. 1987. Sex Ratios of Ring-billed Gulls in relation to egg size, egg sequence and female body condition. *Colonial Waterbirds* 10: 72-77.
253. Meathrel C. E., Ryder J. P., Termaat B. M. 1987. Size and composition of Herring Gull eggs: relationship to position in the laying sequence and the body condition of females. *Colonial Waterbirds* 10: 55-63.
254. Meathrel C. E. 1991. Variation in eggs and the period of rapid yolk deposition of the Silver Gull *Larus novaehollandiae* during a protracted laying season. *J. Zool.* 223: 501-508.
255. Meathrel C. E., Skira I. J., Bradley J. S., Wooller R. D. 1993. The influence of egg-size, mass and composition upon hatching success in the Short-tailed Shearwater *Puffinus tenuirostris* (Aves: *Procellariiformes*). *J. Zool. Lond.* 230: 679-686.
256. 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.
257. Meijer T., Langer U. 1995. Food availability and egg-laying of captive European Starlings. *Condor* 97: 718-728.
258. Meltofte H., Høye T. T., Schmidt N. M., Forchhammer M. C. 2007. Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of high Arctic waders. *Polar Biol* 30: 601-606.
259. Meszaros A., Toth Z., Pasztor L. 2006. Body mass of female Great Tits (*Parus major*) at egg laying. *J. Ornithol.* 147: 414-418.
260. Meyer B., Sudemann S. R. 1996. Bruterfolg einer wachsenden Sturmmöwen-Population in Nordrhein [Breeding success of a growing Common Gull (*Larus canus*) population in North Rhineland]. *Charadrius* 32: 191-196.
261. Mills J. A. 1979. Factors affecting the egg size of Red-billed Gulls *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Ibis* 121: 53-67.
262. Mills J. A., Shaw P. W. 1980. The influence of age on laying date, clutch size, and egg size of the White-fronted Tern, *Sterna striata*. *New Zealand J. Zool.* 7: 147-153.
263. Mitrus C., Rogala B. 2001. Egg size variation in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża Forest (NE Poland). *Acta Ornithol.* 36: 7-12.
264. Montevecchi W. A., Impekoven M., Segre-Terkel A., Beer C. G. 1979. The seasonal timing and dispersion of egg-laying among Laughing Gulls *Larus atricilla*. *Ibis* 121: 337-344.
265. Montevecchi W. A., Kirkham I. R., Roby D. D., Brink K. L. 1983. Size, organic composition, and energy content of Leach's Storm-petrel (*Oceanodroma leucorhoa*) eggs with reference to position in the precocial-altricial spectrum and breeding ecology. *Can. J. Zool.* 61: 1457-1463.
266. Morbey Y. E., Ydenberg R. C. 2000. Seasonal decline in nestling growth: support for the parental-quality hypothesis in Cassin's Auklets. *Auk* 117: 1065-1068.



267. Moreno J., Leon A., Fargallo J. A., Moreno E. 1998. Breeding time, health and immune response in the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica*. *Oecologia* 115: 312-319.
268. Morris R. D., Woulfe M., Wichert G. D. 1991. Hatching asynchrony, chick care, and adoption in the Common Tern: can disadvantaged chicks win? *Can. J. Zool.* 69: 661-668.
269. Morrison K. W., Hipfner J. M., Gjerdrum C., Green D. J. 2009. Wing length and mass at fledging predict local juvenile survival and age at first return in Tufted Puffins. *Condor* 111: 433-441.
270. Muck C., Nager R. G. 2006. The effect of laying and hatching order on the timing and asynchrony of hatching. *Anim. Behav.* 71: 885-892.
271. Muller W., Groothuis T. G. G., Eising C. M., Daan S., Dijkstra C. 2005. Within clutch co-variation of egg mass and sex in the Black-headed Gull. *J. Evol. Biol.* 18: 661-668.
272. Muma K. E., Ankney C. D. 1987. Variation in weight and composition of Red-winged Blackbird eggs. *Can. J. Zool.* 65: 605-607.
273. Murphy E. C., Day R. H., Oakley K. L., Hoover A. A. 1984. Dietary changes and poor reproductive performance in Glaucous-winged Gulls. *Auk* 101: 532-541.
274. Murphy M. T. 1986. Body size and condition, timing of breeding, and aspects of egg production in Eastern Kingbirds. *Auk* 103: 465-476.
275. Nager R., Ruegger C., van Noordwijk A. 1997. Nutrient or energy limitation on egg formation: a feeding experiment in Great Tits. *J. Anim. Ecol.* 66: 495-507.
276. Nager R. G., Monaghan P., Houston D. C. 2000. Within-clutch trade-offs between the number and quality of eggs: experimental manipulations in gulls. *Ecology* 81: 1339-1350.
277. Nakamura M. 1995. Effects of supplemental feeding and female age on timing of breeding in the Alpine Accentor *Prunella collaris*. *Ibis* 137: 56-63.
278. Nawrocki P. 1989. Możliwość określania kolejności znoszenia jaj w obrębie lęgu mewy pospolitej (*Larus canus*) na podstawie cech plamkowania skorupy jaj. *Not. Orn.* 30:73-77.
279. Naylor B. J., Bendell J. F. 1989. Clutch size and egg size of Spruce Grouse in relation to spring diet, food supply, and endogenous reserves. *Can. J. Zool.* 67: 969-980.
280. Newton I., Marquiss M. 1981. Effect of additional food on laying dates and clutch-sizes of Sparrowhawks. *Ornis Scand.* 12: 224-229.
281. Newton I., Marquiss M. 1984. Seasonal trend in the breeding performance of Sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* 53: 809-829.
282. Nilsson J.-A. 1991. Clutch size determination in the Marsh Tit (*Parus palustris*). *Ecology* 72: 1757-1762.
283. Nilsson J.-A., Svensson E. 1993. Causes and consequences of egg mass variation between and within Blue Tit clutches. *J. Zool. Lond.* 230: 469-481.
284. Nisbet I. C. T., Drury W. H. 1972. Post-fledging survival in Herring Gulls in relation to brood-size and date of hatching. *Bird-Banding* 43: 161-172.

285. Nisbet I. C. T., Winchell J. M., Heise A. E. 1984. Influence of age on the breeding biology of Common Tern. *Colonial Waterbirds* 7: 117-126.
286. Nisbet I. C. T. 1997. Female Common Terns *Sterna hirundo* eating mollusc shells: evidence for calcium deficits during egg laying. *Ibis* 139: 400-401.
287. Nol E. 1989. Food supply and reproductive performance of the American Oystercatcher in Virginia. *Condor* 91: 429-435.
288. Nol E., Baker A. J., Cadman M. D. 1984. Clutch initiation dates, clutch size, and egg size of the American Oystercatcher in Virginia. *Auk* 101: 855-867.
289. Nol E., Blanken M. S., Flynn L. 1997. Sources of variation in clutch size, egg size and clutch completion dates of Semipalmated Plovers in Churchill, Manitoba. *Condor* 99: 389-396.
290. Nolan V. Jr, Thompson C. F. 1978. Egg volume as a predictor of hatchling weight in the Brown-headed Cowbird. *Wilson Bull.* 90: 353-358.
291. Norris K. 1993. Seasonal variation in the reproductive success of Blue Tits: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 62: 287-294.
292. O'Connor R. 1979. Egg weight and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). *Condor* 81: 133-145.
293. Onno S. 1967. Kalakajaka pesitusokoloogiast [Nesting ecology of the Common Gull]. *Ornitoloogiline Kogumik* 4: 114-148.
294. Oro D., Bosch M., Ruiz X. 1995. Effects of a trawling moratorium on the breeding success of the Yellow-legged Gull *Larus cachinnans*. *Ibis* 137: 547-549.
295. Otto C. 1979. Environmental factors affecting egg weight within and between colonies of Fieldfare *Turdus pilaris*. *Ornis Scand.* 10: 111-116.
296. Paillisson J.-M., Reeber S., Carpentier A., Marion L. 2007. Reproductive parameters in relation to food supply in the Whiskered Tern (*Chlidonias hybrida*). *J. Ornithol.* 148: 69-77.
297. Parker T. H. 2002. Maternal condition, reproductive investment, and offspring sex ratio in captive Red Junglefowl (*Gallus gallus*). *Auk* 119: 840-845.
298. Parsons J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228: 1221-1222.
299. Parsons J. 1972. Egg size, laying date and incubation period in the Herring Gull. *Ibis* 114: 536-541.
300. Parsons J. 1976. Factors determining the number and size of eggs laid by the Herring Gull. *Condor* 78: 481-492.
301. Pearce-Higgins J. W., Yalden D. W., Whittingham M. J. 2005. Warmer springs advance the breeding phenology of Golden Plovers *Pluvialis apricaria* and their prey (*Tipulidae*). *Oecologia* 143: 470-476.
302. Pehrsson O. 1991. Egg and clutch size in the Mallard as related to food quality. *Can. J. Zool.* 69: 156-162.
303. Perez C., Velando A., Dominguez J. 2006. Parental food conditions affect sex-specific embryo mortality in the Yellow-legged Gull (*Larus michahellis*). *J. Ornithol.* 147: 513-519.
304. Perrins C. M. 1966. Survival of young Manx Shearwaters *Puffinus puffinus* in relation to their presumed date of hatching. *Ibis* 108: 132-135.

305. Perrins C. M., Harris M. P., Britton C. K. 1973. Survival of Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*. Ibis 115: 535-548.
306. Perrins C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. Ibis 133: 49-54.
307. Pierotti R., Bellrose C. A. 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gull. Auk 103: 401-407.
308. Pietiainen H., Kolunen H. 1993. Female body condition and breeding of the Ural Owl *Strix uralensis*. Funt. Ecol. 7: 726-735.
309. Pikula J. 1976. Egg size in relation to weight of egg-laying female *Turdus merula* and *Turdus philomelos*. Zoologické listy 25: 65-72.
310. Poole A. 1985. Courtship feeding and Osprey reproduction. Auk 102: 479-492.
311. Potti J. 1993. Environmental, ontogenetic, and genetic variation in egg size of Pied Flycatchers. Can. J. Zool. 71: 1534-1542.
312. Potti J., Merino S. 1994. Heritability estimates and maternal effects on tarsus length in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. Oecologia 100: 331-338.
313. Powell G.V. N. 1983. Food availability and reproduction by Great White Herons, *Ardea herodias*: a food addition study. Colonial Waterbirds: 6:139-147.
314. Prevot-Julliard A.-C., Pradel R., Julliard R., Grosbois V., Lebreton J.-D. 2001. Hatching date influences age at first reproduction in the Black-headed Gull. Oecologia 127: 62-68.
315. Profus P., Tryjanowski P., Tworek S., Zduniak P. 2004. Intrapopulation variation of egg size in the White Stork (*Ciconia ciconia*) in Southern Poland. Pol. J. Ecol. 52: 75-78.
316. Pugsek B. H. 1983. The relationship between parental age and reproductive effort in the California Gull (*Larus californicus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 161-171.
317. Pyle P., Spear L. B., Sydeman W. J., Ainley D. G. 1991. The effects of experience and age on the breeding performance of Western Gulls. Auk 108: 25-33.
318. Quillfeldt P., Masello J. F., Lubjuhn T. 2006. Variation in the adult body mass of Wilson's Storm Petrels *Oceanites oceanicus* during breeding. Polar Biol 29: 372-378.
319. Quinn J. S., Morris R. D. 1986. Intraclutch egg-weight apportionment and chick survival in Caspian Terns. Can. J. Zool. 64: 2116-2122.
320. Rafferty N. E., Boersma P. D., Rebstock G. A. 2005. Intraclutch egg-size variation in Magellanic Penguins. Condor 107: 921-926.
321. Ramsay S. L., Houston D. C. 1997. Nutritional constraints on egg production in the Blue Tit: a supplementary feeding study. J. Anim. Ecol. 66: 649-657.
322. Ramsay S. L. & Houston D. C. 1998. The effect of dietary amino acid composition on egg production in Blue Tits. Proc. R. Soc. Lond. B 265: 1401-1405.
323. 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. Lond. 247: 121-125.

324. Ranglack G. S., Angus R. A., Marion K. R. 1991. Physical and temporal factors influencing breeding success of Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*) in a West Alabama colony. *Colonial Waterbirds* 14: 140-149.
325. Ratcliffe N., Furness R. W., Hamer K. C. 1998. The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of Great Skuas. *J. Anim. Ecol.* 67: 853-862.
326. Redmond R. L. 1986. Egg size and laying date of Long-billed Curlews *Numenius americanus*: implications for female reproductive tactics. *Oikos* 46: 330-338.
327. Reed T. E., Warzybok P., Wilson A. J., Bradley R. W., Wanless S., Sydeman W. J. 2009. Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. *J. Anim. Ecol.* 78: 376-387.
328. Reid W. V. 1987. Constraints on clutch size in the Glaucous-winged Gull. *Studies in Avian Biology* 10: 8-25.
329. Repasky R. R., Blue R. J., Doerr P. D. 1991. Laying Red-cockaded Woodpeckers cache bone fragments. *Condor* 93: 458-461.
330. Reynolds S. J., Mand R., Tilger V. 2004. Calcium supplementation of breeding birds: directions for future research. *Ibis* 146: 601-614.
331. Rhymer J. M. 1988. The effect of egg size variability on thermoregulation of Mallard (*Anas platyrhynchos*) offspring and its implications for survival. *Oecologia* 75:20-24.
332. Ricklefs R. E., Hahn D. C., Montevicchi W. A. 1978. The relationship between egg size and chick size in the Laughing Gull and Japanese Quail. *Auk* 95: 135-144.
333. Ricklefs R. E. 1984. Egg dimensions and neonatal mass of shorebirds. *Condor* 86: 7-11.
334. Risch T. S., Rohwer F. C. 2000. Effects of parental quality and egg size on growth and survival of Herring Gull chicks. *Can. J. Zool.* 78: 967-973.
335. Ritz M. S., Hahn S., Peter H.-U. 2005. Factors affecting chick growth in the South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*): food supply, weather and hatching date. *Polar Biol* 29: 53-60.
336. Robertson G. J., Cooke F. 1993. Intraclutch egg-size variation and hatching success in the Common Eider. *Can. J. Zool.* 71: 544-549.
337. Robertson G. J. 1995. Annual variation in Common Eider egg size: effects of temperature, clutch size, laying date, and laying sequence. *Can. J. Zool.* 73: 1579-1587.
338. Rodenhouse N. L., Holmes R. T. 1992. Results of experimental and natural food reductions for breeding Black-throated Blue Warblers. *Ecology* 73: 357-372.
339. Rofstad G., Sandvik J. 1985. Variation in egg size of the Hooded Crow *Corvus corone cornix*. *Ornis Scand.* 16:38-44.
340. Rofstad G., Sandvik J. 1987. Morphology of hatchling Hooded Crows and its relation to egg volume. *Condor* 89: 494-499.
341. Rohwer F. C. 1986. Composition of Blue-winged Teal eggs in relation to egg size, clutch size, and the timing of laying. *Condor* 88: 513-519.

342. Rohwer F. C., Eisenhauer D. I. 1989. Egg mass and clutch size relationships in geese, eiders, and swans. *Ornis Scand.* 20: 43-48.
343. Rutkowska J., Cichoń M. 2005. Egg size, offspring sex and hatching asynchrony in Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. *J. Avian Biol.* 36: 12-17.
344. Rutstein A. N., Slater P. J. B., Graves J. A. 2004 Diet quality and resource allocation in the Zebra Finch. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 286-289.
345. Ryder J. P. 1975. Egg-laying, egg size, and success in relation to immature-mature plumage of Ring-billed Gulls. *Wilson Bull.* 87: 534-542.
346. Saino N., Romano M., Ambrosini R., Ferrari R. P., Moller A. P. 2004. Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Func. Ecol.* 18: 50-57.
347. Sakraoui R., Dadci W., Chabi Y., Bañbura J. 2005. Breeding biology of Barn Swallows *Hirundo rustica* in Algeria, North Africa. *Ornis Fennica* 82: 33-43.
348. Samorodov J. A. 1978. K ekologii zapadnosibirskoi sisoj chaiki *Larus canus henei* Homeyer, gnezdiashcheisia na ozerakh Haurzumskogo zapovednika Kustanaiskoi oblasti. In *Problemy ekologii pozvonochnykh Sibiri*, pp. 3-36. Kemerovo.
349. Sankowski T. 1979. Zmienność kształtu jaj mewy pospolitej (*Larus canus* L. 1758) i jej związek z metabolizmem energetycznym zarodków. Praca magisterska. Instytut Biologii. Zakład Ekologii Zwierząt. Uniwersytet Gdański.
350. Sanz J. J., Moreno J. 1995. Experimentally induced clutch size enlargements affect reproductive success in Pied Flycatchers. *Oecologia* 103: 358-364.
351. Sasvari L., Hegyi Z., Peczely P. 1999. Brood reduction in White Stork mediated through asymmetries in plasma testosterone concentrations in chicks. *Ethology* 105: 569-582.
352. Schifferli L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis* 115: 549-558.
353. Schoech S. J., Bowman R., Reynolds S. J. 2004. Food supplementation and possible mechanisms underlying early breeding in the Florida Scrub-Jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Horm. Behav.* 46: 565-573.
354. Schoech S. J., Hahn T. P. 2007. Food supplementation and timing of reproduction: does the responsiveness to supplementary information vary with latitude? *J. Ornithol.* 148: 625-632.
355. Schoech S. J., Hahn T. P. 2008. Latitude affects degree of advancement in laying by birds in response to food supplementation: a meta-analysis. *Oecologia* 157:369-376.
356. Schreiber E. A., Schreiber R. W., Dinsmore J. J. 1979. Breeding biology of Laughing Gulls in Florida. Part I: nesting, egg, and incubation parameters. *Bird-Banding* 50: 304-321.
357. Scott D. K., Birkhead M. E. 1983. Resources and reproductive performance in Mute Swans *Cygnus olor*. *J. Zool. Lond.* 200: 539-547.
358. Sealy S. G. 1981. Variation in fledging weight of Least Auklets *Aethia pusilla*. *Ibis* 123: 230-233.

359. Svagelj W. S., Quintana F. 2011. Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu* 111: 162-165.
360. Shaw P. 1986. Factors affecting the breeding performance of Antarctic Blue-eyed Shags *Phalacrocorax atriceps*. *Ornis Scand.* 17: 141-150.
361. Simmons R. E. 1993. Effects of supplementary food on density-reduced breeding in an African Eagle: adaptive restraint or ecological constraint? *Ibis* 135: 394-402.
362. Simmons R. E. 1994. Supplemental food alters egg size hierarchies within Harrier clutches. *Oikos* 71: 341-348.
363. Sjoberg G. 1994. Early breeding leads to intra-seasonal clutch size decline in Canada Geese. *J. Avian Biol.* 25: 112-118.
364. Skórka P., Martyka R., Wójcik J. D., Babiarczyk T., Skórka J. 2006. Habitat and nest site selection in the Common Gull *Larus canus* in southern Poland: significance of man-made habitats for conservation of an endangered species. *Acta Orn.* 41: 137-144.
365. Slagsvold T., Lifjeld J. T. 1989. Constraints on hatching asynchrony and egg size in Pied Flycatchers. *J. Anim. Ecol.* 58: 837-849.
366. Slagsvold T., Amundsen T. 1992. Do Great Tits adjust hatching spread, egg size and offspring sex ratio to changes in clutch size? *J. Anim. Ecol.* 61: 249-258.
367. Slattery S. M., Aliskauskas R. T. 1995. Egg characteristics and body mass reserves of neonate Ross' and lesser Snow Geese. *Condor* 97: 970-984.
368. Smith J. N. M., Montgomerie R. D., Taitt M. J., Yom-Tov Y. 1980. A winter feeding experiment on an island Song Sparrow population. *Oecologia* 47: 164-170.
369. Smith H. G., Ottosson U., Ohlsson T. 1993. Interclutch variation in egg mass among Starlings *Sturnus vulgaris* reflect female condition. *Ornis Scand.* 24: 311-316.
370. Smith H. G., Ohlsson T., Wettermark K.-J. 1995. Adaptive significance of egg size in the European Starling: experimental tests. *Ecology* 76: 1-7.
371. Smykła J. 1991. Wpływ zasobów pokarmowych samicy na wielkość składanych jaj u czajki *Vanellus vanellus* L. 1758. Praca magisterska. Zakład Ekologii i Ekosystemów. Instytut Biologii Środowiskowej. Uniwersytet Jagielloński.
372. Soler M., Soler J. J. 1996. Effects of experimental food provisioning on reproduction in the Jackdaw *Corvus monedula*, a semi-colonial species. *Ibis* 138: 377-383.
373. Spear L., Nur N. 1994. Brood size, hatching order and hatching date: effects on four life-history stages from hatching to recruitment in Western Gulls. *J. Anim. Ecol.* 63: 283-298.
374. St. Clair C. C. 1998. What is the function of first eggs in Crested Penguins? *Auk* 115: 478-482.
375. Steeger C., Ydenberg R. C. 1993. Clutch size and initiation date of Ospreys: natural patterns and the effect of a natural delay. *Can. J. Zool.* 71: 2141-2146.

376. Stempniewicz L. 1980. Factors influencing the growth of the Little Auk, *Plautus alle* (L.), nestlings on Spitsbergen. *Ekol. Pol.* 28: 557-581.
377. Stempniewicz L., Iliszko L. 2002. Body size and timing of fledging of Atlantic Puffins in the Faeroes and Northwest Norway. *Waterbirds* 25: 164-172.
378. Stokland J. N., Amundsen T. 1988. Initial size hierarchy in broods of the Shag: relative significance of egg size and hatching asynchrony. *Auk* 105: 308-315.
379. Stutchbury B. J., Robertson R. J. 1988. Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 66: 827-834.
380. Styrsky J. D., Dobbs R. C., Thompson C. F. 2002. Sources of egg-size variation in House Wrens (*Troglodytes aedon*): ontogenetic and environmental components. *Auk* 119: 800-807.
381. Suddaby D., Ratcliffe N. 1997. The effects of fluctuating food availability on breeding Arctic Terns (*Sterna paradisea*). *Auk* 114: 524-530.
382. Summers R. W., Underhill L. G. 1991. The relationship between body size and time of breeding in Icelandic Redshanks *Tringa totanus*. *Ibis* 133: 134-139.
383. Svagelj W. S., Quintana F. 2011. Egg-size variation in the Imperial Cormorant: on the importance of individual effects. *Condor* 113: 528-537.
384. Svensson E. 1997. Natural selection on avian breeding time: causality, fecundity-dependent, and fecundity-independent selection. *Evolution* 51: 1276-1283.
385. Svensson S. 2004. Onset of breeding among Swedish Starlings *Sturnus vulgaris* in relation to spring temperature in 1981-2003. *Ornis Svecica* 14: 117-128.
386. Svensson E., Nilsson J.-A. 1995. Food supply, territory quality, and reproductive timing in the Blue Tit (*Parus caeruleus*)? *Ecology* 76: 1804-1812.
387. Sydeman W. J., Penniman J. F., Penniman T. M., Pyle P., Ainley D. G. 1991. Breeding performance in the Western Gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *J. Anim. Ecol.* 60: 135-149.
388. Sydeman W. J., Emslie S. D. 1992. Effects of parental age on hatching asynchrony, egg size and third-chick disadvantage in Western Gulls. *Auk* 109: 242-248.
389. Thomas V. G., Brown H. C. P. 1988. Relationship among egg size, energy reserves, growth rate, and fasting resistance of Canada Goose goslings from southern Ontario. *Can. J. Zool.* 66: 957-964.
390. Thompson D. B. A., Thompson P. S., Nethersole-Thompson D. 1986. Timing of breeding and breeding performance in a population of Greenshanks (*Tringa nebularia*). *J. Anim. Ecol.* 55: 181-199.
391. Thompson P. S., Hale W. G. 1991. Age-related reproductive variation in the Redshank *Tringa totanus*. *Ornis Scand.* 22: 353-359.
392. Tilgar V., Mand R., Leivits A. 1999. Effect of calcium availability and habitat quality on reproduction in Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* and Great Tit *Parus major*. *J. Avian Biol.* 30: 383-391.

393. Tomiałojć L., Stawarczyk T. 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność i zmiany. PTPP „proNatura”, Wrocław.
394. Tortosa F. S., Perez L., Hillstrom L. 2003. Effect of food abundance on laying date and clutch size in the White Stork *Ciconia ciconia*. *Bird Study* 50: 112-115.
395. 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.
396. Verboven N., Verhulst S. 1996. Seasonal variation in the incidence of double broods: the date hypothesis fits better the quality hypothesis. *J. Avian Biol.* 65: 264-273.
397. Verboven N., Monaghan P., Evans D. M., Schwabl H., Evans N., Whitelaw C., Nager R. G. 2003. Maternal condition, yolk androgens and offspring performance: a supplemental feeding experiment in the Lesser Black-backed Gull (*Larus fuscus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 2223-2232.
398. Verhulst S., Balen J. H., Tinbergen J. M. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: variation in time or quality? *Ecology* 76: 2392-2403.
399. Verhulst S., Tinbergen J. M. 1991. Experimental evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the Great Tit *Parus m. major*. *J. Anim. Ecol.* 60: 269-282.
400. Vermeer K. 1969. Egg measurements of California and Ring-billed Gull eggs at Miquelon Lake, Alberta, in 1965. *Wilson Bull.* 81: 102-103.
401. Vermeer K., Devito K. 1986. The nesting biology of Mew Gulls (*Larus canus*) on Kennedy Lake, British Columbia, Canada: comparison with Mew Gulls in Northern Europe. *Colonial Waterbirds* 9: 95-103.
402. Vermeer K., Power D., Smith G. E. J. 1988. Habitat selection and nesting biology of roof-nesting Glaucous-winged Gulls. *Colonial Waterbirds* 11: 189-201.
403. Viksne J., Janaus M. 1993. Post-fledging survival of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) depending on hatching parameters. *Ring* 15: 387-389.
404. Vinuela J. 1997. Adaptations vs. constraint: intraclutch egg-mass variation in birds. *J. Anim. Ecol.* 66: 781-792.
405. Wanless S., Harris M. P. 1988. The importance of relative laying date on breeding success of the Guillemot *Uria aalge*. *Ornis Scand.* 19: 205-211.
406. Wardrop S. L., Ydenberg R. C. 2003. Date and parental quality effects in the seasonal decline in reproductive performance of the Tree Swallow *Tachycineta bicolor*: interpreting results in light of potential experimental bias. *Ibis* 145: 439-447.
407. Weatherhead P. J. 1985. Sex ratios of Red-winged Blackbirds by egg size and laying sequence. *Auk* 102: 298-304.
408. Weidinger K. 1996. Egg variability and hatching success in the Cape Petrel *Daption capense* at Nelson Island, South Shetland Islands, Antarctica. *J. Zool. Lond.* 239: 755-768.
409. Wesołowski E., Głazewska E., Głazewski L., Nawrocka B., Nawrocki P., Okońska K. 1984. Distribution and numbers of waders, gulls and terns nesting on islands in the middle course of the Vistula. *Acta Ornithol.* 20: 159-185.



410. Wiebe K. L., Bortolotti G. R. 1994. Food supply and hatching spans of birds: energy constraints or facultative manipulation? *Ecology* 75: 813-823.
411. Wiebe K. L., Bortolotti G. R. 1995. Egg size and clutch size in the reproductive investment of American Kestrels. *J. Zool. Lond.* 237: 285-301.
412. Wiebe K. L., Bortolotti G. R. 1996. The proximate effects of food supply on intraclutch egg-size variation in American Kestrels. *Can. J. Zool.* 74: 118-124.
413. Wiggins D. A. 1990. Sources of variation in egg mass of Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ornis Scand.* 21: 157-160.
414. Wiggins D. A., Part T., Gustafsson L. 1994. Seasonal decline in Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* reproductive success: an experimental approach. *Oikos* 70: 359-364.
415. Williams T. S. 1990. Growth and survival in Macaroni Penguin, *Eudyptes chrysolophus*, A- and B-chicks: do females maximize investment in the large B-egg? *Oikos* 59: 349-354.
416. Williams T. D. 1996. Variation in reproductive effort in female Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*) in relation to nutrient-specific dietary supplements during egg laying. *Physiol. Zool.* 69: 1255-1275.
417. Williams T. D., Jeffs C., Murray K. A., Choudhury S. 1996. Intraclutch egg-size variation in the Barnacle Goose *Branta leucopsis*: an egg-removal experiment. *Ibis* 138: 499-505.
418. Williams T. D., Christians J. K. 2003. Experimental dissociation of the diet, age and breeding experience on primary reproductive effort in Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. *J. Avian Biol.* 34:379-386.
419. Wimberger P. H. 1988. Food supplement effects on breeding time and harem size in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Auk* 105: 799-802.
420. Wooler R. D., Dunlop J. N. 1979. Multiple laying by the Silver Gull, *Larus novaehollandiae* Stephens, on Carnac Island, Western Australia. *Aust. Wildl. Res.* 6: 325-335.
421. Yogev A., Ar A., Yom-Tov Y. 1996. Determination of clutch size and the breeding biology of the Spur-winged Plover (*Vanellus spinosus*) in Israel. *Auk* 113: 68-73.
422. Yom-Tov Y. 1974. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the Crow (*Corvus corone* L.). *J. Anim. Ecol.* 43:479-498.
423. Yorio P., Dee Boersma P., Swann S. 1996. Breeding biology of the Dolphin Gull at Punta Tombo, Argentina. *Condor* 98: 208-215.
424. Yorio P., Borboroglu P. G. 2002. Breeding biology of Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) at Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Emu* 102: 257-263.
425. Zach R. 1982. Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in Tree Swallows. *Auk* 99: 695-700.
426. Zieliński P., Bańbura J. 1998. Egg size variation in the Barn Swallow *Hirundo rustica*. *Acta orn.* 33: 191-196.

**Appendix 1.** Zestawienie wyników eksperymentów z dokarmianiem ptaków przed okresem składania jaj.

Gatunek	Rodzaj pokarmu	Analizowany czynnik			Literatura
		termin rozrodu	wielkość zniesienia	wielkość jaj	
<i>Passeriformes</i>					
Pasówka śpiewna <i>Melospiza melodia</i>	psia karma, robaki, witaminy, nasiona	+ *	+ *	+ ■	Arcese & Smith 1988
Kacyk żółtogłowy <i>Xanthocephalus xanthocephalus</i>	kukurydza, karma dla kurczaków, karma dla królików, wapń	+ ■	+ NS	+ NS	Arnold 1992
Czarnogłówka <i>Poecile montanus</i>	słonecznik + tłuszcz	+ ***	+ NS	-	Bromssen & Jansson 1980
Czubatka <i>Lophophanes cristatus</i>	słonecznik + tłuszcz	+ ***	+ NS	-	Bromssen & Jansson 1980
Gąsiorek <i>Lanius collurio</i>	robaki	+ NS	+ ***	+ NS	Carlson 1989
Miodnik <i>Notiomystis cincta</i>	sok i miód	-	+ ***	-	Castro et al. 2003
Modraszka <i>Cyanites caeruleus</i>	nasiona + margaryna	+ ***	+ NS	-	Clamens & Isenmann 1989
Bogatka <i>Parus major</i>	nasiona + margaryna	+ NS	+ NS	-	Clamens & Isenmann 1989
Pokrzywnica <i>Prunella modularis</i>	nasiona + robaki	+ ***	+ NS	-	Davies & Lundberg 1985
Sroka <i>Pica pica</i>	karma dla psów	+ ***	- NS	-	Dhindsa & Boag 1990
Epoletnik krasnoskrzydły <i>Agelaius phoeniceus</i>	nasiona + psia karma	+ ***	+ NS)	-	Ewald & Rohwer 1982
Bogatka <i>Parus major</i>	wapń (skorupki)	+ NS	+ NS	-	Graveland & Drent 1997
Sroka <i>Pica pica</i>	psia karma	+ ***	+ ■	+ NS	Hochachka & Boag 1987
Sroka <i>Pica pica</i>	ryby	- NS	+ ■	-	Hogstedt 1981

Strzyżyk śpiewny <i>Troglodytes aedon</i>	wapń (skorupki)	-	+ ■	+ NS	Johnson & Barclay 1996
Bogatka <i>Parus major</i>	robaki	+ ***	-	-	Kallander 1974
Szpak <i>Sturnus vulgaris</i>	robaki	+ ***	+ NS	+ ■	Kallander & Karlsson 1993
Sroka <i>Pica pica</i>	padlina mięso	+ ***	+ NS	-	Knight 1988
Bogatka <i>Parus major</i>	wapń (skorupki)	+ ***	+ ***	+ NS	Mand et al. 2000
Szpak <i>Sturnus vulgaris</i>	80% i ad libitum mieszanka	+ ***	+ NS	+ NS	Meijer & Langer 1995
Bogatka <i>Parus major</i>	słonecznik	+ ***	+ ***	+ NS	Nager et al. 1997
	robaki	+ ***	+ ***	+ NS	
Płochacz halny <i>Prunella collaris</i>	nasiona	+ ■	-	-	Nakamura 1995
Modraszka <i>Cyanistes caeruleus</i>	robaki	+ ***	+ NS	+ NS	Nilsson & Svensson 1993
Modraszka <i>Cyanistes caeruleus</i>	jajka	+ ***	+ NS	+ ***	Ramsay & Houston 1997
	tłuszcz	+ ***	+ NS	+ NS	
Modraszka <i>Cyanistes caeruleus</i>	białko + aminokwasy	+ ■	+ ***	+ NS	Ramsay & Houston 1998
	białko	+ ■	+ NS	+ NS	
Modraszka <i>Cyanistes caeruleus</i>	wapń (skorupki)	+ NS	+ NS	+ NS	Ramsay & Houston 1999
Zeberka <i>Taeniopygia guttata</i>	bogata dieta słaba dieta	-	+ ***	+ ***	Rutstein et al. 2004
Muchołówka żałobna <i>Ficedula hypoleuca</i>	owady	+ NS	+ ***	-	Sanz & Moreno 1995
Modrowronka zaroślowa <i>Aphelocoma coerulescens</i>	tłuszcz dużo	+ ***	-	-	Schoech et al. 2004
	białko dużo	+ ***	-	-	
Modrowronka zaroślowa <i>Aphelocoma coerulescens</i>	białko mało tłuszcz dużo	+ ***	-	-	Schoech et al. 2008

Pasówka śpiewna <i>Melospiza melodia</i>	nasiona	+ ***	+ NS	-	Smith et al. 1980
Kawka <i>Corvus monedula</i>	jajka + chleb	+ ***	+ ***	+ NS	Soler & Soler 1996
Modraszka <i>Cyanistes caeruleus</i>	robaki	+ ***	+ NS	-	Svensson & Nilsson 1995
	robaki + jajka	+ ***	+ NS	-	
Muchołówka żałobna <i>Ficedula hypoleuca</i>	wapń (skorupki)	- NS	- NS	+ ■	Tilgar et al. 1999
Bogatka <i>Parus major</i>	wapń (skorupki)	+ NS	+ NS	+ NS	Tilgar et al. 1999
Zeberka <i>Taeniopygia guttata</i>	białko	-	+ NS	+ ***	Williams 1996
	tłuszcz	-	+ NS	+ NS	
Zeberka <i>Taeniopygia guttata</i>	bogata dieta	-	+ ***	+ ***	Williams & Christians 2003
Epoletnik krasnoskrzydły <i>Agelaius phoeniceus</i>	nasiona	+ ***	-	-	Wimberger 1988
Wrona siwa <i>Corvus corone</i>	jajka + kurczaki	+ ***	+ NS	-	Yom-Tov 1974
<b>Nonpasseriformes</b>					
Pustułka <i>Falco tinnunculus</i>	kurczęta	+ ***	+ ***	-	Aparicio 1994
Pustułka <i>Falco tinnunculus</i>	kurczęta	-	-	+ NS	Aparicio 1999
Pustułeczka <i>Falco naumanni</i>	koniki polne	+ ***	-	-	Aparicio & Bonal 2002
Łyska amerykańska <i>Fulica americana</i>	kukurydza, pstrągowa karma	+ ***	+ ***	+ NS	Arnold 1994
Pustułka <i>Falco tinnunculus</i>	myszy	+ ***	+ ***	-	Dijkstra et al. 1982
Bocian biały <i>Ciconia ciconia</i>	gniazda przy wysypisku	+ ***	+ ***	-	Djerdali et al. 2008
Krzyżówka <i>Anas platyrhynchos</i>	pszenica / bogata dieta	- NS	+ ***	+ ***	Eldridge & Krapu 1988
Syczoń krzykliwy <i>Megascops asio</i>	myszy	- NS	- NS	-	Gehlbach & Roberts 1997

Przepiórka japońska <i>Coturnix japonica</i>	limit białko	-	-	+ ***	Grindstaff et al. 2005
Łyska amerykańska <i>Fulica americana</i>	karma dla psów	- NS	- NS	+ ***	Hill 1988
Włochatka <i>Aegolius funereus</i>	myszy, kurczaki	+ ***	+ ***	-	Hornfeldt & Eklund 1990
Łyska <i>Fulica atra</i>	nasiona	- NS	-	- NS	Horsfall 1984
Pójdźka <i>Athene noctua</i>	myszy	+ NS	+ ***	-	Illner 1990
Rybaczek popielaty <i>Ceryle alcyon</i>	ryby	+ ***	-	-	Kelly & Horne 1997
Włochatka <i>Aegolius funereus</i>	myszy	+ ***	+ ***	- NS	Korpimaki 1989
Pustułka <i>Falco tinnunculus</i>	kurczaki	- NS	+ ***	-	Korpimaki & Wiehn 1998
Pustułka <i>Falco tinnunculus</i>	myszy	+ ***	+ ***	-	Meijer et al. 1988
Krogulec <i>Accipiter nisus</i>	ptaki	+ ■	+ ***	-	Newton & Marquiss 1981
Krzyżówka <i>Anas platyrhynchos</i>	białko	-	+ ***	+ ***	Pehrsson 1991
Rybołów <i>Pandion haliaeetus</i>	ryby	+ NS	+ NS	+ NS	Poole 1985
Czapla modra <i>Ardea herodias</i>	ryby	+ NS	+ ***	-	Powell 1983
Orzeł afrykański <i>Aquila wahlbergi</i>	mięso	+ NS	+ NS	+ NS	Simmons 1993
Błotniak afrykański <i>Circus ranivorus</i>	myszy + ryby	-	+ ***	+ NS	Simmons 1994
Bocian biały <i>Ciconia ciconia</i>	gniazdo przy wysypisku	+ ■	+ ■	-	Tortosa et al. 2003
Pustułka amerykańska <i>Falco sparverius</i>	myszy	-	-	+ ***	Wiebe & Bortolotti 1994
Pustułka amerykańska <i>Falco sparverius</i>	myszy	+ NS	-	+ ***	Wiebe & Bortolotti 1995, 1996

<i>Laridae</i>					
Mewa żółtonoga <i>Larus fuscus</i>	karoteny	+ NS	+ NS	+ NS	Blount et al. 2001
Mewa żółtonoga <i>Larus fuscus</i>	ryby	+ NS	+ ■	+ ■	Bolton et al. 1992, Bolton et al. 1993
	tłuszcz	+ NS	+ NS	+ NS	
	jajka	+ NS	+ NS	+ ***	
Mewa trójpalczasta <i>Rissa tridactyla</i>	ryby	+ ***	+ ■	+ ■	Gill et al. 2002
Mewa żółtonoga <i>Larus fuscus</i>	jaja	+ NS	-	-	Hario 1997
	karma dla psów	+ NS	-	-	
Mewa żółtonoga <i>Larus fuscus</i>	ryby	-	+ ■	+ ■	Hiom et al. 1991
Mewa romańska <i>Larus mihachellis</i>	ryby + jajka	+ NS	+ NS	+ ***	Perez et al. 2006
Mewa lodowa <i>Larus glaucescens</i>	karma dla kotów	+ NS	+ NS	+ NS	Reid 1987
Mewa żółtonoga <i>Larus fuscus</i>	jajka	+ NS	-	+ NS	Verboven et al. 2003
Mewa siwa <i>Larus canus</i>	ryby	+ NS	+ NS	+ NS	niniejsze badania
	tłuszcz	+ NS	+ NS	+ NS	
	wapń	+ ■	+ NS	+ NS	

„+” analizowany czynnik; „-” brak badań

„\*\*\*” – istotność  $p < 0,05$

„■” – istotność  $0,05 < p < 0,1$  (lub istotna zależność w 1 z 2 lat badań)

„NS” – brak istotności