

STUDIA NATURAE 56

Mechanizmy osiedlania się samców rokitniczki

Acrocephalus schoenobaenus

Settlement mechanisms in males of sedge warbler

Acrocephalus schoenobaenus

Tadeusz Zając



Kraków 2010

<http://rcin.org.pl>

STUDIA NATURAE jest seryjnym wydawnictwem Instytutu Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk w Krakowie, ukazującym się od 1967 roku. Jego celem jest publikowanie oryginalnych prac, których problematyka wiąże się z ekologicznymi podstawami ochrony przyrody, stanem zagrożenia świata roślin, zwierząt i przyrody nieożywionej oraz możliwością ich aktualnego zabezpieczenia, zwłaszcza w formie ochrony rezerwatowej; zamieszczane są również prace stanowiące dokumentację istniejących i proponowanych przedmiotów ochrony. Każdy zeszyt *Studia Naturae* poświęcony jest jednemu problemowi i zawiera jedną lub kilka prac; często są to wyniki badań zespołowych. Dawniej pismo składało się z dwóch serii: seria A zawierała prace naukowe, seria B – prace popularnonaukowe. W 1993 roku zrezygnowano wydawania serii B. Pismo kontynuuje linię programową serii A, zachowując jej numerację. Prace wydawane są w języku polskim ze streszczeniem w języku angielskim lub w języku angielskim ze streszczeniem polskim.

STUDIA NATURAE is the serial publication of the Institute of Nature Conservation of the Polish Academy of Sciences in Kraków, coming out since 1967. Its main purpose is the dissemination of original papers dealing mainly with ecological foundations of nature conservation, analysis of threats to flora, fauna and inanimate nature, and of the state of their conservation. There are also published documentation works on the existing and proposed objects of protection in Poland. Each fascicle of *STUDIA NATURAE*, deals with one problem and it includes one, or several papers, which often describes results of team-research. Formerly the publication had two series: series A handled scientific papers, while series B, popular-scientific ones. In 1993 editing of series B was stopped. The publication has kept the character of series A and its numeration. Papers are published in Polish with English summary, or in English with Polish summary.

Instytut Ochrony Przyrody PAN

STUDIA NATURAE 56

Mechanizmy osiedlania się samców rokitniczki ***Acrocephalus schoenobaenus***

Mechanisms of settlement in males of sedge warbler
Acrocephalus schoenobaenus

Tadeusz Zając



Kraków 2010

<http://rcin.org.pl>

Redaktor naczelny – Editor in Chief
Henryk OKARMA

Zespół redakcyjny – Associate editors
Małgorzata GONERA, Róża KAŻMIERCZAKOWA,
Agata SKOCZYLAS (sekretarz – secretary)

Rada Redakcyjna – Editorial Board

Zygmunt DENISIUK – Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków
Barbara KAWECKA – Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków
Adam ŁOMNICKI – Instytut Nauk o Środowisku UJ, Kraków
Tadeusz NIEDŹWIEDŹ – Wydział Nauk o Ziemi UŚ, Sosnowiec
Elżbieta PANCER-KOTEJOWA – Wydział Leśny AR, Kraków
Stefan SKIBA – Instytut Geografii UJ, Kraków

Recenzent:
Prof. dr hab. Mariusz CICHONÍ

Projekt okładki i fotografia na okładce – Tadeusz ZAJĄC

Adres Redakcji: al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 12 37 03 549
e-mail: skoczylas@iop.krakow.pl

Copyright by Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków 2010

ISSN 0081-6760

Druk:
Drukarnia Pijarów
ul. Dzielskiego 1, 31-465 Kraków

nakład 200 egz.

<http://rcin.org.pl>

Spis treści

1. WSTĘP	9
2. OBIEKT BADAŃ	16
2.1. Siedlisko	17
2.2. Pokarm	18
2.3. Konkurencja z innymi ptakami trzcinowymi	19
2.4. Wędrówki	19
2.5. Biologia lęgowa	22
2.6. Śpiew	23
2.7. System kojarzeń	25
3. TEREN BADAŃ	29
4. METODY	36
4.1. Jakość siedliska	41
4.2. Pokarm	45
4.3. Zmienność dostosowania	45
4.4. Założenia modeli statystycznych	48
5. WYNIKI	49
5.1. Biologia nidziańskiej populacji rokitniczki	49
5.2. Zmienność dostosowania	59
5.3. Wymagania siedliskowe rokitniczki w skali doliny rzecznej	65
5.4. Wpływ siedliska na zróżnicowanie dostosowania samców	72
5.5. Strategia uzyskiwania terytorium	84
6. DYSKUSJA	95
6.1. System rozrodu	99
6.2. Dobór płciowy	104
6.3. Siedlisko, dostosowanie osobników i regulacja liczebności populacji	107
6.4. Wnioski dla ochrony przyrody	109
SUMMARY	112
LITERATURA	116

Contents

1. INTRODUCTION	9
2. STUDIED SPECIES	16
2.1. Habitat	17
2.2. Food	18
2.3. Competition with other reedbed species	19
2.4. Migrations.....	19
2.5. Breeding biology	22
2.6. Song.....	23
2.7. Mating system	25
3. STUDY AREA	29
4. METHODS	36
4.1. Habitat quality	41
4.2. Food	45
4.3. Fitness variance	45
4.4. Assumptions of selected statistical models	48
5. RESULTS	49
5.1. Biology of the Nida sedge warbler population	49
5.2. Fitness variance	59
5.3. Habitat requirements in scale of river valley	65
5.4. Influence of habitat on differences in fitness of males	72
5.5. Strategy of territory acquisition	84
6. DISCUSSION	95
6.1. Breeding system	99
6.2. Sexual selection	104
6.3. Habitat, fitness of individuals and population regulation	107
6.4. Conclusions for nature conservation	109
SUMMARY	112
LITERATURE	116

*Dedykuję
mojemu ukochanemu bratu Włodkowi,
jako przedstawicielowi sektora działalności gospodarczej,
w odpowiedzi na pytanie, regularnie zadawane
na niedzielnych obiadach u naszej mamy:
„No to na co ostatnio poszły moje podatki?”*

Od autora

Zarządzanie przestrzenią stało się w ostatnich latach jedną z najbardziej istotnych dziedzin życia społecznego. Codzienna prasa pełna jest opisów zmagania o przestrzeń, toczonych na różnych szczeblach administracji i samorządu: o przebieg dróg, lokalizację osiedli, spalarni odpadów, zbiorników zaporowych. Organizując przestrzeń człowiek przejmuje odpowiedzialność za stan środowiska i za utrzymanie naturalnych procesów przyrodniczych w ekosystemach. Skala tej odpowiedzialności jest ogromna, i nie chodzi tylko o wielkie klęski cywilizacyjne, będące konsekwencją złego zarządzania siedliskami (np. zamieranie Morza Aralskiego, czy wielkich jezior afrykańskich w konsekwencji chybionych decyzji melioracyjnych), ale i o codzienną jakość życia (obszary przyrodnicze w mieście), czy elementy kultury (możliwość zobaczenia orla przez młodego Polaka czy Niemca).

Dobre planowanie w chwili obecnej powinno uwzględniać kwestie przyrodnicze, zmuszając inwestorów, planistów, samorządy i administrację do utrzymania naturalnych procesów ekosystemowych i różnorodności biologicznej. Wymaga to powszechnego wdrażania wiedzy o biologii populacji, genetyce i behawiorze zagrożonych gatunków, o technikach zarządzania sieciami obszarów chronionych. Takich zadań nie da się wykonywać bez głębokiego rozumienia procesów przyrodniczych. Szczególna rola przypada tutaj ewolucjonizmowi, jako teorii spajającej całość nauk biologicznych. Kluczowa jest możliwość przeniesienia wiedzy dotyczącej mechanizmów ewolucyjnych i ekologicznych do praktyki, rozwój swego rodzaju inżynierii ochrony przyrody, niezbędnej dla realizacji nowych zadań, np. renaturyzacji siedlisk, czy kompensacji przyrodniczej.

W niniejszym opracowaniu chciałbym się zająć relacją między organizmem a zmieniającą się przestrzenią. We współczesnej biologii ewolucyjnej jedną z najciekawszych poznawczo i najważniejszych praktycznie kwestii wydaje mi się poznanie mechanizmów dotyczących osiedlania się. Trafna decyzja osobnika powinna skutkować wyborem dobrego miejsca do przeżycia i wydania potomstwa, natomiast wybranie złego miejsca likwiduje podejmującego decyzję osobnika lub przynajmniej zmniejsza liczbę potomstwa, ostatecznie prowadząc do zaniku jego linii dziedziczenia w konkurencji z innymi. Badanie tej sfery behawioru osobnika jest szczególnie ważne w obliczu dramatycznych i trudnych do wyjaśnienia spadków liczebności różnych gatunków, licznych kolonizacji (np.

zajmowania przestrzeni miejskiej przez dzikie do niedawna gatunki), czy prawdziwej inwazji gatunków obcych, ułatwionej poprzez globalizację.

Problem wyboru siedliska to problem opisanie mechanizmów decyzyjnych, właściwego rozpoznawania sygnałów środowiskowych, ewolucji strategii życiowych i zdolności tych mechanizmów do przekształceń przystosowujących dany organizm do bardzo szybko zmieniających się warunków środowiska. Cały ten blok zagadnień musi być dobrze zbadany, rozumiany i wdrożony w konkretnych rozwiązaniach technicznych, jeżeli mamy poradzić sobie z utrzymaniem naturalnych procesów przyrodniczych i związanego z tym krajobrazu. Dlatego moim celem jest przedstawienie Czytelnikowi opracowania obejmującego zarówno kontekst współczesnej wiedzy na temat wpływu zróżnicowanego przestrzennie siedliska na mechanizmy osiedlania się zwierząt, jak i syntezę moich własnych badań na ten temat, które razem ze współpracownikami prowadzę od ponad 10 lat na rokitniczce *Acrocephalus schoenobaenus*, gatunku drobnego ptaka wędrownego, zasiedlającego tereny podmokłe.

Podziękowania

Niewątpliwie nigdy by nie doszło do powstania niniejszej rozprawy, gdyby nie długie lata współpracy z Wojtkiem Solarzem i Wojtkiem Bielańskim, dawniej również Wieśkiem Królem, moimi sprawdzonymi przyjaciółmi, dzielącymi ze mną trudy badań. Dzięki nim mógł powstać warsztat pracy, którym się posługujemy: bazy danych, GPS, GIS. Joasia Korzeniak opisała szatę roślinną tego terenu. Liczna rzesza bezinteresownych osób pomagała w realizacji prac terenowych, spośród których największe zasługi położyli: Adam Ćmiel, Ola Gądek, Marcin Hus, Kuba Janik, Kasia Nowak, Bartek Pirga, Kasia Śnigórska, Marek Śmiałek. Szczególne wyrazy wdzięczności należą się Państwu Władysławie, Marii i Janowi Rechowiczom, którzy goszczą nas w swoim gospodarstwie w Umianowicach z całym „dobrodziejstwem” inwentarza już od 15 lat. Rozprawa wiele zyskała dzięki uwagom Pawła Adamskiego, Wojciecha Bielańskiego, Wojciecha Solarza, Pawła Olejniczaka i bardzo rzeczowej recenzji wydawniczej prof. dr hab. Mariusza Cichonia. Szczególne wyrazy wdzięczności za ogrom bezinteresownej pracy redakcyjnej włożonej w przygotowanie pracy do druku składam dr hab. Róży Kaźmierczakowej oraz Andrzejowi Kalembie, który przygotował oprawę graficzną. Nic nie mam do powiedzenia swojej żonie Katarzynie – jak to w starym, dobrym małżeństwie, ona i tak wszystko wie i rozumie.

Abstrakt: Procesy związane z wyborem siedliska i osiedlaniem się osobników ciągle są słabo poznane. W niniejszej rozprawie analizuję, w jakich warunkach zmienność zasobów występująca na poziomie pojedynczych osobników, miała istotne konsekwencje dla indywidualnych strategii uzyskiwania terytorium, ewolucji systemu rozrodczego i liczebności populacji.

Badano populację rokitniczki zamieszkującą obszar naturalnych bagien w dolinie Nidy. Ptaki liczono w całej dolinie, a na trzech powierzchniach badawczych odławiano wszystkie pojawiające się osobniki, które były indywidualnie znakowane i później obserwowane. Dodatkowo sprawdzano ich sukces gniazdowy oraz mierzono wymiary ich ciała i różnorodność śpiewu. Populacja poddana badaniom szczegółowym była względnie stabilna, składała się średnio z 43 par i 31 nieskojarzonych samców.

Liczenia w dolinie rzecznej wykazały, że występowanie tego gatunku jest powiązane z występowaniem starorzeczy i szerokością doliny, podczas gdy analiza procesu osiedlania się samców pokazała, że samce osiedlają się w miejscach z dużym pokryciem szuwarami: trzcinowym i pałkowym. Stopień pokrycia terenu wysokimi szuwarami był pozytywnie powiązany z sukcesem kojarzeniowym samca i prawdopodobieństwem lokalnej rekrutacji młodych: data przylotu samca (odzwierciedlająca jego jakość osobniczą) wpływała bezpośrednio na jego sukces kojarzeniowy i tą ścieżką wpływała pośrednio na ostateczny sukces rozrodczy, podczas gdy wśród samców, które skojarzyły się z samicami, to jakość terytorium kształtowała ostateczny sukces rozrodczy, liczony liczbą lokalnych rekrutów.

W badanej populacji występowała duża liczba nieskojarzonych samców. Większość z nich w następnych sezonach zdobywała terytoria i gnieździła się na terenie badań. Nie różniły się one od samców lęgowych wymiarami ciała, również repertuar ich śpiewu nie różnił się w porównaniu do samców monogamicznych (obydwa rodzaje samców miały jednak istotnie uboższy repertuar śpiewu od samców poligamicznych). Samce nieęgowe przylatywały nieznacznie później na teren badań od samców lęgowych (3–10 dni), jednak często opuszczały go już przed okresem receptywności później przylatujących samic. Samce poprawiały jakość terytoriów w ciągu swojego życia. Możliwość poprawienia jakości terytorium zależała od daty przylotu: im wcześniej samiec przyleciał, tym lepsze zajmował terytorium. Poprawienie terytorium było powiązane z wyższą lokalną rekrutacją młodych.

Wydaje się, że do zrozumienia funkcjonowania systemu rozrodczego rokitniczki potrzebne są dwa klucze: pierwszy to bardzo zróżnicowany sukces rozrodczy samców, oparty na strukturze siedlisk, drugi to zasada pierwszeństwa w zajmowaniu terytoriów. Sukces rozrodczy rokitniczki różnicuje się na dwóch etapach: kojarzeń i lokalnej rekrutacji młodych. Obydwa te etapy są bezpośrednio i pośrednio związane z jakością terytorium.

Słowa kluczowe: wybór siedliska, jakość terytorium, rokitniczka, *Acrocephalus schoenobaenus*, data przylotu, rekrutacja.

Abstract: Process of habitat selection, although fundamental for individual's survival and reproduction, still remains far from being explained. Most of the studies rarely adopt approach based on studying differences in environmental features on the level of individuals. In this thesis, I studied the influence of environmental features on breeding system of Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. Sedge warbler is a small, migrating, insectivorous passerine, well known from intensive sexual selection. It inhabits wetlands, mainly areas of tall wetland vegetation. During 1995–2005 three subpopulations of colour ringed individuals of this species (ca 43 pairs and 31 unmated males) were studied in area including three distinctive wetlands (the valley of Nida river near Pińczów town, Southern Poland), with some supplemental surveys in the whole area of Nida river valley.

In the scale of whole river, sedge warbler was occurring in broader parts of the valley, with larger number of old river beds. During spring arriving males settle first in sites with larger coverage of tall wetland vegetation (common reed *Phragmites australis* and cattail *Typha latifolia*). Very intensive competition for territories was observed, with number of conflicts between males more strongly related to period of male settlement, than with the period of female receptivity. There was a high proportion of unmated males in this population and low number of polygynous matings. Parental care was done by both parents, food was based mainly on small winged insects (mainly aphids) and large caterpillars foraging on cattail. Young can fledge very quickly (12th day after hatching), however parental feeding was prolonged until ca one month after hatching. The main cause of nesting failure were predation and floods.

The highest variance of relative fitness found in this population was related to mating success and recruitment success. These two variables were related to amount of tall wetland vegetation in male's territory – larger area of tall wetland vegetation results in higher probability of successful mating and young recruitment. In depth analysis shows, that mating success was strongly related to arrival date, which rather reflected its individual quality, whereas recruitment success was related to quality of territory. Because earlier arrival enables male to occupy better territories, indirectly it influences also recruitment success.

There was a large number of unmated males in studied population. No differences were found in their individual quality (song diversity, body measurements) in comparison to paired males and most of them were later found as breeding males in studied population. Males successively increased the area of tall wetland vegetation in their territories during their lives, with the largest changes found between the first and the second breeding season. The magnitude of territory quality change was proportional to earlier or later arrival, and increase in territory quality was related to increase in recruitment success. There was no influence of breeding failure on territory fidelity.

It seems, that the basic feature influencing the breeding system of sedge warbler is very large variation in habitat quality occurring in the scale of individuals, which causes very intensive competition for territories and mating. Such a competition enables development of other important features of the species' biology – very fast migration rate, intensification of sexual selection and site-dependent population regulation.

Key words: habitat selection, territory quality, sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*, arrival date, recruitment.

1. WSTĘP

Rolę siedliska w kształtowaniu dynamiki populacji uświadomiono sobie już bardzo dawno (Malthus 1798, Verhulst 1838, Moffat 1903). Choć pierwsze prawa dynamiki populacji dobrze opisują zmiany liczebności osobników w czasie i pozwalają na przewidywanie trendów liczebności (Pearl 1925), niewiele wnoszą do rozumienia mechanizmu tych zmian. Mechanizmy rządzące demografią i rozmieszczeniem populacji okazały się być skomplikowane i ciągle pozostają dalekie od wyjaśnienia (przegląd Hanski 1990, Turchin 1995, Wolda 1995, Turchin 1999, Murray 1999).

Oczywiście, każda nauka, również biologia populacji, przechodzi określone fazy rozwoju. Pierwsze prawa dotyczące liczebności populacji i ich relacji z siedliskiem niejako z konieczności opierały się na daleko idących uproszczeniach, przede wszystkim dotyczących siedliska. Jest naturalne, że badacze opisujący proste zasady rządzące liczebnością osobników (np. *density-dependence*, Nicholson 1933) nie robili prawie żadnych założeń dotyczących siedliska. Pierwsze modele zakładające istnienie siedlisk różniących się jakością, mówią o siedliskach dużych, wewnętrznie jednorodnych. Tego rodzaju podejście charakteryzuje nie tylko wczesne modele, jak model bufora populacyjnego (Kluyver i Tinbergen 1953, Brown 1969), czy model idealnego swobodnego rozmieszczenia (ang. *Ideal Free Distribution*, *IDF*, podobnie w modelu ang. *Ideal Dominance Distribution*, *IDD*, Fretwell i Lucas 1969), ale i modele szeroko omawiane również obecnie, np. źródło-ujście (Holt 1985, Pulliam 1988).

Z drugiej strony od dość dawna wielu badaczy zwracało uwagę na wyraźne wewnętrzne zróżnicowanie siedlisk. Już w 1954 r. australijski entomolog H.G. Andrewartha (1954) opublikował ogromną dokumentację zmienności liczebności i przestrzennego rozmieszczenia w populacjach pospolitych owadów, wskazującą na doniosłą rolę wewnętrznego zróżnicowania siedliska w odtwarzaniu się populacji po okresach spadku liczebności (Birch i Browning 1993). Podobne szeroko cytowane i dyskutowane obserwacje pochodziły z eksperymentalnych środowisk stworzonych przez Huffakera (1958, 1991), który wykazał, że w układzie drapieżnik-ofiara skomplikowany układ rozmieszczenia zasobów w przestrzeni gwarantuje przeżywanie populacji ofiary. Według tych klasycznych prac, przetrwanie populacji uzależnione jest od istnienia wysokiej zmienności rozmieszczenia zasobów wewnątrz siedliska, różnego rodzaju „mateczników” na tyle produktywnych, że są w stanie kompensować wpływ niezależnych od zagęszczenia czynników fizycznych, losowych wahań liczebności lub zależnego od zagęszczenia wpływu drapieżników, czy patogenów i odtwarzają wysoką liczebność populacji dzięki lokalnej nadprodukcji osobników.

Po opublikowaniu inspirującej pracy Howarda (1920) zwrócono uwagę, że osobniki swoim zachowaniem reagują na jakość siedliska. Operując na różnych siedliskach, Kluyver i Tinbergen (1953) wykazali, że jakość danego siedliska wpływa na rozmieszczenie osobników w przestrzeni; osobniki zawsze starają się zasiedlić siedlisko bogatsze. Zarówno Moffat (1903), Svardson (1949), jak i Brown (1969) zauważyli, że istnienie siedlisk o różnej jakości może prowadzić do regulowania liczebności populacji nawet poprzez tak silne mechanizmy, jak występowanie osobników niełęgowych, dla których zabrakło wolnego miejsca do osiedlenia się (ang. *floaters*). Fretwell i Lucas (1969), opisując modelem matematycznym proces wyboru siedliska przy osiedleniu się (*IDF/IDD*), zwrócili uwagę, że jakość siedliska jest pojęciem względnym – zale-

ży od liczby osiedlających się osobników. Samo osiedlanie się kolejnych osobników zmienia „względna” jakość siedliska – to samo siedlisko będzie miało wyższą jakość dla pierwszego osobnika i o wiele niższą dla n -tego. Populacyjne konsekwencje osiedlania się osobników w różnych siedliskach będą inne w zależności od zachowania się zwierząt, na przykład populacje mogą osiągnąć różny stan równowagi liczebnościowej między siedliskami, w zależności od tego czy konkurencja między osobnikami ma charakter swobodny (sensu *scramble competition*, Nicholson 1954), czy też konkurują one przez dominację (sensu *contest competition*, Nicholson *l.c.*). Klasycznym przykładem uwzględniania zmienności wewnątrz siedliska jest występowanie subpopulacji w modelu metapopulacji Levinsa (1969), chociaż na ogół zakłada się tutaj zróżnicowanie siedliska raczej w dużej skali.

Kwestia istnienia zmienności wewnątrz siedliska w bardzo małej skali przestrzennej, w skali pojedynczych terytoriów, jasno wynikała z pierwszych modeli poligynii, zwłaszcza szeroko znanego modelu progu poligynii (ang. *polygyny threshold model*), albo modelu poligynii przez obronę zasobów (ang. *resource defense polygyny*; Orians 1962, Verner i Willson 1966, Orians 1969), jednak przez ogół ekologów nie została zauważona. Choć decyzja samic o osiedlaniu się na terytorium uprzednio skojarzonego samca jest wyjaśniana w sposób analogiczny do modelu *IFD* Fretwella i Lucasa (1969), to model progu poligynii zwraca także uwagę na fakt, że zmienność zasobów w małej skali nie tylko tłumaczy rozmieszczanie się osobników w przestrzeni, ale i ogromne różnice w ich sukcesie reprodukcyjnym (zwielokrotniony sukces niektórych samców i koszt poligynii dla samic; Pribil 2000, Pribil i Searcy 2001) oraz powstawanie specyficznych przystosowań związanych z doбором płciowym.

Kwestia istnienia zmienności siedliska w małej skali przestrzennej była jednocześnie stale wykazywana w badaniach terenowych. Zróżnicowanie zasobów w skali pojedynczych terytoriów wykryto u wiewiórek z rodz. *Tamiasciurus* spp. (Smith 1968). Zróżnicowanie to miało istotny wpływ na prawdopodobieństwo przeżycia zimy – tylko nieliczne terytoria pozwalały na przetrwanie najsurowszych zim. Krebs (1971) usuwając terytorialne samce sikory bogatki *Parus major*, zamieszkujące las mieszany wykazał, że opróżnione terytoria były obejmowane przez samce zamieszkujące okoliczne aleje i żywopłoty. Indywidualny sukces rozrodczy maskonurów *Fratercula arctica*, według Nettleshipa (1972), mógł być dwa razy wyższy na stromych ścianach skalnych niż w norach położonych na płaskim terenie. Andren (1990) sugerował regulację liczebności populacji sójek *Garrulus glandarius* w wyniku większej śmiertelności lęgów, zakładanych w okresach wysokiej liczebności populacji przez młodsze osobniki w gorszych siedliskach. Newton (1991) udowodnił, że osiedlające się krogulce *Accipiter nisus* kierują się nawet nie jakością płatów siedliska, ale wręcz jakością indywidualnych terytoriów, a wraz z wiekiem osobniki przesuwają swoje terytoria na lepsze miejsca. Na podstawie tego rodzaju obserwacji można by założyć, że istniejąca w małej skali zmienność w zasobności siedliska istotnie oddziałuje na dynamikę całej populacji. Równocześnie Łomnicki (1978, 1980) zwrócił uwagę na doniosłą rolę różnic w jakości poszczególnych osobników i wpływ nierównego podziału zasobów pomiędzy osobniki na dynamikę populacji. Takie spojrzenie zwiastowało pewną rewolucję, bowiem stosując podejście Łomnickiego można wyprowadzić właściwości populacji z właściwości osobników i ze zmienności zasobów występującej również na poziomie osobników.

Tego rodzaju założenia stały u podstaw modelu idealnego rozmieszczenia według pierwszeństwa (ang. *ideal pre-emptive distribution, IPD*; Pulliam i Danielson 1991). W modelu tym Pulliam i Danielson wykazali, że mechanizm rozmieszczania się zwierząt może działać na poziomie pojedynczych terytoriów, jeżeli osobniki będą zajmowały pojedyncze stanowiska lęgowe w kolejności uzależnionej od spodziewanego w nich sukcesu reprodukcyjnego. Niemal równolegle Dhondt i in. (1992) sformułowali bardzo podobną hipotezę heterogeniczności siedliska (ang. *habitat heterogeneity hypothesis, HHH*), według której poszczególne stanowiska rozrodcze zwierząt różnią się jakością na tyle, że mogą wpływać na dynamikę populacji w zależności od proporcji dobrych i złych stanowisk zajętych przez osobniki budujące tę populację. Zależności te podsumowuje model regulacji liczebności populacji według stanowisk (ang. *site-dependent population regulation*), zaproponowany przez Rodenhousa i in. (1997), sformułowany matematycznie w pracy McPeeka i in. (2001). Według tego modelu, jeżeli liczebność populacji jest niska, osobniki zajmują tylko najlepsze stanowiska rozrodcze, powodując wzrost liczebności populacji. Kiedy jej liczebność wzrośnie na tyle, że osobniki będą zmuszone zajmować stanowiska rozrodcze o bardzo niskiej jakości, to przyrost populacji spadnie. Mechanizm ten ma charakter sprzężenia zwrotnego.

Z powyższych rozważań wynika, że – biorąc pod uwagę istnienie silnego wewnętrznego zróżnicowania jakości siedliska – zarówno dla indywidualnego sukcesu rozrodczego osobnika, jak i liczebności populacji szczególnie ważny jest indywidualny wybór miejsca do rozrodu. Pomimo długiej tradycji badań (np. Grinnell 1917) i bardzo licznych publikacji dotyczących wyboru siedliska, rozstrzygnięcie, jak ten mechanizm funkcjonuje, ciągle jest trudne (Cody 1981, Jones 2001). Wydaje się, że powinien on podlegać optymalizacji, podobnie jak mechanizm optymalnego żerowania (Stephens i Krebs 1986), kiedy osobnik żerując optymalizuje między odległością, czasem manipulacji i wielkością ofiary. W czasie wyboru stanowiska rozrodczego osobnik musi analogicznie pokonać określoną drogę, spędzić pewien czas dokonując oceny danego stanowiska, przyjmując jakieś kryterium jego jakości, na tyle wysokie aby umożliwiałoby rozród. Ostateczny sukces osobnika będzie jednak w ogromnej mierze zależał od trafności oceny stanowiska. Musi tutaj funkcjonować szczególnie silnie powiązany z dostosowaniem mechanizm oceny jakości zróżnicowanych, ważnych cech środowiska (nie tylko zasobność w pokarm, ale i bezpieczeństwo, czy jakość środowiska fizycznego), dotyczący małej skali przestrzennej (głównie terytorium, ale np. u dziuplaków rozstrzygająca może być jakość pojedynczej dziupli – Wesołowski 2002, Wesołowski i in. 2002). Kluczowe jest tutaj poznanie mechanizmu rozpoznawania sygnałów środowiskowych i ustalenie, jakie szczegółowe cechy mogą być przez osobniki brane pod uwagę (np. resztki ofiar świadczące o drapieżnictwie – Ekner, Tryjanowski 2008). Wpływ właściwego rozpoznania sygnałów środowiskowych na dostosowanie i w konsekwencji na dynamikę populacji może być tak duży, że przy zerwaniu zależności między sygnałem środowiskowym a dostosowaniem osobników, mówi się wręcz o mechanizmie pułapki ekologicznej (Gilroy i Sutherland 2007). Istnieją klasyczne przykłady sytuacji, w których atrakcyjne sygnały środowiskowe nie odzwierciedlają wysokiej jakości siedliska, np. wysoka śmiertelność lęgów u ptaków zamieszkujących obrzeża lasów (Gates i Gysel 1978), wązki przystępujące do rozrodu na granitowych nagrobkach (Horvath i in. 2007), jętki składające jaja na asfalcie (Kriska i in. 1998). Równie niebezpieczne

jest nierozpoznawanie pewnych sygnałów środowiskowych, jak np. występowania antropogenicznych trucizn (Newton 1998).

Pytanie o mechanizmy decyzji osiedlania się działające w różnej w skali przestrzennej, to pytanie w dużej mierze o względną siłę różnych sygnałów środowiskowych. Orians i Wittenberger (1991) stwierdzili, że samice kacyka żółtogłowego *Xanthocephalus xanthocephalus* osiedlają się na bagnach o wyższym zagęszczeniu owadów latających, oceniając na tej podstawie zasobność siedliska w dużej skali przestrzennej, jednak wybór konkretnego terytorium wykazywał związek tylko z gęstością roślinności, czyli taką cechą siedliska, która odpowiada za bezpieczeństwo danego lęgu. Zatem osiedlanie się miałooby charakter hierarchicznej decyzji (najpierw ogólny wybór płatu siedliska na podstawie jego zasobności, potem szczegółowe rozpoznanie stanowisk rozrodczych). Niektóre badania wydają się potwierdzać mechanizm ogólnej oceny siedliska.

Petit i Petit (1996) na podstawie badań zasiedlania budek lęgowych rozmieszczonych w dolinie rzeki Tennessee przez bursztyнки *Protonotaria citrea* wykazali, że sposób ich osiedlania się w gradiencie wilgotności doliny idealnie odpowiadał klasycznym modelom efektu buforowego i *IFD/IDD*: bursztyнки najpierw maksymalnie wypełniły terytoriami pierwszy rząd budek przylegający do rzeki, a potem dopiero zajmowały budki położone na bardziej suchym terenie. Lundberg i in. (1981) obserwowali, że muchołówki żałobne *Ficedula hypoleuca* zajmują budki lęgowe w uboższym lesie iglastym około tydzień później niż w żyznym lesie liściastym. Problem z tego rodzaju badaniami polega jednak na tym, że nie badano zmienności między terytoriami w małej skali. Jeżeli terytoria bursztynek położone przy rzece były lepsze, lecz bardzo podobne do siebie, to obserwowalibyśmy wzorzec zasiedlania „wg siedliska” nawet jeżeli bursztyнки zasiedlają „wg stanowisk”, co mogłoby być wykazane przy innej strukturze siedliska lub bardziej szczegółowym jego zbadaniu.

Wydaje się, że mechanizm oparty na ogólnej ocenie siedliska może rządzić wyborem miejsc niełgowych, np. zimowania siewkowatych gromadzących się w żyznych ujściach rzek – każde z tych miejsc to wewnętrznie jednorodne namulisko, a zmienność zasobności siedliska pojawia się dopiero między odległymi lokalizacjami (Gill i in. 2001). Jeżeli, jak to opisano u trzcinniczka *Acrocephalus scirpaceus* (Borowiec 1992), właściciele różnych terytoriów w okresie karmienia piskląt będą mieli jedno wspólne miejsce żerowania, to różnice w lokalizacji i zasobności terytoriów mogą być mało istotne. Jednak u wielu gatunków mogą istnieć cechy siedliska, których wartość przewyższa pozostałe, np. obecność budki lęgowej może przeważać nad zasobnością terenu w pokarm (von Haartman 1956). Wydaje się, że opieranie się na jednej wyraźnej cesze powinno być przez dobór preferowane, np. u kolibrów taką cechą wydaje się ilość nektaru wydzielana przez bronioną kępę kwiatów (Trombulak 1990), z drugiej strony ocena oparta na jednej tylko cesze nie zawsze się sprawdza (Tye 1992).

Istnieje wiele przykładów badań wskazujących na ogromne znaczenie różnic między poszczególnymi terytoriami. U niektórych gatunków występuje zadziwiająca powtarzalność przebiegu granic terytoriów zajmowanych w tym samym miejscu w ciągu wielu lat przez różne osobniki (Greenberg i Gradwohl 1997). Według danych Naef-Danzera (2000), dla pary lęgowych sikor w zasadzie całą bazę pokarmową może stanowić kilka-kilkanaście drzew. U pokrzewki kasztanowatej *Sylvia undata*, lokalizacja terytoriów korelowała z rodzajem pokrycia terenu, głównie zaroślami z dużym udziałem kolcolistu

Ulex europaeus i obszarami odsłoniętej gleby (van der Berg i in. 2001). Podobne przykłady stabilności terytoriów, a jednocześnie ogromnych różnic w ich jakości podaje Zając i in. (2008b), sugerując, że za powtarzalność lokalizacji terytorium odpowiada stały wzorzec pokrycia terenu wysokimi szuwarami.

Problem wyboru stanowiska rozrodczego dodatkowo komplikuje fakt, że wybór ten dokonywany jest zazwyczaj wcześniej niż pojawiają się czynniki wpływające na sukces rozrodczy (Hilden 1965, ciekawym przykładem jest mazurek *Passer montanus*, u którego wybór miejsca gniazdowego może odbywać się jesienią – Pinowski i in. 2006). Zatem samiec, zwłaszcza w pierwszym sezonie rozrodczym, osiedla się nie mając aktualnej wiedzy o stanie siedliska: prawdopodobieństwie skojarzenia się, rzeczywistej zasobności pokarmowej, występowaniu potencjalnych konkurentów, drapieżników, czy pasożytów. Prawdopodobieństwo sukcesu może oprzeć na podstawie wrodzonych mechanizmów oceny sygnałów środowiskowych.

Nasuwa się jednak pytanie, w jakim stopniu osobnik może wykorzystywać indywidualne doświadczenie nabyte w ciągu życia. Na pewno powinien kierować się doświadczeniem zdobytym w miejscu urodzenia (ang. *natal experience*; Davis i Stamps 2004). Osobniki podczas osiedlania się mogą również kierować się obecnością innych osobników z tego samego gatunku (ang. *conspecific attraction*; Kiester 1979) lub nawet ich sukcesem rozrodczym (ang. *public information*; Doligez i in. 2002). Starsze osobniki mogą podejmować decyzję na podstawie swojego własnego doświadczenia z poprzednich lęgów i prostej reguły decyzyjnej: „osiągnąłeś sukces – zostań na miejscu, straciłeś lęg – przenieś się” (Haas 1998). Pomimo dość dużej literatury na ten temat (przegląd: Hoover 2003), ciągle pozostają wątpliwości, na ile ta reguła jest wiążąca. Na przykład samce trzcinia-ka nie są wierne swoim terytoriom, ale zmieniają je na lepsze, jeżeli tylko jest okazja (Bensch i Hasselquist 1991). Podobnie u ostrygojada *Haematopus ostralegus* osobniki zajmujące niekorzystne terytoria (w głębi łądu lub na namuliskach) całe życie dążą do przesunięcia swojego terytorium na linię brzegową (Ens i in. 1992, 1995).

Dla zrozumienia wpływu wieku i doświadczenia na wybór stanowiska rozrodczego kluczowa jest obserwacja Zacka i Stutchbury’ego (1992) oraz Ensa i in. (1992, 1995). Stwierdzili oni, że dla osiedlającego się ptaka prawdopodobieństwo sukcesu jest podobne, gdy osiedli się wcześniej na gorszym terytorium lub później, ale na terytorium znacznie lepszym. Według modeli teoretycznych (Kokko i Sutherland 1998) strategię tego rodzaju mogą występować z różną częstością w zależności od liczebności populacji – w małych populacjach lepiej być osobnikiem swobodnym, w dużych stabilnych populacjach lepiej sprawdzi się czekanie w kolejce do najlepszego terytorium. U gatunków, u których przeżywalność osobników jest bardzo wysoka przy ograniczonych możliwościach dyspersji i znalezienia wolnego miejsca, uzyskanie terytorium możliwe jest tylko przy swoistych i skomplikowanych strategiach socjalnych. U namorzynka seszelskiego *Acrocephalus sechellensis*, młody samiec zakłada małe terytorium na obrzeżach terytorium swoich rodziców, które sukcesywnie powiększa wraz z wiekiem, „wypaczkowując” w niezależne terytorium lęgowe (Komdeur i Edelaar 2001). Podobny jest system „pomocników” przy gnieździe, kiedy jedynym wyjściem dla młodego osobnika jest długie czekanie na zwolnienie się terytorium, na którym „pomaga” (Woolfenden i Fitzpatrick 1984).

Jeżeli tylko można znaleźć lepsze stanowisko lęgowe, osobnik powinien porzucić dotychczasowe stanowisko i zająć to lepsze (Newton 1998, p. 55). Newton (1991),

w długoterminowych badaniach ekologii krogulca *Accipiter nisus* wykazał, że pary lęgowe w powtarzalny sposób zajmowały te stanowiska, w których ich sukces rozrodczy był wysoki i w ciągu całego życia przesuwwały swoje terytoria ze stanowisk o niskim sukcesie lęgowym do stanowisk o wysokiej jakości. Osobniki niełęgowe zajmowały udostępniane stanowiska tylko wtedy, gdy te były wysokiej jakości.

Jeżeli założymy, że istnieje duża zmienność między poszczególnymi stanowiskami, czas życia osobnika jest odpowiednio długi, a koszty zmiany stanowiska niskie, to według modelu sformułowanego przez Switzera (1993), każdy z osiedlających się samców powinien między sezonami lub kolejnymi w sezonie próbami lęgowymi zmieniać stanowisko rozrodcze na lepsze, dopóki nie zajmie najlepszego z dostępnych stanowisk. Istnieją liczne przykłady tego rodzaju zachowań, np. pochodziób czarnodzioby *Chionis minor* przejmując w ciągu życia kolejno sąsiadujące terytoria tak, aby zająć terytorium obejmujące kolonię ptaków morskich, gdyż wtedy osiąga najwyższy sukces (Bried i Jouventin 1998). U trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus* wykazano brak przywiązania samców do terytorium (Bensch i Hasselquist 1991). Te spośród nich, które przylatują wcześniej niż w roku poprzednim, zajmują lepsze terytoria, zyskując dzięki temu wyższy sukces lęgowy. Samce mrówkowodnika ciemnego *Cercomacra tyrannina* przy każdej okazji zmieniają terytorium i partnera na lepsze (Morton i in. 2000). W Finlandii w okresach niskiej fazy cyklu gryzoni, sowy włochatki *Aegolius funereus* po wyeksploatowaniu pokarmu na zajmowanym stanowisku przenoszą się w inne miejsca (Korpimäki 1993).

Nasuwa się zatem pytanie o możliwość przejęcia terytorium przez samca imigrującego do populacji. Samce łuszczyka wielobarwnego *Passerina ciris* angażują się aktywnie w konflikty, aby przejąć najlepsze terytoria od ich zeszłorocznych właścicieli (Lanyon i Thompson 1986). U nura lodowca *Gavia immer* stwierdzono przejęcie terytorium należącego poprzednio do innego samca w ponad 40% przypadków, przy czym istotna część przejęć nastąpiła w drodze otwartej agresji (Piper i in. 2000). Samce cietrzewia *Tetrao tetrix* gromadzą się na tokowiskach, na których centralne miejsce gwarantuje najwyższy sukces kojarzeniowy, a walcząc przez całe życie dążą do przesunięcia terytorium jak najbliżej środka tokowiska (Kokko i in. 1998). U wielu gatunków występuje bardzo duży udział samców niełgowych, np. u słowika rdzawego *Luscinia megarhynchos* (Amrhein i in. 2007), czy rokitniczki (Zając i Solarz 2004) połowa samców nie kojarzy się, zatem teoretycznie powinny stale dążyć do przejęcia lepszego terytorium, umożliwiającego zdobycie partnerki. Zjawisko agresywnego przejęcia falsyfikowałoby zasadę pierwszeństwa (ang. *pre-emption*), według której prawdopodobieństwo przejęcia terytorium już zajętego jest niskie. Zasada pierwszeństwa została pośrednio potwierdzona na przykładzie rudzika *Erithacus rubecula*, bowiem prawdopodobieństwo utrzymania terytorium przez samce tego gatunku zwiększa się wraz z upływem czasu od jego zajęcia (Tobias 1997).

Powyższy przegląd wskazuje, że pomimo niewątpliwego postępu badań, mechanizmy wyboru siedliska ciągle pozostają dalekie od wyjaśnienia. Warto zauważyć, że postępowanie w tej dziedzinie zawdzięczamy coraz bardziej wnikliwej analizie zachowania poszczególnych osobników. Główny problem analizowany w tej rozprawie to pytanie o wpływ zmienności zasobów w środowisku na poziomie pojedynczych osobników na indywidualne strategie uzyskiwania terytorium, zarówno podczas corocznego osiedlania się, jak i w czasie całego życia osobnika, rolę zmienności zasobów w kształtowaniu dynamiki liczebności i rozmieszczenia populacji w przestrzeni oraz ewolucji systemu rozrodczego

u badanego gatunku. Istnienie silnego, wewnętrznego zróżnicowania jakości siedliska na poziomie pojedynczych osobników nasuwa pytanie o mechanizm rozpoznawania jakości siedliska i rolę silnych sygnałów środowiskowych w tym procesie, a także o występowanie związku między jakością indywidualną osobnika a jakością zajmowanego przez niego siedliska. Chcę zweryfikować hipotezę idealnego rozmieszczenia według pierwszeństwa i wykazać, że pozornie jednolite siedlisko rozlewisk rzecznych może być w znacznym stopniu zróżnicowane na poziomie pojedynczych osobników, że ma to wpływ na mechanizm osiedlania się i późniejszy sukces lęgowy i system rozrodczy samców. Chcę szczegółowo opisać mechanizm osiedlania się w odniesieniu do prostej cechy środowiskowej, jak również – w oparciu o niezależnie mierzalną cechę środowiskową – zweryfikować mechanizm pierwszeństwa i wytłumaczyć, jak mechanizm ten wpływa na funkcjonowanie systemu rozrodczego tego gatunku. W niniejszej pracy podjąłem również próbę wyjaśnienia znacznej proporcji samców niełęgowych oraz chcę pokazać mechanizm maksymalizowania jakości zajmowanego stanowiska rozrodczego w ciągu całego życia osobnika.

Zadaniem niniejszej rozprawy jest przedstawienie wyników moich badań nad wyżej opisanymi mechanizmami, które wykonałem na rokitniczce *Acrocephalus schoenobaenus*, małym owadożernym ptaku z rodziny pokrzewkowatych *Sylviidae*, znanym z silnego doboru płciowego, działającego w oparciu o niezwykle rozbudowaną indywidualną zmienność śpiewu (Catchpole i in. 1984), z umiarkowanego poziomu kojarzeń poza parą lęgową (Långfors i in. 1998) i z okazjonalnej poligynii (Dyrch 1988).

2. OBIEKT BADAŃ

Rokitniczka *Acrocephalus schoenobaenus* (L., 1758) to niewielki owadożerny ptak z rodziny Pokrzewkowatych *Sylviidae* (podrząd Śpiewające *Oscines*, rząd Wróblowe *Passeriformes*; Ryc. 1). Długość jej ciała sięga ok. 13 cm, rozpiętość skrzydeł ok. 17–21 cm (Cramp 1992). Wierzch ciała jest jasnobrązowy z rdzawo-brązowym kuprem i wyraźnymi ciemnymi lotkami drugorzędowymi, spód ciała kremowo-biały, charakterystyczna jest jasna brew, kontrastująca z ciemnym wierzchem głowy. Płcie ubarwione są praktycznie tak samo, młode odróżnialne są od dorosłych tylko w sezonie urodzenia. Samice są nieznacznie mniejsze (Zajac – dane niepubl.). Przeciętna oczekiwana długość życia ptaków dorosłych wynosi 1,05 roku (Literak i Pikula 1996). Najstarszy notowany ptak przeżył 10 lat i 1 miesiąc (Finland V 637074¹). Rokitniczki pierzą się głównie po jesiennej wędrówce, na zimowiskach (Redfern i Alker 1996), nie zachowując elementów szaty młodocianej. Brak u nich jakichkolwiek cech pozwalających identyfikować wiek osobników, nawet między pierwszym a drugim rokiem życia, co jest utrudnieniem w badaniach.

W Polsce rokitniczka to ptak unikający gór, występujący głównie na niżu, zdecydowanie rzadsza jedynie na Pomorzu (Dyrz i Kupczyk 2007). W skali kraju oceniana jest jako gatunek nieliczny, lokalnie średnio liczny, głównie w bagiennych dolinach rzek, gdzie na niektórych odcinkach dolin może występować masowo i być dominantem (przegląd występowania i danych ilościowych na terenie kraju podaje Tomiałojć i Stawarczyk 2003).



Ryc. 1. Samiec rokitniczki *Acrocephalus schoenobaenus*².

Fig. 1. Sedge warbler male *Acrocephalus schoenobaenus*.

¹ European Longevity Records; Generated on: Wednesday, 1 Oct 2008 at 11:07; www.euring.org

² Wszystkie fotografie zostały wykonane przez autora, za wyjątkiem Ryc. 9, której autorem jest Wojciech Bielański.

2.1. Siedlisko

Rokitniczka to ptak o bardzo dużym geograficznym zasięgu występowania i szerokim zakresie tolerancji warunków środowiskowych. Występuje głównie w siedliskach hydrogenicznych, przede wszystkim w dolinach rzecznych, w ekotonach obszarów wodno-błotnych. Gnieździ się też w środowiskach antropogenicznych, jeżeli oferują odpowiednie pokrycie terenu, takich jak: opuszczone pola, ogrody, pokrzywiska, pola ryżowe, rzepakowe, zboża, nawet młodniki iglaste (Cramp 1992).

Szczegółowa analiza opublikowanych opisów siedlisk rokitniczki wskazuje na dość różnicowane siedliska w różnych częściach Europy (Zając i Solarz 2004). Można je zakwalifikować do trzech głównych rodzajów roślinności: 1. mozaika roślinności bagiennych, 2. sztuczna roślinność charakterystyczna dla terenów ruderalnych i 3. inwazyjna roślinność dolin rzecznych. Na Wyspach Brytyjskich rokitniczkę badano głównie w siedliskach mozaikowych. W badaniach poświęconych wybiórczości siedliskowej (Thomas 1984) zwrócono uwagę, że dwa rodzaje siedliska są przede wszystkim preferowane przez rokitniczkę: 1. zarośla jeżyny przerośnięte trzciną albo paprociami lub 2. trzcinowiska na bardzo podmokłym siedlisku (stowarzyszone z płatami *Iris pseudacorus*, *Mentha aquatica*, *Oenanthe fistulosa*, *Rumex hydrolapathum* i *Solanum dulcamara*). W warunkach polskich obydwa siedliska są dość nietypowe, pierwsze rzadko spotykane, drugie jest bardzo podmokłe i w naszym kraju, według mojej wiedzy, obydwa nie są zajmowane przez rokitniczkę. W innych badaniach powtarza się siedlisko tworzone przez krzewy rosnące razem z bogatą roślinnością zielną w sąsiedztwie sztucznych zbiorników wodnych lub w typowych siedliskach bagiennych z łąkami trziny *Phragmites australis*, manny *Glyceria maxima* i pałki *Typha latifolia* (Catchpole 1972, 1973, Shennan 1985, 1986, Alker and Redfern 1996, Buchanan and Catchpole 2000). Często podkreślano rolę zarośli jeżyny *Rubus fruticosus* jako roślinności preferowanej przez rokitniczkę. Thomas (1984) wykazuje nawet, że siedlisko tego rodzaju stowarzyszone z wysoką roślinnością zielną jest zdecydowanie bardziej preferowane niż wszystkie pozostałe siedliska. Populacja badana w Szwecji (Hasselquist and Langefors 1998) występowała wzdłuż kanału, którego sąsiedztwo zdominowane było przez roślinność zielną oraz jeżynę, z krzewami wierzby (*Salix* sp.) i typową roślinność szuwarową (*Carex* sp., *Scirpus* sp., *Phragmites australis*), występowało tam również podmokłe pastwisko. Mozaikę roślinności naturalnej i ruderalnej zajmowała populacja rokitniczki badana przez Anselina i Meire'a (1989).

W Polsce badania biologii lęgowej rokitniczki były prowadzone w otoczeniu sztucznych zbiorników wodnych, na terenie porośniętym ruderalną roślinnością zielną (nawłoc *Solidago* sp. z pokrzywą *Urtica dioica* i wrotyczem *Tanacetum vulgare*; Borowiec i Lontkowski 1988, Bell i in. 1997, Borowiec 1999). W niewielkich obszarach wodno-błotnych występujących w krajobrazie rolniczym Polski nizinnej rokitniczka preferuje obecność trziny, jak również częściej występuje w siedliskach otoczonych uprawami rzepaku (Surmacki 2005). Inne badania z Europy Środkowej donoszą o występowaniu rokitniczki głównie na mozaikowych obrzeżach szuwarów (Hałupka 1996, Baldi and Kisbenedek 1999, Zając 1998, Zając i in. 2006, 2008a,b). Pierwotnym siedliskiem tego gatunku, mającym również obecnie podstawowe znaczenie dla jego występowania, wydają się być podmokłe doliny rzeczne, gdzie może być dominantem w awifaunie i osiąga bardzo duże liczebności (Lewartowski i Piotrowska 1987, Zając 1998).

W okresie połęgowym zaznacza się wyraźna tendencja do przesuwania się ptaków dorosłych i młodocianych z mniej podmokłych obszarów łęgowych do obszarów wysokich szuwarów (Chernetsov 1998a, Nowak 2007). Według Chernetsova (1998a) ma to związek z obfitością pokarmu. Ustalił on kierunki rozpraszania się młodocianych rokitniczek w okresie połęgowym na podstawie danych z punktów obrączkowania. Zauważył, że istotna część młodocianych osobników przemieszcza się na północ, a nie na południe, czego można by oczekiwać od osobników przygotowujących się do wędrówki. Tłumaczy to dyspersją młodych rokitniczek do miejsc obfitujących w pokarm, gdzie młode mogą uzupełnić zapasy przed wędrówką.

2.2. Pokarm

Rokitniczka odżywia się głównie owadami i wydaje się, że jest pokarmowym oportunistą. Przegląd grup owadów będących pokarmem rokitniczki podaje Cramp (1992). Głównymi formacjami roślinnymi, które wymienia się jako żerowiska, są łąny manny i trzcinowiska (Cramp *l.c.*). Jest charakterystyczne, że owady łapane w pułapki w środowiskach bagiennych przez Bibby'ego i Thomasa (1985), wykazały w naturalnym siedlisku (podmokłe ujście rzeki) gwałtowny wzrost liczebności w pierwszej połowie czerwca (okres karmienia piskląt u rokitniczki) i równie gwałtowny spadek w lipcu. W siedlisku antropogenicznym, gorszej jakości, liczba owadów łapanych w pułapki rosła równomiernie aż do końca sierpnia.

Wielu autorów podkreśla szczególną rolę mszycy śliwowo-trzcinowej *Hyalopterus pruni* jako jednego z głównych źródeł pokarmu rokitniczki (Cramp 1992 i cytowane przez niego prace; także Bibby i in. 1976, Bibby i Green 1983, Chernetsov 1998b). Mszyca ta (przegląd: Mook i Wiegers 1999) hibernuje na gatunkach roślin z rodz. *Prunus*, zwłaszcza na drzewach owocowych. Wiosną na śliwach wydaje kilka pokoleń bezskrzydłych osobników, a od końca maja do wczesnego lipca powstają formy uskrzydłone (*alatae*), które migrują na łąny trzcin *Phragmites australis*. Czas takiej migracji zależy od kondycji śliw i zagęszczenia mszyc, zatem jest różny w różnych latach, a odległość którą pokonują te owady zależy często od siły wiatrów. Pierwsze pokolenia wylęgające się na trzcinach są również bezskrzydłe, lecz później znowu pojawiają się formy uskrzydłone, które migrują na inne pędy trziny. Podobnie jak u innych mszyc, na skutek skracania się dnia, spadku temperatury i kondycji żywiciela tworzą się uskrzydłone morfy płciowe (*gynoparae*). Przenoszą się one z żywicieli wtórnych na żywiciela pierwotnego, dojrzewają, dochodzi do kojarzeń i złożenia jaj na żywicielu pierwotnym. W łąnach trziny zajętych przez mszyce występuje duża zmienność, a często i gradient ich zagęszczenia – mszyc jest najwięcej w zewnętrznych częściach łąnu, a im głębiej, tym stają się rzadsze, co jest prawdopodobnie skutkiem wcześniejszej kolonizacji zewnętrznej części łąnu. Podobnie trziny rosnące w miejscach podmokłych są silniej opanowane przez mszyce niż trziny rosnące na miejscach suchych i owady te utrzymują się na nich dłużej. Wynika to prawdopodobnie z lepszych warunków wzrostu i rozrodu dla pokoleń mszyc w warunkach wysokiej wilgotności. Chernetsov (1998b i cytowane przez niego prace), podający jako główne źródło pokarmu rokitniczki również mszyce *Hyalopterus pruni*, zwraca uwagę na ich bardzo nierównomierne rozłożenie – jest możliwe, że liczebność tych owadów może się różnić o kilka rzędów wielkości nawet

pomiędzy miejscami oddalonymi o kilkadziesiąt metrów. Mszyce zanikają przeciętnie z końcem sierpnia, jednak istnieje tutaj duża zmienność, związana z kondycją roślin żywicielskich.

2.3. Konkurencja z innymi ptakami trzcinowymi

Typowe siedlisko, które zajmuje rokitniczka (ekoton wysokich szuwarów) jest zajmowane również przez inne ptaki z rodzaju *Acrocephalus*, nakłada się głównie z siedliskiem trzciniczka *Acrocephalus scirpaceus* (Catchpole 1972). Istnieje dość duża liczba publikacji na ten temat, wskazująca na rozsuniecie siedlisk i nisz zajmowanych przez te gatunki (Anselin i Meire 1989 oraz cytacje w ich pracy), co potwierdzają wyniki badań ekomorfologicznych (Leisler i in. 1989). Na możliwość zajmowania odmiennych siedlisk przez różne gatunki ptaków trzcinowych wskazują ciekawe wyniki Baldiego (2004), który badając skład gatunkowy ptaków zamieszkujących 109 trzcinowych wysp na jeziorze Velence (Węgry) wykazał zależność występowania różnych gatunków z tej grupy ekologicznej od wielkości łąnu trzcin.

Wątpliwości budzą niektóre doniesienia wskazujące na międzygatunkowy terytorializm (Brown i Davies 1949), oraz jego oddziaływanie na występowanie rokitniczki (Svensson 1978), co będzie dyskutowane w rozdziale ostatnim.

2.4. Wędrówki

Cała populacja lęgowa rokitniczki zimuje w Afryce, na południe od Sahary; tylko wyjątkowo rokitniczka jest notowana w zachodniej części Afryki północnej lub w Egipcie. Wędrówki na zimowiska rozpoczynają się w lipcu, dorosłe odlatują wcześniej niż osobniki młodociane (Cramp 1992). Gatunek ten wędruje nocą. Badania jesiennych migracji w zachodniej Europie ujawniły, że szczyt przelotu przypada na okres masowego pojawu mszyc *Hyalopterus pruni* (Bibby i Green 1981).

W czasie wędrówki wiosennej, odlot z Afryki południowej kończy się w kwietniu. W Egipcie na wybrzeżu Morza Śródziemnego rokitniczka notowana była od końca lutego do końca maja. Główna fala przelotu przez Morze Śródziemne obejmuje okres od końca marca do początku maja. Notowane przystanki w czasie wędrówki trwały przeciętnie do 5 dni, najdłużej 20 dni (Malta). W zachodniej Europie najwcześniejsze przyloty przypadają na okres od końca marca do początku kwietnia (Cramp 1992). Do Polski rokitniczka przylatuje najczęściej w drugiej połowie kwietnia (Borowiec i Lontkowski 1988). Południową Finlandię osiąga w pierwszej połowie maja (Cramp 1992).

Rokitniczki obrączkowane przeze mnie, według wiadomości powrotnych udostępnionych przez Stację Ornitologiczną IZ PAN, były notowane odpowiednio: w Czechach, na Węgrzech, w Chorwacji i Egipcie. Stwierdzenia te, zwłaszcza to w Chorwacji, pokrywają się z trasami migracji, których można się domyślać na podstawie wiadomości powrotnych rokitniczek obrączkowanych w Czechach i na Słowacji (Ryc. 3 w: Prochazka i Reif 2002), które kierują się ku północnemu Adriatykowi i z rejonu półwyspu Apenińskiego na południe (patrz także Spina i Bezzi 1990), prawdopodobnie w okolice Tunezji. Potwierdzają to wyniki Literaka i in. (1994), wskazujące na dość prostą, wręcz południkową trasę migracji.

Wędrówki i siedlisko

Ilość energii, która jest potrzebna rokitniczce do pokonania dystansu między lęgówiskami a zimowiskami, przekracza ilość jaką dany ptak może zgromadzić przed wędrówką i jaką może obciążyć się w czasie przelotu, musi zatem robić przystanki, na których uzupełnia zasoby. Czas trwania takich przerw jest jednym z głównych czynników wydłużających czas trwania wędrówki, a więc i przesuwających termin przylotu na lęgowiska, co z kolei ma kolosalny wpływ na osiągnięty sukces rozrodczy (Zajac i in. 2006). Podczas wędrówki powinna zatem obowiązywać zasada minimalizacji czasu postoju (Bayly 2006). Dlatego tempo odbudowy zapasów energetycznych osobnika jest kluczowe nie tylko dla jego przeżywalności, ale i rozrodu, a zatem osiąganego ostatecznie dostosowania (Schaub i Jenni 2000).

Rokitniczka wykorzystuje w czasie migracji przede wszystkim siedliska szuwarowe. Jednak jest notowana w bardzo różnych miejscach (np. według informacji ustnej od Katarzyny Nowak z Stacji Badania Wędrówek Ptaków Uniwersytetu Gdańskiego, w Jordanii obserwowała ona rokitniczkę w zaroślach tamaryszku *Tamarix* sp.; a na stepach Krymskich w niskich zaroślach jesionu i głogu porastających dna jarów). W siedliskach wodno-błotnych, jak już wyżej wspomniano, odżywia się przede wszystkim mszycami (*Hyalopterus pruni*), w mniejszym stopniu jętkami (Bibby i in. 1976, Bibby i Green 1981, 1983). Mszyce występują w masowych pojawach, jednak ich liczebność różni się bardzo między latami i między miejscami (Bibby i Green 1976, 1981), głównie pod wpływem zmian warunków pogodowych. Pojawy mszyc są słabo zsynchronizowane między odległymi miejscami postoju na wędrówce (Hanski i Woiwod 1993). Z tego względu występowanie pokarmu na wędrówkach jest nieprzewidywalne, zatem możliwości odbudowywania zapasów przez rokitniczki w czasie migracji są bardzo zmienne (Spina i Bezzi 1990). Z drugiej strony Koskimies i Saurola (1985) przypuszczają, że rozległe trzcinowiska południowej Finlandii mogą stanowić dla rokitniczek istotne i przewidywalne miejsce zwiększania masy ciała przed odlotem.

Zapasy tłuszczu gromadzone przez rokitniczki osiągają wyższe bezwzględne wartości niż u spokrewnionego trzciniczka *Acrocephalus scirpaceus*, żerującego w podobnych siedliskach, ale korzystającego z innego pokarmu. Rokitniczki gromadzą tak duży zapas energii, aby mogły pokonać bardzo duże odległości. Bolshakov i in. (2003) oceniają średni dystans migracji rokitniczek odławianych wiosną, na wybrzeżu wschodniego Bałtyku na 295 km, który może być osiągnięty serią krótkich, 4,5–6,2-godzinnych lotów, w ciągu kilku kolejnych nocy, co wymaga utrzymywania bardzo dużego otluszczenia. Jeżeli rokitniczka zatrzymuje się na długo, może zwiększyć masę swojego ciała nawet o 80–120% (Bayly 2007). Średni dzienny przyrost masy rokitniczek odławianych na postojach w Eilat (na północnym wybrzeżu Morza Czerwonego) wynosił 0,179 g/dzień (SE = 0,026; Yosef i Chernetsov 2004).

Rokitniczki nie wykazują zachowań terytorialnych na postojach (Chernetsov i Titov 2001), prawdopodobnie dlatego, że zatrzymują się tylko w miejscach obfitujących w pokarm (Spina i Bezzi 1990). Ponieważ opierają się na nieprzewidywalnym źródle pokarmu i mają w perspektywie przelot na duże odległości, nie pierzą się ani przed, ani w czasie wędrówki, ale dopiero na zimowiskach (Redfern i Alker 1996, Schaub i Jenni 2000). Wymusza to również strategię minimalizacji czasu przelotu, bowiem rokitniczka musi

zdążyć z pierzeniem się (a więc i znalezieniem dobrego miejsca, obfitującego w pokarm) przed nastaniem pory suchej (Bensch i in. 1991). Rzeczywiście, odnotowywane tempo przelotu rokitniczek było większe niż u gatunków o porównywalnej wielkości ciała i biologii (Bensch i Nielsen 1999).

Ptaki z tego gatunku pochodzące z północnej Europy w małym stopniu otluszczają się na początku wędrówki (dane dla Szwecji) i wcześniej stamtąd migrują, co sugeruje łatwą możliwość odbudowy zapasów bardziej na południu (Bensch i Nielsen *l.c.*). U ptaków odłowionych w Europie Centralnej, stopień odbudowywania zapasów jest zmienny. Wysokie tempo otluszczania się w tej części Europy (rzędu 0,32 g/dzień) umożliwia zgromadzenie w ciągu kilku dni takiej ilości energii, która pozwoli na dotarcie na południową stronę Sahary bez konieczności jej uzupełniania (Schaub i Jenni 2000). Część ptaków jest odławiana jeszcze dalej na południe (Bułgaria, Chorwacja, Serbia), zatem pytanie, skąd rozpoczyna się długi lot bez uzupełniania zapasów, pozostaje otwarte.

Można by się spodziewać, że rokitniczki odbywając dalekie przeloty w czasie migracji powinny dokonywać pełnego uzupełnienia zapasów w zależności od dostępności pokarmu. Bayly (2007), dostarczając rokitniczkom na postoju obfitych źródeł pokarmu, wykazał, że nie dochodzi do maksymalnego otluszczenia u wszystkich osobników. Zwraca on uwagę na możliwe geograficzne i czasowe różnice w występowaniu mszyc, co może powodować duże zróżnicowanie w strategiach otluszczania się między osobnikami łapanymi co prawda w jednym miejscu, ale pochodzącymi z różnych obszarów i przylatującymi w różnym czasie. Wynika to z różnych perspektyw uzupełniania zasobów, np. ptaki przylatujące jesienią wcześniej mogą liczyć na wzrost populacji mszyc na następnych postojach, podczas gdy przylatujące później muszą się liczyć z tym, że im dalej na południe tym zaopatrzenie może być mniejsze, bowiem zarówno trzcinowiska, jak i mszyce zamierają tam wcześniej.

Odwrotny proces występuje w czasie wiosennej wędrówki na północ, gdzie istniejące skąpe dane sugerują długie postoje dla odbudowy zasobów nad Jeziorem Czad (trwające nawet do 26 dni) i przed przekroczeniem Morza Śródziemnego, o czym świadczą odłowy ptaków w Afryce, które przytacza Cramp (1992). Długie postoje powinny również występować po przebyciu szczególnie niekorzystnych obszarów, np. odbudowa zasobów po pokonaniu pasa Sahelu, Sahary i pustyni Synaju jest regularnie stwierdzana w Eilacie, który w czasie wiosennej wędrówki jest sześciokrotnie liczniej odwiedzanym miejscem odbudowy zapasów, niż w czasie wędrówki jesiennej (Yosef i Chernetsov 2004). Jak zauważono, ptaki zatrzymujące się w Eilacie, bardzo często mają fizyczne ułomności, co sugeruje, że zatrzymują się tylko te, które są w złej kondycji, podczas gdy większość leci dalej bez zatrzymywania się (Yosef i Chernetsov *l.c.*). Jeżeli porówna się wiosenny przelot z jesiennym w tym samym miejscu obraczkowania, to wiosną ptaki o wiele bardziej się otluszczają niż na jesieni, a przewidywana na podstawie tych zapasów długość pojedynczego przelotu jest znacznie większa (Baggot 1986). Na tej podstawie można przypuszczać, że ptaki muszą być nastawione na jak najszybsze pokonywanie dużych odległości.

Wędrówki a liczebność populacji

Sezonowe wędrówki i zimowanie w Afryce mają ogromny wpływ na dynamikę populacji rokitniczki, szczególnie w odniesieniu do warunków panujących w pasie Sahelu

(Peach i in. 1991, ogólny przegląd Newton 2004, 2006). Na podstawie wyników liczeń pospolitych ptaków lęgowych i liczeń na obszarach wodno-błotnych wykazano, że przeżywalność osobników z roku na rok i liczebność populacji w różnych miejscach Wielkiej Brytanii wykazuje niezwykle ścisły związek z ilością deszczu w Afryce (Peach i in. 1991). W Holandii liczebność populacji rokitniczki dramatycznie obniżyła się w ciągu ostatniego ćwierćwiecza XX w. Spadek ten koreluje dokładnie z warunkami pogodowymi w pasie Sahelu (Foppen i in. 1999). Również liczebności notowane w czasie wiosennego przelotu rokitniczek wskazują na duże zróżnicowanie liczebności tych ptaków między latami (Yosef i Chernetsov 2004).

2.5. Biologia lęgowa³

Samce z podwrocławskiej populacji rokitniczki (wg Borowiec 1999) przylatują na teren Polski w drugiej połowie kwietnia (średnio 21 kwietnia), samice przylatują o 11 dni później. Samce rozpoczynają intensywne tokowanie, które jest przerywane w momencie skojarzenia się z samicą. Na kolejność kojarzeń istotny wpływ ma czas przylotu samca – samice wybierają najwcześniej przylatujące samce (Catchpole 1980, Borowiec 1999).

Przeciętna wielkość terytorium samca w populacji nidziańskiej wynosi 0,3–0,4 ha (Król i in. 2002), podczas gdy w podwrocławskiej populacji (Borowiec 1999) jest ona o połowę mniejsza. Największe terytoria w podwrocławskiej populacji miały samce poligyniczne. Samiec broni terytorium do momentu wyklucia się młodych, a żerujące rokitniczki często zbierają pokarm poza granicami własnych terytoriów, koncentrując aktywność w miejscach obfitszego występowania pokarmu (Borowiec 1999).

Gniazdo o średnicy ok. 8 cm, budowane jest przez samicę, z reguły pilnowaną przez samca, przez okres 3–9 dni (Borowiec 1999). Najczęściej jest ono położone na terytorium samca i zazwyczaj umieszczane jest ok. 0,3–0,4 m nad poziomem gruntu lub lustra wody, najczęściej w kępie turzyc (Król i in. 2002) lub w roślinności zielnej (Borowiec 1999). Średnia wielkość zniesienia to 5,1 jaj w populacji nidziańskiej (Król i in. 2002) i 5,4 jaj w podwrocławskiej (Borowiec *l.c.*). Wielkość zniesienia zmniejsza się w ciągu sezonu, a wysiadywanie trwa średnio 12 dni (Borowiec *l.c.*). Straty lęgów to przeciętnie ok. 43% rozpoczętych lęgów według Borowiec (*l.c.*), 44% wg Króla i in. (*l.c.*); przyczyny to głównie drapieżnictwo i w nidziańskiej populacji dodatkowo wpływ powodzi (10%). Drapieżnictwo maleje w ciągu sezonu. Niewielki procent ptaków przystępuje do drugich lęgów w danym sezonie [13% liczby pierwszych lęgów zakończonych sukcesem wg Borowiec (*l.c.*); pojedyncze przypadki według Króla i in. (*l.c.*)].

Po stracie lęgu samce przystępują do lęgu powtórnego (ok. 17% pod Wrocławiem, Borowiec 1999) i 9% nad Nidą (Król i in. 2002), najczęściej w granicach pierwotnego terytorium. Podobnie lokują gniazdo ptaki przystępujące do lęgu drugiego. Około 30% samców w podwrocławskiej populacji po złożeniu jaj przez samicę wznowiało ponownie śpiew i tokowanie w granicach pierwotnego terytorium, a jedynie kilka samców rozpoczynało śpiew daleko poza jego granicami na odrębnych terytoriach. Tendencja do wznowiania śpiewu rośnie z wiekiem ptaka i spada w ciągu sezonu (Borowiec *l.c.*). Podobne

³ Rozdział ten oparty jest na danych już opublikowanych, wyniki uzyskane w niniejszych badaniach zawarte są w rozdz. 5. 1.

wyniki uzyskano w populacji nidziańskiej (Zając i in. 2008a), jednak około połowa samców wznawiała śpiew na odrębnych terytoriach, a proporcja ta była zależna od liczebności populacji (Zając i in. *l.c.*).

Młode w gnieździe rosną bardzo szybko, według krzywych wzrostu prezentowanych przez Dyrca i in. (1994), najszybciej wśród 4 badanych gatunków z rodz. *Acrocephalus*, osiągając stabilizację ciężaru ciała już w 9 dniu po wykluciu (podobne wyniki uzyskał Król i in. 2002).

2.6. Śpiew

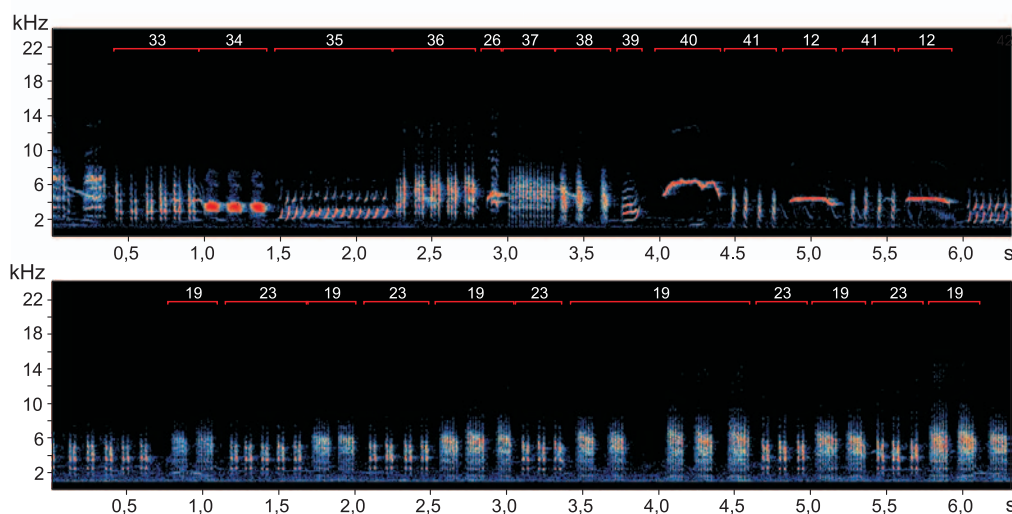
Samiec rokitniczki rozpoczyna śpiew od razu po przylocie z zimowiska i zajęciu stanowiska rozrodczego. Większość czasu spędza na czubku wysokich pędów trzciny lub palki szerokolistnej, krzewie wierzby bądź suchym patyku, skąd intensywnie śpiewa. Od czasu do czasu zrywa się do lotu tokowego, podlatując wysoko w górę i w opadającym locie sfruwa na inne miejsce, cały czas śpiewając. Lot tokowy może być wykonany również na jednym stanowisku: samiec podlatuje wtedy wysoko w górę i po półkolu zlatuje i siada z powrotem na tym samym miejscu. Według kryteriów wymienionych przez Borowiec i Lontkowskiego (2000) pierwszorzędną funkcją śpiewu rokitniczki wydaje się funkcja kojarzeniowa: śpiew ma miejsce na początku sezonu rozrodczego i kończy się prawie całkowicie po skojarzeniu się z samicą (Borowiec 1999); wznawiany jest po utracie samicy, lęgu lub w sytuacji, gdy samiec stara się skojarzyć poligynicznie z następną samicą (Zając i in. 2008a).

Śpiew rokitniczki jest o tyle nietypowy, że trudno wyróżnić w nim poszczególne zwrotki, jest niezwykle skomplikowany i składa się z bardzo wielu różnych sylab. Zwrotka nieprzerwanego śpiewu rokitniczki o długości 11,5 minuty, przeanalizowana przez Panova i in. (2004), zawierała 3626 sylab, należących do 42 typów. W badanej przez nas populacji repertuar poszczególnych samców wahał się od około 20 do 50 rodzajów sylab występujących w ciągu 10 minut. Na ogół śpiew zaczyna się od przerywanych terkotów wydawanych w dość dużych odstępach czasu, następnie terkoty zagęszczają się coraz bardziej i w finałowej fazie są przeplatane bardzo zróżnicowanymi gwizdami, świergotami i trelami. Strukturę śpiewu najlepiej słyszeć w czasie lotu tokowego, kiedy w szczytowej fazie samiec najczęściej wykonuje skomplikowaną partię finałową, po czym dość szybko zlatuje na dół i siada. Śpiew ptaków nie jest energetycznie kosztowny (Oberweger i Goller 2001).

Śpiew rokitniczki o tak wysokim stopniu skomplikowania powstaje prawdopodobnie na drodze uczenia się (Thorpe 1958). Jak wykazała Nicholson i in. (2007), samce podczas pierwszego sezonu lęgowego mają w repertuarze więcej sylab podobnych do śpiewu swoich najbliższych sąsiadów, niż sylab podobnych do śpiewu ich ojców, bądź innych samców z tej samej populacji. Analiza codziennych nagrań wykazała, że w ciągu kilku pierwszych dni po przylocie młodego samca, liczba sylab w jego repertuarze podobnych do śpiewu sąsiada gwałtownie przyrasta. Ponieważ równocześnie z uczeniem się nowych sylab, samiec zapomina o starych, całkowita liczba sylab, których samiec używa w danym sezonie, pozostaje niezmienna. Inaczej jest między latami – samce starsze mają większy repertuar, a największy skok w wielkości repertuaru odbywa się między pierwszym a drugim sezonem rozrodczym.

Z drugiej strony laboratoryjne badania wykazały brak różnic w rozwoju osobniczym i w konsekwencji w bogactwie śpiewu osobników młodocianych wychowanych w izolowanych komorach akustycznych w porównaniu do osobników, którym odtwarzano śpiew rokitniczki (Leitner i in. 2002). Problem ten wymaga zatem dalszych badań.

Samce rokitniczki posiadające duże repertuary sylab w swoim śpiewie (Ryc. 2) są preferowane przez samice i taki śpiew stymuluje je do zachowań rozrodczych. W terenowych badaniach Catchpole'a (1980) wykazano, że samce z większym repertuarem sylab szybciej kojarzyły się z samicami. W badaniach laboratoryjnych Catchpole ze współpracownikami (1984) wykazali, że hodowane od pisklęcia samice stymulowane wszczepionym estradiolem, w warunkach laboratorium akustycznego reagują istotnie silniej na nagrania o większym repertuarze sylab; reakcja wyraża się charakterystyczną przykucniętą pozycją ciała i drżeniem skrzydeł. Buchanan i Catchpole (1997) potwierdzili pozytywny związek repertuaru samca z czasem kojarzenia się, wykazując również, że samce wykonujące więcej lotów tokowych kojarzą się wcześniej.



Ryc. 2. Przykładowe fragmenty spektrogramów śpiewu rokitniczki (o długości 6,5 s) uzyskane w czasie badań. U góry przykład bardzo różnorodnego śpiewu, z dużą liczbą różnorodnych sylab (poligyniczny samiec o kodzie kolorowych obrączek RYW). Poniżej, przykład śpiewu bardzo mało zróżnicowanego (samiec GOG). W obydwu spektrogramach pionowe, krótkie, powtarzające się elementy, częste zwłaszcza na dolnym spektrogramie, to suche terkoty; długie poziome elementy to przeciągłe gwizdy, powtarzające się, okrągłe w kształcie, drobne elementy to różnego rodzaju trele (użyto oprogramowania Avisoft SAS-Lab Pro, wersja 4.23d).

Fig. 2. Two fragments of spectrograms of a sedge warbler males' songs (6.5 s in length), obtained during the study. In the upper part there is a fragment of a highly diversified song, with a large number of various syllables (polygynous male, with colour ring code RYW). Below is an example of a very dull song (male coded GOG). In both spectrograms the vertical, short, repeating elements, especially frequent in the lower sonogram, represent rattling sounds; the long horizontal elements represent an elongated whistles, and the repeated syllables of rounded shape, represent trill (Avisoft SAS-Lab Pro, v. 4.23d).

Rokitniczka jest uważana za gatunek monogamiczny, jednak występuje u niej okazjonalna poligynia (Borowiec i Lontkowski 1988, Dyrz 1988), której częstość różni się bardzo między populacjami (Zając i Solarz 2004). Według Bella i in. (1997), samce poligyniczne wyraźnie różnią się zróżnicowaniem śpiewu od samców monogamicznych.

Według Birkheada i in. (1997) samce nieskojarzone mają mniejszy repertuar sylab od samców skojarzonych.

Nie udało się wykazać, aby śpiew rokitniczki był powiązany z płodnością samca (Birkhead i in. 1997). Sheldon (1994) zasugerował, że płodność samca powinna być powiązana z jego jakością fenotypową. Nasienie atrakcyjnego samca powinno być bardziej żywotne (np. mieć mniej zdeformowanych plemników) i tym samym mieć wyższe prawdopodobieństwo skutecznego zapłodnienia niż nasienie samca mniej atrakcyjnego (ang. *phenotype-linked fertility insurance hypothesis* – Birkhead i Fletcher 1995). U rokitniczki bardziej atrakcyjne samce to te z większym repertuarem, jednak badania (wykonane co prawda na niewielkim materiale) nie wykazały istotnego związku wielkości repertuaru z miarami jakości i ilości nasienia u samców (Birkhead i in. 1997). Stwierdzone związki dotyczące wielkości jąder i wielkości repertuaru wynikają ze współzależności obydwu cech z wiekiem samców.

Śpiew ptaków jest cechą płciową, która rozwinęła się jako sygnał skojarzony ze stanem zdrowotnym i żywotnością osobnika (przegląd: Garamszegi 2005). Buchanan i in. (1999) wykazali, że samce rokitniczki posiadające małe repertuary są na ogół bardziej zarażone pasożytami krwi, mniej ważą, mniej czasu poświęcają śpiewaniu i gorzej karmią swoje młode. Najbardziej prawdopodobne wytłumaczenie to wpływ pasożytów na rozwój ośrodków śpiewu (High Vocal Center HVC, Szekely i in. 1996) w okresie juvenilnym (Spencer i in. 2005). Z teorii wiadomo i wykazano to empirycznie, że odporność na obciążenie pasożytami jest związana ze zmiennością genetyczną (MacDougall-Shackleton i in. 2005). U rokitniczki udowodniono, że miary osobniczej zmienności genetycznej są dodatnio skorelowane ze stopniem skomplikowania śpiewu (Marshall i in. 2003). Zatem samice wybierając samce o bogatym śpiewie będą w ten sposób dawały maksymalną zmienność genetyczną potomstwu. Ponadto, spośród samców dostępnych w momencie kojarzeń wybierają samca bardziej odległego genetycznie od siebie (Marshall i in. *l.c.*).

Według Catchpole'a (1988) wątpliwe jest, aby wielkość repertuaru odgrywała istotną rolę w terytorialnej funkcji śpiewu samca rokitniczki. Sprawdzał on eksperymentalnie reakcję 35 samców na sztucznie przygotowane nagrania o różnym bogactwie repertuaru i stwierdził brak związku między miarami zachowań terytorialnych samców, a stopniem skomplikowania odtwarzanego im nagrania.

2.7. System kojarzeń⁴

Termin: „system kojarzeń” (ang. *mating system*; Emlen i Oring 1977) określa sposób, w jaki jedna z płci (zazwyczaj samce) uzyskują partnera do rozrodu. Dzieje się to albo poprzez nawiązanie bezpośredniej więzi socjalnej z osobnikiem drugiej płci albo poprzez zmonopolizowanie pewnego obszaru lub zasobu niezbędnego do rozrodu. Dostępność partnera do rozrodu zależy od zakresu jego zaangażowania w wyprowadzenie potomstwa, gdyż ten z partnerów, który inwestuje więcej w potomstwo (zazwyczaj samice) ogranicza możliwości reprodukcyjne drugiej płci (Trivers 1972). Dlatego „inwestująca”

⁴ Terminów „system kojarzeń” i „system rozrodu” używam w całej pracy w znaczeniu określonym w tym rozdziale.

płeć jest „zasobem”, o który rywalizują przedstawiciele płci inwestującej mniej. „Inwestująca” płeć będzie rozmieszczać się w przestrzeni w pobliżu typowych zasobów: źródeł pokarmu, czy miejsc lęgowych. Płeć mniej inwestująca będzie konkurować o te miejsca lub bezpośrednio o samice, aby zwiększyć swój sukces lęgowy. Ten sposób rozumowania doprowadził do rozwinięcia się klasyfikacji systemów kojarzeń, lub szerzej, *systemów rozrodu* (Reynolds 1996), opartej na rozmieszczeniu zasobów w przestrzeni i czasie. Czas trwania i charakter takiego systemu rozrodu jest determinowany przez wyważenie sprzecznych interesów płci (ang. *sexual conflict*, Kempnaers 1995). W przypadku rokitniczki znaczenie mają prawdopodobnie tylko dwie odmiany poligynii: poligynia przez obronę zasobów (ang. *resource defense polygyny*; Orians 1962) – kiedy samce monopolizują dostęp do samicy (samiec) pośrednio, poprzez monopolizację krytycznego zasobu (najlepszych przykładów dostarczają Davies 1985, 1986, Davies i Lundberg 1984), oraz poligynia sukcesywna (ang. *successive polygyny*, von Haartman 1951⁵) – kiedy jedna z płci zakładając monogamiczny związek jest w stanie kojarzyć się ponownie z następnym partnerem w czasie trwania pierwszego lęgu.

Analiza ekologicznych uwarunkowań poligamii u ptaków z rodzaju *Acrocephalus* (Leisler i Catchpole 1992) wykazuje, że u gatunków poligamicznych samce nie inwestują nic w opiekę nad potomstwem, lub inwestują bardzo niewiele, podczas gdy u monogamicznych gatunków stopień zaangażowania płci jest podobny. Samce gatunków poligynicznych bronią dużych terytoriów, bogatych w pokarm, podczas gdy u monogamicznych gatunków terytoria są mniejsze i uboższe. Samice gatunków poligynicznych zbierają pokarm o większych rozmiarach w obrębie swojego terytorium, samice gatunków monogamicznych zbierają pokarm o małych rozmiarach, często daleko poza terytorium. Gatunki poligyniczne mają krótki uproszczony śpiew służący tylko obronie terytorium, podczas gdy gatunki monogamiczne często mają śpiew długi i urozmaicony.

W tym systemie Leislera i Catchpole’a (*l.c.*) rokitniczka zajmuje pozycję trudną do jednoznacznego określenia – można ją zakwalifikować jako gatunek monogamiczny. Jednak w wielu badaniach stwierdzono dość wysoką, chociaż bardzo zmienną częstość poligynii (0–19% samców; przegląd Zajac i Solarz 2004), stąd właściwsza wydaje się czterostopniowa klasyfikacja zaproponowana przez Dyrca⁶ (1988), w której rokitniczka jest klasyfikowana jako okazjonalnie poligyniczna. Leisler i in. (2002) przypuszczają, że ewolucja poligynii u gatunków z rodzaju *Acrocephalus* była związana z zajmowaniem obszarów wysoko produktywnych siedlisk, gdzie samica mogła sama wykarmić lęg, po-

⁵ von Haartman rozróżnił dwa rodzaje poligynii u muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca*: sukcesywną (ang. *successive polygyny*) i równoczesną (ang. *simultaneous polygyny*). W sukcesywnej poligynii samiec kojarzy się z drugą samicą podczas trwania pierwszego lęgu, może opuścić pierwszą samicę i przenieść się na inne terytorium nawet 1 dzień przed rozpoczęciem składania jaj. Różnica w czasie składania pierwszego jaja między pierwszą i drugą samicą wynosi 5–6 dni, tyle bowiem trwa okres najszybszego wzrostu oocytów u samicy muchołówki. W poligynii równoczesnej, czas składania jaj przez obydwie skojarzone z samcem samice nie różni się więcej niż o 3 dni. Ten podział został przyjęty w niniejszej pracy. W przypadku, gdy samiec lub samica skojarzy się ponownie po wyprowadzeniu pierwszego lęgu używam terminu „zmiana partnera” (ang. *male switching*).

⁶ Dyrca zaproponował następujące cztery kategorie dla systemów kojarzeń u gatunków *Passeriformes* zamieszkujących obszary wodno-błotne: monogamiczne (ang. *monogamous*), okazjonalnie poligyniczne (ang. *opportunistic polygynous*); warunkowo poligyniczne (ang. *facultative polygynous*) i poligyniczne (ang. *polygynous*).

wodując „uwolnienie” samców, które mogą starać się wtedy o dodatkowe zwiększenie swojego sukcesu reprodukcyjnego.

Zazwyczaj mechanizm powstawania związków poligynicznych u rokitniczki nie jest przedstawiany zbyt szczegółowo, jednak bardziej wnikliwe badania opisują poliginię jako poliginię sukcesywną, polityterytorialną (Borowiec i Lontkowski 1988, Borowiec 1999, Zajac i in. 2008a). W zdecydowanej większości przypadków występuje poligynia jednego samca z dwiema samicami (Borowiec *l.c.*, Hasselquist i Langefors 1998, Zajac i in. 2008a). Nie wiadomo, od czego zależy stopień nakładania się w czasie lęgów pierwszej i drugiej samicy, niewiele wiadomo o szczegółach „taktyki” kojarzeń (na przykład istnienie „cichych bigamistów”, o których donosi Borowiec *l.c.*). Samce bigamiczne przylatują wcześniej od pozostałych, są również starsze (Borowiec *l.c.*) i charakteryzują się wyższym stopniem skomplikowania śpiewu (Bell i in. 1997). Zarówno samce, jak i samice mogą zmieniać partnerów między pierwszym a drugim lęgiem (Borowiec *l.c.*, Hasselquist i Langefors 1998).

Wiarołomstwo

Wiarołomstwo samic (Zajac 1991), może być tłumaczone wieloma czynnikami (Griffith i in. 2002), m.in. bezpośrednimi korzyściami związanymi z kopulacją (występujące u niewielu gatunków – np. Wolf 1975, Gray 1997) lub unikaniem konsekwencji skojarzenia się z nieplodnym samcem (np. Sheldon 1994). Jednak najbardziej prawdopodobna wydaje się hipoteza o pośrednich korzyściach, gdy samica poprzez skojarzenie się z obcym samcem o wysokiej jakości osobniczej uzyskuje „dobre geny” (ang. *good genes*; Hamilton 1990). U pokrewnego rokitniczce trzciniaaka Hasselquist i in. (1996) wykazali korelację między repertuarem śpiewu samca, częstością wiarołomstwa i przeżywaniem młodych.

U rokitniczki częstość wiarołomstwa jest umiarkowanie niska i wynosi 7,5% młodych, lub 23% gniazd, z dużą zmiennością częstości między sezonami (Langefors i in. 1998)). Podobne wartości podają Buchanan i Catchpole (2000), odpowiednio 8,4% i 34,4%, Marshall i in. (2007) podaje 8% młodych. Na częstość wiarołomnych zapłodnień, według badań Langefors i in. (1998), nie ma wpływu czas w ciągu sezonu, nie ma wpływu również synchroniczność lęgów, ale sprzyja im lokalne zagęszczenie populacji – im więcej znajduje się samców w bezpośrednim sąsiedztwie danego gniazda, tym częściej można znaleźć w nim młode pochodzące od nieskojarzonego samca, zazwyczaj bliskiego sąsiada. Istnieją przesłanki, by podejrzewać, że wznowianie przez samca śpiewu w celu skojarzenia się z kolejną samicą może sprzyjać wiarołomstwu, chociaż nie udało się tego jednoznacznie wykazać u rokitniczki. Według wyników Langefors i in. (1998), to lepsze samce częściej kopulowały z samicami innych samców: zazwyczaj miały dłuższe skrzydła i osiedlały się wcześniej od pozostałych samców. Wydaje się, że dużą rolę w wiarołomstwie może pełnić aktualna dostępność samców, niezależnie od ich statusu lęgowego: samice dopuszczające się wiarołomstwa osiedlały się kiedy w populacji śpiewało niewiele samców, a zagęszczenie gniazd w sąsiedztwie terytorium wiarołomnej samicy było większe niż u samic, które nie dopuszczały się kopulacji poza parą.

W badaniach Buchanan i Catchpole’a (2000) nie stwierdzono żadnych czynników ekologicznych skorelowanych z częstością wiarołomstwa, nie stwierdzono również, by

wiarołomstwo miało jakikolwiek związek ze zmiennymi opisującymi jakość śpiewu samca. Marshall i in. (2007) podają wyniki badań niezgodne z dotychczasową wiedzą (Hamilton 1990, Hassequist i in. 1996, Langefors i in. 1998, Marshall i in. 2003). Według Marshall i in. (*l.c.*) samice dopuszczają się wiarołomstwa z samcami o repertuarze śpiewu mniejszym niż u ich aktualnych partnerów. Przyczyny takiego zachowania są jednak według mnie niezbyt przekonująco tłumaczone (na przykład sprawdzanie przez samice młodszych samców o mniejszym repertuarze, jako potencjalnych partnerów do kojarzeń w przyszłości). Być może przy zbadaniu większej liczby przypadków niż w badaniach Marshalla i in. (*l.c.*), gdzie $n = 10$, wyniki te mogą ulec zmianie.

3. TEREN BADAŃ

Nida to lewy dopływ (II rzędu) Wisły, o długości 151,2 km i powierzchni zlewni równej 3865,4 km² (Długość i kilometraż 1978, Podział hydrograficzny Polski 1983). Odwadnia ona południową część Gór Świętokrzyskich i Niekę Nidziańską. Układ sieci rzecznej Nidy ma kształt wachlarzowaty – największą liczbę dopływów rzeka przyjmuje w Górach Świętokrzyskich (Ryc. 3A), a od połączenia się Nidy Czarnej i Białej zlewnia powiększa się już niewiele. Przeciętny spadek środkowego i dolnego biegu rzeki jest bardzo mały (4 promile). Sprzyja to powolnemu odpływowi wód w rozległej dolinie rzeki (średnia szerokość doliny to 1,8 km, maksymalna 3,1 km).

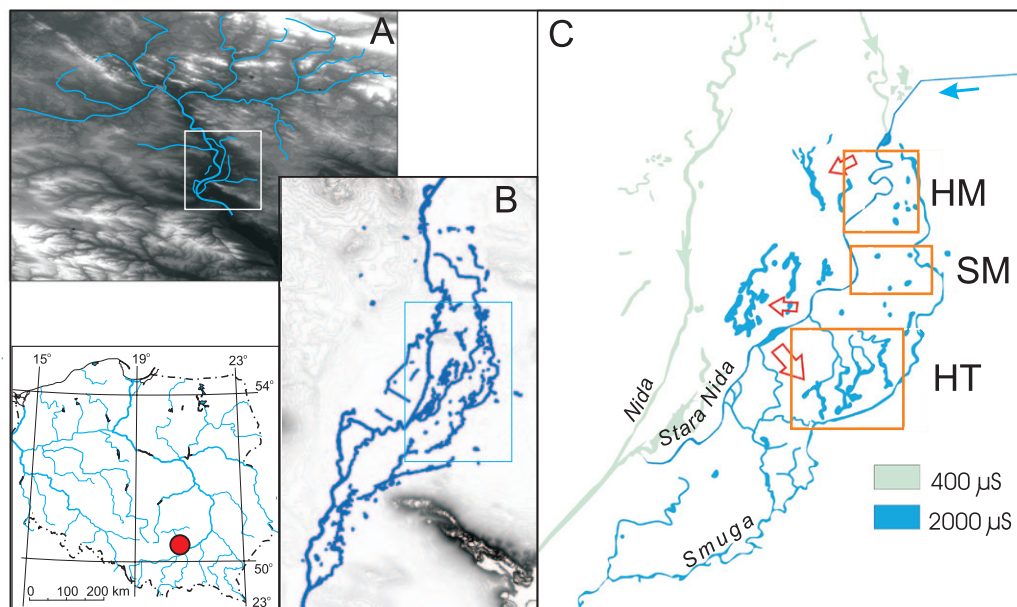
Na rozkładzie przepływu wody w zlewni Nidy w poszczególnych okresach roku (Łajczak – dane niepubl. z lat 1971–83) widać na wiosnę długotrwałą kulminację związaną z roztopami i wiosennymi deszczami, z maksimum odpływu w marcu (ponad 30% maksymalnych rocznych przepływów). Drugą, mniejszą kulminację odpływu (lipiec lub sierpień) widać dość wyraźnie w większości posterunków wodowskazowych, jednak nie osiąga ona istotnych wartości.

Nida płynie w szerokiej płaskodennej dolinie, prawdopodobnie pochodzenia polodowcowego i ma cechy rzeki swobodnie meandrującej. Dolina rzeki przechodzi przez szereg rozległych, uwarunkowanych geologicznie wypłaszczeń, w których dochodzi do zwiększenia aktywności morfologicznej rzeki: meandrowania i przerzutów koryta (powyżej Pińczowa, na wysokości Chrobrza i Zagościa, wokół Wiślicy). Najbardziej charakterystyczny obszar tego rodzaju obejmuje teren powyżej Pińczowa, gdzie dolina rozszerza się do 6 km, a Nida formuje deltę śródlądową. W tej tzw. Delfie Środkowej Nidy, zlokalizowano 3 powierzchnie badawcze służące szczegółowym badaniom ekologii rozrodu rokitniczki.

Delta Środkowej Nidy to obszar uwarunkowanego geologicznie zapadliska tektonicznego, o powierzchni ok. 20 km², zamkniętego od południa Garbem Pińczowskim. Powstał w ten sposób układ rzeźby terenu, który od dawna sprzyjał powstawaniu rozlewisk. Wachlarzowaty układ zlewni Nidy (Ryc. 3A) powoduje, że rzeka zbiera bardzo dużo wody w Górach Świętokrzyskich, ma spore nachylenie i transportuje dużo osadów. Gdy Nida osiąga obszar zapadliska powyżej Garbu Pińczowskiego, wpływa na rozległy, bardzo płaski, wypełniony piaskami teren, którego nachylenie jest minimalne. Ponieważ na płaskim terenie przepływ jest wolniejszy, siła unoszenia nurtu gwałtownie maleje i płynąca woda zostawia tutaj większość niesionych osadów (Ryc. 3B). Skutkiem tego rzeka bardzo szybko nadbudowuje osadami koryto, unosząc je ponad otoczenie i w czasie większych powodzi przerzuca je w niższej położone miejsca, tworząc układ rozgałęziających się koryt, podobny do delt przymorskich. Rozchodzące się ramiona nidziańskiej delty łączą się z powrotem przed przełomem rzeki przez Garb Pińczowski. Według analizy historycznych map dokonanej przez Łajczaka (dane niepubl.), okres w którym rzeka przerzuca koryto od jednego do drugiego brzegu zapadliska trwa ok. 200 lat.

Obecnie na terenie Delfy Środkowej Nidy występują trzy ramiona rzeki:

1. Smuga Umianowicka – prawie martwe, długie koryto rzeki płynącej pod wsią Umianowice;
2. Stara Nida – czynne do niedawna, obecnie zarastające koryto rzeki o niewielkiej szerokości, jeszcze w latach 60-tych odchodzące od głównego koryta pod wsią Motko-



Ryc. 3. Budowa hydrologiczna obszaru badań: **A** – mapa przestrzenna górnej części zlewni Nidy. Widoczne Góry Świętokrzyskie z gęstą siecią cieków tworzących „wachlarz” schodzący się do koryta Nidy. Ramką w kolorze białym zaznaczono obszar delty śródlądowej, utworzonej w obszernym zapadlisku; **B** – mapa przestrzenna zapadliska tektonicznego oraz układu koryt i zastoisk tworzonych tutaj przez Nidę. Widoczne trzy główne ramiona, pozostałe po przerzucaniu koryta. Teren zapadliska zamknięty jest od południa stromym Garbem Pińczowskim, przed którym ramiona rzeki łączą się z powrotem, przepływając przez obniżenie w obrębie Garbu (stan naturalny, sprzed 1987 r.); **C** – schemat układu wód delty śródlądowej, który pozostał w stanie naturalnym po regulacjach w drugiej połowie lat 80., z zaznaczonym poziomem zmineralizowania wody (jasno- i ciemnoniebieski) oraz kierunkami nawadniania terenu (czerwone strzałki). Widać układ koryt, którymi woda przepływa ze Starej Nidy do Smugi Umianowickiej⁷. Powierzchnia badawcza HM obejmuje płaski obszar położony na północy między Starą Nidą a Smugą, nawodniony podsiąkowo. Powierzchnia SM obejmuje obszar wyżej położonego pastwiska, słabo nawodnionego. Powierzchnia HT obejmuje złożony układ koryt, starorzeczy i rozlewisk. Układ ten zasilany jest przez wody przepływające do niższej położonej koryta Smugi Umianowickiej z koryta Starej Nidy, której odpływ do głównego koryta Nidy jest zahamowany ze względu na brak różnicy w poziomach wody między Starą Nidą a głównym korytem rzeki.

Fig. 3. The hydrogeological structure of the study area: **A** – a model of the upper part of the Nida catchment area. The Świętokrzyskie Mts. are visible with their dense network of river courses, forming a “fan” based in the main channel of the Nida river. The white frame indicates the area of the inland delta, located in the large depression. **B** – three-dimensional map of the depression, with river channels and other water bodies created by the Nida river in this area. Three main river branches are visible, left by the river during the avulsion process. The depression is closed on the south by the large elevation of Garb Pińczowski. The river branches join together before elevation, and then main channel flows through the narrowed valley (situation from 1987, before anthropogenic changes). **C** – the scheme of water bodies in the inland delta, left undisturbed after river training works in the 1980, with the level of water mineralization indicated by the intensity of blue colour of the waterbodies. The red arrows indicate the directions of ground water flow. There is a visible network of watercourses, through which water comes from Stara Nida to Smuga Umianowicka. The study plot named HM includes a flat area located on the north between Stara Nida and Smuga Umianowicka. It is inundated by ground waters. The SM plot is located in a more elevated old pasture, with a small area of water bodies. The HT plot includes areas with a dense network of water courses, old river beds and wetlands. This area is inundated by ground and surface waters flowing from Stara Nida to Smuga Umianowicka. The water flow follows the general difference in elevation between these two parts of the valley, and is also enforced by a clogged flow of water at the mouth of the Stara Nida.

⁷ W publikacjach i dokumentach dotyczących tego obszaru panuje duży chaos w nazewnictwie, z tego względu w niniejszej publikacji przyjęto nazwy funkcjonujące wśród lokalnej ludności.

wice, sztucznie odcięte, zasilane tzw. ciekiem od Hajdaszka i Gartatowic oraz systemem kanałów melioracyjnych z jazu położonego kilka kilometrów wyżej, we wsi Rębów;

3. główne koryto Nidy, obecnie sztucznie przekopane, ale stopniowo renaturyzujące się.

Koryto Starej Nidy położone jest nieznacznie wyżej (193,5 m n.p.m.) od koryta Smugi Umianowickiej (193,1 m n.p.m.), co powoduje, że w miejscach utrudnionego odpływu wody, ze Starej Nidy spływają do niżej położonej Smugi.

Sposób nawadniania rozlewisk zbadano na podstawie właściwości fizykochemicznych wody. Główne koryto Nidy niesie wodę stosunkowo słabo zmineralizowaną (przewodnictwo ok. 400 μ S). Stara Nida przyjmuje od wschodu dopływ wypływający z gipsowego kamieniołomu w Gartatowicach, niosący niezwykle wysoko zmineralizowane wody (powyżej 2000 μ S). Po wartości przewodnictwa wody można poznać, które części wód są zasilane ze Starej Nidy, a które z głównego koryta. Jeżeli przewodnictwo jest wysokie (ciemnoniebieski kolor na Ryc. 3C), a w terenie obserwuje się przepływ w odpowiednim kierunku, wiadomo, że dany zbiornik czy ciek jest zasilany ze Starej Nidy; jeżeli przewodnictwo jest niskie (jasnoniebieski kolor na Ryc. 3C), wiadomo, że daną część wód zasila główne koryto Nidy lub wody opadowe. Stara Nida płynie ok. 40 cm wyżej od Smugi i od głównego koryta, co powoduje, że woda przesącza się do niżej położonych cieków i zastoisk. Stara Nida dopływając do głównego koryta zrównuje z nim rzędną dna, co powoduje zastój wody, brak odpływu i przelewanie się wody z koryta Starej Nidy (duża czerwona strzałka na Ryc. 3C) do niżej położonej Smugi. Dzięki przelewaniu się wody powstają tutaj liczne rynny erozyjne, zastoiska, starorzecza i obniżenia terenu pozostałe po dawnych przebiegach koryt (Ryc. 3C).

Szata roślinna tego obszaru nie jest zbyt zróżnicowana (Korzeniak J. – mat. niepubl.). Wody zasiedlają zbiorowiska makrofitów *Nupharo-Nymphaeetum*, roślin pleustonowych *Lemno-Spirodeletum polyrrhizae* oraz roślin zanurzonych *Elodeetum canadensis*, *Ceratophylletum demersi*. W najbliższym sąsiedztwie zbiorowisk wodnych i na brzegach kanałów rozwijają się takie zbiorowiska, jak: *Oenanthro-Rorippetum* i zbiorowisko z *Mentha aquatica*. Szeroko pojętą strefę przybrzeżną porastają szuwały: trzcinowy *Phragmitetum communis*, pałki szerokolistnej *Typhetum latifoliae*, mannowy *Glycerietum maximae* i mozgowy *Phalaridetum arundinaceae* oraz na dużych powierzchniach szuwar turzycowy, głównie turzycy sztywnej *Carex elata*.

Wśród roślinności leśnej i zaroślowej najciekawszym przyrodniczo zbiorowiskiem jest ols porzeczkowy *Ribo nigri-Alnetum*, porastający wąskim pasem zabagnioną dolinę Starej Nidy. Wzdłuż Smugi, nieużywanych dróg i przy niektórych starorzeczach, występują wąskie pasy zarośli olszy czarnej oraz wierzb.

Większość terenu między Starą Nidą a Smugą pokrywają łąki należące do *Arrhenatheretum medioeuropaeum* – zespołu zbiorowego, który występuje na żyznych glebach bez śladów zabagnienia i jest jednym z najbardziej rozpowszechnionych zbiorowisk na tym terenie. Na siedliskach wilgotniejszych rozwijają się fitocenozy z dominacją *Alopecurus pratensis*. W miejscach suchszych, na naturalnych wyniesieniach terenowych zespół występuje w postaci typowej, na dużych powierzchniach rozwija się postać z *Poa pratensis* i *Festuca pratensis*. Dość rozpowszechniona, zwłaszcza na siedliskach piaszczystych, jest postać z *Rumex acetosella*.

Łąki te, zwłaszcza bliżej Starej Nidy, przechodzą stopniowo w ziołoroślowy zespół *Filipendulo-Geranietum*. W składzie florystycznym, prócz *Filipendula ulmaria*, duże

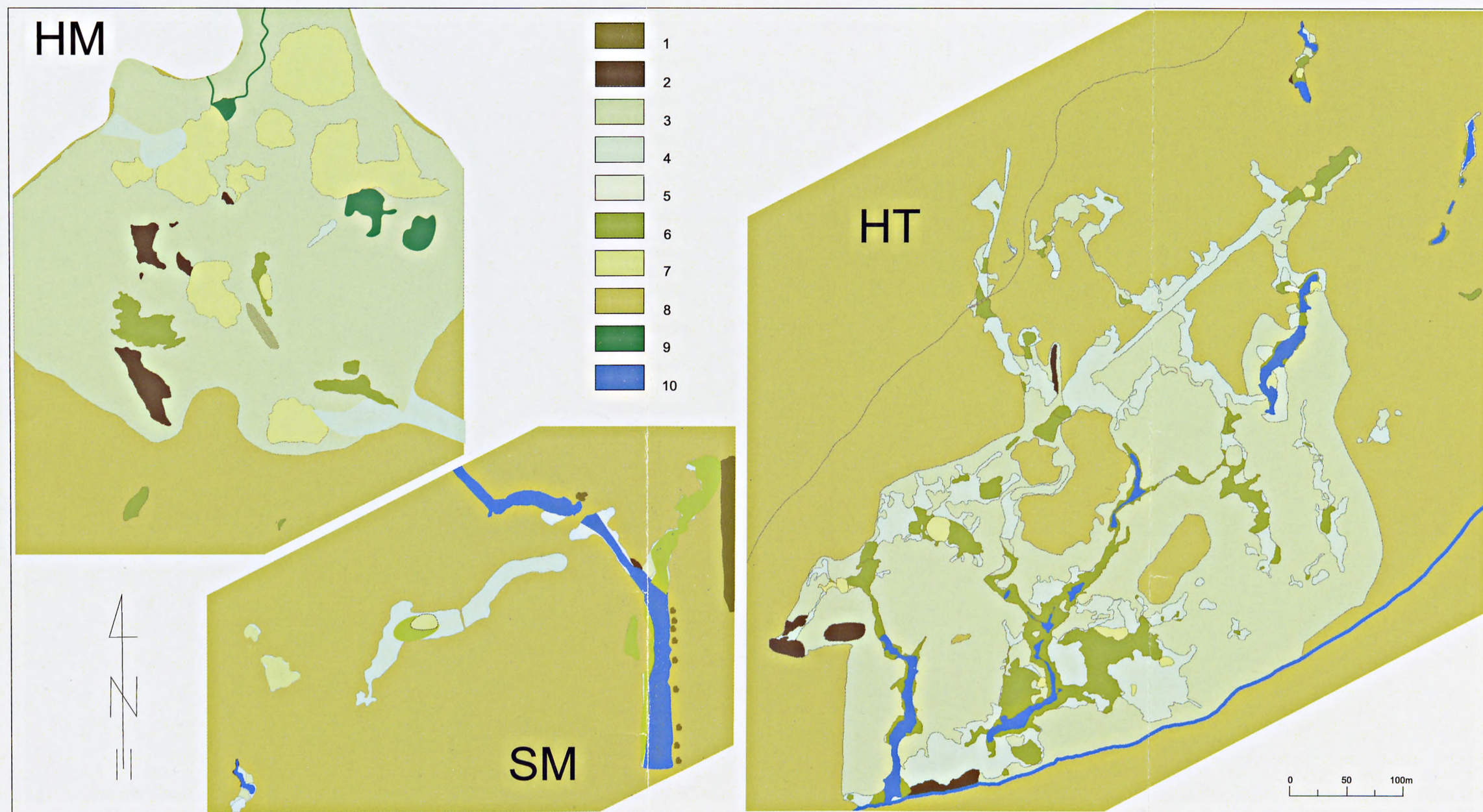
pokrycie wykazują: *Alopecurus pratensis*, *Veronica longifolia*, *Carex elata*, *Thalictrum flavum*.

Między Starą Nidą a Smugą położone są powierzchnie badawcze HM, SM i HT (20°28'–20°32' E, 50°33'–50°35' N). Powierzchnie badawcze obejmują trzy główne rozlewiska: największe rozlewisko zwane Heterogenicznym, HT (Ryc. 3–6; w innych publikacjach (Król i in. 2002, Zajac i in. 2006) zwane przez nas również Powierzchnią Polską, PPL) położone poniżej wsi Umianowice, o powierzchni przekraczającej 30 ha, składa się z licznych koncentrycznych rynien erozyjnych i starorzeczy, zbiegających się w jednym punkcie i uchodzących do Smugi. W przeszłości było więcej ujść; stąd powstał układ rynien obiegających położoną centralnie piaszczystą wydmę. Rynny i starorzecza nie są głębokie, głębokość rynien nie przekracza 1 m, a starorzecza w najgłębszym miejscu nie przekraczają 1,5 m. Między wydmą a Smugą wytworzyło się dość duże, kilkuarowe rozlewisko ze stagnującą wodą. Im dalej od rozlewiska, tym mniej podmokłych miejsc i starorzeczy, są one mniejsze i na ogół otoczone są już bardziej suchym terenem, pokrytym kośnymi łąkami lub pastwiskami.

Najniżej położone i najbardziej mokre miejsca porośnięte są głównie szuwarem pałkowym i mannowym. W przypadku płatów pałki szerokolistnej, ich wielkość i kształt są bardzo zmienne (Ryc. 4–6), zależnie od mikrorzeźby podłoża. Miejsca najbardziej podmokłe są urozmaicone niewielkimi, mniej niż 1-arowymi kępami szuwaru trzciny pospolitej. Niektóre obszary pałki zmniejszyły się po częściowym udrożnieniu Smugi wykonanym latem 1995 r. Ich miejsce zajęła przeważnie manna, z pojedynczymi pędami pałki (Bielański i in. 2005), jednak ogólny układ roślinności nie zmienił się w istotny sposób. Mniej więcej od 2000 roku lokalnie pojawia się coraz więcej małych kęp trzciny, które powoli zastępują pałkę i mannę. Obszary porośnięte przez wysoki szuwar pałkowy lub trcinowy są otoczone szuwarem mannowym (głównie głębsze, ale okresowo wysychające miejsca) i rozległymi płatami szuwaru turzycy sztywnej.

Na najwyżej wzniesionych wydmach występuje uboga roślinność łąkowa, z dominującym śmiałkiem darniowym. Ze względu na słabe podsiąkanie wody, wydmy praktycznie wysychają już w czerwcu. Resztę terenu pokrywają porzucone łąki, miejscami zarastające podrostami olszy. Ostatnie były użytkowane jeszcze do 1995 r. Obecnie, po wprowadzeniu programów rolno-środowiskowych, niewielkie obszary łąk położone najbliżej wsi są znowu koszone. Na powierzchni brak obszarów zadrzewionych i krzewów, poza pasami drzew ciągnących się wzdłuż ramion rzeki. W północnej części rozlewiska występuje stara, wcięta w podłoże droga z zachowanym, częściowo obustronnym, szpalerem wierzb, obecnie zabagniona, ze stagnującą wodą i częściowo zarośnięta szuwarem. Na szczególną wzmiankę ze względu na biologię rozrodu rokitniczki (preferowane miejsce gniazdowe, Król i in. 2002) zasługuje szuwar turzycy brzegowej *Caricetum ripariae* – okazały, gęsty szuwar szerokolistnej i wysokiej turzycy, tworzący niewielkie, mniej niż 1-arowe płaty na brzegach kanałów.

Drugie rozlewisko, zwane Homogenicznym, HM, (ok. 10–11 ha, Ryc. 4, 7, dawniej Powierzchnia Czeska, PCZ) ma inne uwarunkowania hydrologiczne. Na powierzchni HM woda przesącza się w podłożu do Smugi, może płynąć powierzchniowo w przypadku wezbrań, jednak jak dotąd nie wyłobiliła rynien i rzeźba terenu nie jest zróżnicowana. Teren ten jeszcze w latach 80-tych był zagospodarowany jako łąki kośne, jednak po 1989 r. łąki zostały opuszczone i zaczęły zarastać kępami trzciny, zabagniły się, a wokół powięk-



Ryc. 4. Mapy roślinności badanych powierzchni wykonane przy użyciu GPS; stan z roku 2000: 1 – olsza czarna *Alnus glutinosa*, 2 – turzyce *Carex* sp., 3 – mianny *Glyceria* sp., 4 – sity *Juncus* sp., 5 – łąka, 6 – trzcina pospolita *Phragmites australis*, 7 – wierzby *Salix* sp., 8 – pałki *Typha* sp., 9 – mozga *Phalaris* sp., 10 – woda

Fig. 4. The map of landcover in study plots, made using GPS, situation from 2000: 1 – black alder *Alnus glutinosa*, 2 – sedge *Carex* sp., 3 – sweet grass *Glyceria* sp., 4 – rush *Juncus* sp., 5 – meadows, 6 – common reed *Phragmites australis*, 7 – willows *Salix* sp., 8 – cattail *Typha* sp., 9 – canary grass *Phalaris* sp., 10 – water



Ryc. 5. Powierzchnia HT, widok od południowej strony. Na pierwszym planie łany pałki szerokolistnej, na dalszym planie starorzecze porośnięte wąskim pasem pałki szerokolistnej, blisko pasa drzew dwa niewielkie łany trzciny pospolitej. Obszary między łanami wysokiej roślinności zielnej są porośnięte turzycą lub manną.

Fig. 5. The HT study plot, view from the south. Extensive patches of cattail are visible, and old river bed overgrown with narrow stripes of cattail, near the horizon in front of the trees, there are two small patches of common reed. The areas in between the patches of tall wetland vegetation are overgrown with sedge or sweetgrass.



Ryc. 6. Powierzchnia HT, widok z S-E na północną część powierzchni – widoczna mała, izolowana kępa pałki szerokolistnej, otoczona dużymi obszarami porośniętymi turzycami.

Fig. 6. The HT study plot, view from the S-E on the northern part of the plot, with a visible small isolated patch of cattail, surrounded by extensive areas of sedge.



Ryc. 7. Powierzchnia HM, widok od środka powierzchni na jej północną część. Na pierwszym planie fragment dużego łąnu trzciny po lewej i niewielka kępa po stronie prawej, w tle duży łąn trzciny w północnej części powierzchni. Przestrzenie między łąnami trzciny są niewielkie i porośnięte turzycą, mozgą lub zbiorowiskami łąkowymi.

Fig. 7. The HM study plot, view from the middle part of the plot to its northern part, with extensive reed patch on the left and small reed patch on the right. In the background, the northern part of the study plot is overgrown with an extensive area of reed. The areas in between are small and overgrown with sedge, canary grass or meadows.



Ryc. 8. Powierzchnia SM, widok na część powierzchni od strony zachodniej. Na powierzchni tej występują małe łąny szuwarów na starorzeczach, obramowane drzewami lub krzewami, położone wśród łąk.

Fig. 8. The SM study plot, view on part of the plot from the west. In this study plot there are small patches of wetland vegetation growing on old river beds, surrounded by stripes of trees or bushes, all of them located among extensive meadows.

szających się kęp trzciny rozrosły się łany turzyc, mozgi trzcinowatej *Phalaris arundinacea*, manny *Glyceria* sp. Jedynie na niewielkich wyżej położonych powierzchniach rozwija się roślinność łąkowa z dominującą tymotką łąkową *Phleum pratense* i licznie występującym storczykiem szerokolistnym *Dactylorhiza majalis* oraz rzadką paprocią nasięźrzałem pospolitym *Ophioglossum vulgatum* (E. Pisarczyk – inf. ustna), nie spotykaną na innych powierzchniach. Podobnie jak na powierzchni HT, brak tutaj zadrzewień, za wyjątkiem wąskich pasów olsz ciągnących się wzdłuż obu starych koryt Nidy. W południowej części rozlewiska rosły płaty samosiewu olszowego, jednak w ostatnich latach drzewa obumarły. Południową granicą powierzchni biegnie droga gruntowa, użytkowana w okresach suszy. Niestety, ułatwia ona dostęp do powierzchni trzcin, co skutkowało spalaniem niewielkiej części południowych płatów trzciny na przedwiośniu 2000 r.

Trzecia z badanych powierzchni, zwana Małą (SM; Ryc. 4, 8), położona jest mniej więcej w połowie drogi między dwoma poprzednimi i składa się z Y-kształtnego rozwinięcia Smugi Umianowickiej i przyległego do niego pozostałości starorzecza, w postaci pasa oczek wodnych, otoczonych porozrywaniem szpalerem wierzb i niewielkimi zadrzewieniami olszowymi. W miejscach, gdzie oczka nie są oświetlone, porośnięte są niewielkimi kępami trzciny lub pałki szerokolistnej. Smuga w tym miejscu jest dość szeroka i jej brzegi zarastają wąskimi pasami pałki szerokolistnej i kępami podrostu olszy, a ślepa odnoga w całości pokryta jest pałką szerokolistną. Od wschodu powierzchnia przylega do nasypu kolejki wąskotorowej, porośniętego zaroślami wierzbowymi, od zachodu przylega do pastwiska i łąk kośnych, od obydwu pozostałych powierzchni oddzielona jest rozległymi łąkami. Więcej informacji na temat obszaru badań zawartych jest w monografii Bartnika i in. (2004).

4. METODY

Badania terenowe prowadzono w latach 1996–2005. Początkowo badaniami objęto tylko powierzchnię HT i SM, a od 1998 r. obszar badań został powiększony o powierzchnię HM.

Mniej więcej od połowy kwietnia każdego roku na terenie badań przeprowadzano przynajmniej 3 kontrole tygodniowo w celu stwierdzenia przylatujących samców. Dokładny termin rozpoczynania kontroli terenu ustalano na podstawie doniesień o pierwszych stwierdzeniach rokitniczek w południowej Polsce, pojawiających się na liście dyskusyjnej *region_m@mto-kr.pl*. Od momentu stwierdzenia pierwszego samca, przyjmowano stały schemat prowadzenia kontroli obszaru badań. Kontrole wykonywano we wczesnych godzinach porannych. Rozpoczynano je od przeglądu powierzchni, mającego na celu wykrycie i identyfikację tożsamości wszystkich stwierdzonych samców na podstawie noszonych przez nie kolorowych obrączek (Ryc. 9, 10). Równocześnie na mapach konturowych roślinności w skali 1 : 2000 notowano położenie każdego zauważonego osobnika, wraz z zaznaczeniem rodzaju jego zachowania. Po zakończeniu przeglądu odławiano niezaobráczkowane samce, oraz wykonywano inne prace terenowe, opisane poniżej. Prowadzono również uzupełniające kontrole powierzchni w godzinach wieczornych. W okresie intensywnego osiedlania się samców, prace terenowe wykonywały dwa zespoły: pierwszy z nich wykonywał przegląd powierzchni, podczas gdy drugi od razu odławiał niezaobráczkowane samce wskazane przez pierwszy zespół. Prace terenowe były prowadzone do momentu opuszczenia gniazda przez młode w ostatnim wykrytym legu (zazwyczaj druga połowa lipca, najpóźniej w połowie sierpnia).

Za datę osiedlenia się osobnika przyjmowano stwierdzenie najwcześniejszego zachowania terytorialnego: śpiew, tokowanie, obrona terytorium. Daty osiedlania się samców pojawiające się w analizach są kodowane, w celu umożliwienia porównań między sezonami. Dla każdego roku datą „1” była data osiedlenia się pierwszego samca, a daty osiedlania się następnych samców były wyrażane liczbą dni, które upłynęły od daty oznaczonej jako „1”.

Odłów samców prowadzono przy użyciu sieci ornitologicznych (typu Ecotone) o długości 18 m i wysokości 3,5 m, które ustawiane były w postaci płotu w miejscu spodziewanej aktywności samca (Ryc. 11). Jeżeli sieć była ustawiona dobrze, zazwyczaj samiec łapał się sam (np. wracając na miejsce śpiewania), jednak często proces łapania wymagał wsparcia: bardzo skuteczne było odtwarzanie śpiewu samca z cyfrowego, kieszonkowego odtwarzacza dźwięku, umieszczonego nisko przy dolnej półce siatki lub powolne przejście tyralierą w kierunku siatki przez płat roślinności, w którym znajdował się ptak. W znakomitej większości przypadków ptaki próbowały sforsować siatkę nisko przy gruncie, dlatego siatka powinna być dociągnięta do podłoża.

Każdy odłowiony ptak obaráczkowany był na lewej nodze aluminiową obaráczką z niepowtarzalnym numerem. Obaráczki pochodziły ze Stacji Ornitologicznej Instytutu Zoologii PAN w Górkach Wschodnich, której autor jest wieloletnim współpracownikiem. Na prawej nodze umieszczano kombinację trzech obaráczek koloru żółtego, pomarańczowego, czerwonego, niebieskiego, zielonego, czarnego i białego (pozostałe kolory, zwłaszcza fiolet i brąz, w gorszych warunkach oświetleniowych sprawiają kłopoty przy identyfikacji). Liczba kombinacji kolorów podstawowych na ogół wystarczała na trzy lata indywidualnego znakowania osobników dorosłych. Ponieważ co roku każdy ptak był odławiany



Ryc. 9. Warunki prac terenowych na północnej części powierzchni HT w okresie wiosennych wezbrań.

Fig. 9. The environmental conditions of fieldwork in the northern part of HT study plot, during the early spring water level rise.



Ryc. 10. Odczytywanie kodu kolorowych obrączek, identyfikujących samce.

Fig. 10. Reading of colour ring codes, which individually identify males.



Ryc. 11. Odławianie samców w sieci przegradzające duże łany szuwarów na powierzchni HM.

Fig. 11. Catching of males in mist-nets, set up across patches of tall wetland vegetation on the HM plot.



Ryc. 12. Nagrywanie śpiewu samca na powierzchni HT.

Fig. 12. Recording of a male song, singing in the HT plot.

i sprawdzano numer obrączki aluminiowej, nie było obawy powtórzenia się kodu kolorowych obrączek, nawet przy wyjątkowo długowiecznych osobnikach. W niniejszym opracowaniu na oznaczenie samca używano trójliterowego kodu, utworzonego od pierwszych liter nazw stosowanych przez nas kolorów w języku angielskim (za wyjątkiem czarnego, dla którego używana jest litera K). Zatem osobnik o obrączkach białej, niebieskiej i czarnej będzie kodowany „WBK”.

W przypadku każdego odłowionego osobnika określano płeć na podstawie wyniesienia kloaki, bądź występowania plamy łęgowej. Wszystkie odłowione ptaki były mierzone przez autora, według metodyki Bussego (1984), zmodyfikowanej przez Zajac (1997b). Określano:

1) długość skrzydła – odległość od zewnętrznej krawędzi stawu nadgarstka po koniec wyprostowanej najdłuższej lotki; dokładność 1 mm;

2) długość ogona – odległość od końca ogona do jego nasady, mierzona na ogonie zagiętym pod kątem prostym w stosunku do pleców ptaka; dokładność 1 mm;

3) długość przedramienia – czyli odległość od zewnętrznej krawędzi zgiętego stawu łokciowego do zewnętrznej krawędzi stawu nadgarstkowego; dokładność 0,1 mm;

4) długość dzioba – odległość od kości czołowej do końca dzioba; dokładność 0,1 mm;

5) wysokość dzioba – odległość między grzbietem dzioba a spodem, mierzona prostopadłe do długiej osi dzioba na wysokości przednich krawędzi otworów nosowych; dokładność 0,1 mm;

6) szerokość dzioba – odległość między bocznymi krawędziami dzioba mierzona poprzecznie do jego długiej osi na wysokości przednich krawędzi otworów nosowych; dokładność 0,1 mm;

7) długość skoku – mierzono długość kości skokowej; jeden jej koniec chwymano ramieniem suwmiarki w zgiętym stawie skokowym, drugi koniec przykładano do nasady palców po ich całkowitym zgięciu; dokładność 0,1 mm;

8) ciężar ciała – mierzony na wadze sprężynowej typu PESOLA; dokładność 0,1 g.

Zrezygnowano ze stosowania w dalszych analizach cech związanych z piórami ze względu na ich niszczenie się w ciągu sezonu oraz z wysokości i szerokości dzioba, gdyż były redundantne z długością dzioba.

Po zaobráczkowaniu i zmierzeniu, uwolnione samce natychmiast lub po krótkim czasie ponownie podejmowały śpiew i wykonywanie lotów tokowych. Po powtórnym zidentyfikowaniu samca na podstawie kolorowych obrączek, nagrywano przynajmniej 10 minut jego zwartego śpiewu. Do nagrywania (Ryc. 12) używano mikrofonów kierunkowych *Sennheiser Me-67* oraz cyfrowych rejestratorów dźwięków *Denon FN F20R* i *Marantz PMD660*. Urządzenia tego typu umożliwiają nie tylko cyfrową rejestrację śpiewu w terenie, ale również łatwe archiwizowanie nagrań na notebooku. Nagrywanie ptaków w otwartym krajobrazie doliny rzecznej wymaga specjalnego osprzętu (osłony mikrofonu), ze względu na bardzo częste wiatry tłumiące nagranie. Używano również tyczki do mikrofonu, która wyklucza stuki powodowane dotykiem dłoni lub uderzeniami kabli lub roślin, również ze względu na długość i konstrukcję teleskopową, która umożliwia właściwe ustawienie mikrofonu względem śpiewającego ptaka (np. poprzez możliwość wysunięcia ponad trzciny).

Śpiew analizowano przy użyciu programu *Avisoft SAS-Lab Pro*, wersja 4.23d. Do analizy wybierano dwuminutowy odcinek najbardziej intensywnego śpiewu, w którym piosenka była w pełni rozwinięta, z dobrze wyróżnionymi zwrotkami. Z takich odcinków

usuwano przerwy w śpiewie dłuższe niż 3 sekundy, jednak z zachowaniem wyróżnienia zwrotek. Wyróżnianie zwrotek oparto na kryterium jednosekundowej przerwy w śpiewie, z tym, że w uzasadnionych przypadkach, kiedy struktura i rozwój zwrotki jednoznacznie na to wskazywały, modyfikowano to kryterium.

Długość odcinka wybieranego do analizy, oparto na krzywej przyrostu nowych sylab. Powyżej 2,0 minut przyrost nowych sylab wynosi około 4% wykrytych dotychczas i pozostawał na podobnym poziomie błędu (0–4%) niezależnie od długości analizowanego śpiewu. Liczbę unikalnych sylab wyróżnioną w analizowanym odcinku określono jako repertuar śpiewu samca.

W okresie przylotu samic następowało sukcesywne kończenie śpiewów tokowych przez samce. Intensyfikowano wtedy obserwacje terenowe (głównie wcześniej rano i wieczorem) w celu wykrycia miejsc, w których samice budowały gniazda. Obserwacja samic była najefektywniejszą metodą lokalizacji gniazd, o niemal stuprocentowej skuteczności. O stopniu zaawansowania budowy gniazda wnoszono na podstawie materiału noszonego przez samicę: materiał gruby (większe części pędów trzciny, manny itp.) służył do budowy podstawy gniazda, materiał cienki (najczęściej drobne włókna roślinne lub kłóski trzciny) używany był do wyścielenia czary gniazda, co oznaczało, że w najbliższych dniach dojdzie do złożenia jaj. Przeciętnie czas budowy gniazda trwał ok. 1 tygodnia.

Gniazda były kontrolowane dopiero na etapie zaawansowanego wysiadywania jaj, w celu uniknięcia ryzyka porzucenia lęgu. Zwracano przy tym szczególną uwagę na minimalizację zmian w otoczeniu (jak najmniejsze wydeptywanie roślinności, szczególnie unikanie wydeptywania ścieżek, unikanie zmian w układzie roślin okrywających bezpośrednio gniazdo). Sprawdzano zawartość gniazda, notując liczbę jaj, a w czasie późniejszych kontroli datę klucia, liczbę i stan zaawansowania rozwoju piskląt. W 8. dniu życia, pisklęta były obrączkowane aluminiową obrączką z niepowtarzalnym numerem i mierzone (długość skoku, skrzydła i ciężar ciała). W czasie kontroli gniazda lub wizytowania jego otoczenia zwracano szczególną uwagę na identyfikację kolorowych kodów rodziców obserwowanych przy gnieździe oraz ich behavior (np. zaniepokojenie, karmienie).

Dane dotyczące lokalizacji stwierdzeń i sposobów zachowania się osobników zgromadzono w bazie danych *MS Access* sprzężonej z *ArcInfo* (obecnie *ArcGIS*), dającej w efekcie funkcjonalny system GIS. Szczególnie przydatny był program „Acro”, napisany przez Wiesława Króla, działający w środowisku *MapObject*, umożliwiający bardzo łatwe wprowadzanie danych i przegląd dowolnych obserwacji oraz przestrzenną analizę danych. Program *ArcInfo* (*ArcGIS*) używany był głównie dla wizualizacji danych (np. identyfikacja samców politytorialnych lub poligynicznych) oraz szczegółowych analiz przestrzennych. Wielkość terytorium była liczona standardową metodą *Minimum Convex Polygon* (*MCP*; w *ArcGIS*) dla samców, które stwierdzono w jednym miejscu co najmniej 5 razy w ciągu sezonu. Metoda *MCP* oblicza powierzchnię terytorium na podstawie poligonu o zminimalizowanej liczbie boków, opisanym na chmurze punktów odpowiadającej stwierdzeniom samca w okresie tokowania.

Dane z systemu GIS eksportowano w tabelach kwerendowych przygotowanych w *MS Access* do programów statystycznych (*JMP IN – SAS*, *Statistica*, również *SAS* i *SPSS*), w których wykonywano odpowiednie obliczenia statystyczne. Szczegóły analiz statystycznych (o ile nie były to proste, powszechnie znane testy statystyczne) są opisane wraz z wynikami.

Samce niełęgowe

Ponieważ co roku wszystkie nieobraczkowane samce zauważone na terenie powierzchni badawczych były natychmiast odławiane i znakowane, zatem ich późniejszy los był znany. Dokładna penetracja powierzchni badawczych wyklucza możliwość odbywania przez samce lęgów, których oznaki nie zostałyby zauważone. Odbycie próby lęgowej wymaga okresu tokowego, budowania gniazda, okresu składania jaj i wychowania młodych, więc trudno w tak długim czasie i przy intensywnej aktywności ptaków nie zauważyć odbycia lęgu. Jednakowoż co roku, dla pokaźnej proporcji samców, obserwowano brak jakichkolwiek oznak sukcesu, zarówno kojarzeniowego, jak i lęgowego. Praktycznie wszystkie z nich przejawiały zachowania terytorialne – śpiew, tokowanie, obronę terytorium. Były to wyraźnie osobniki osiedlające się, zajmujące terytorium, które jednak nie kojarzyły się i przebywały na powierzchni krótko. Możliwość odbywania przez nie lęgów na badanej powierzchni jest absolutnie wykluczona, zwłaszcza w tak dużej liczbie (około połowa wszystkich samców).

4.1. Jakość siedliska

Aby odpowiedzieć na pytanie o czynniki w skali krajobrazu wpływające na występowanie rokitniczki, w latach 1999–2000 wykonałem ze współpracownikami (Wiesław Król i Wojciech Solarz) liczenia ptaków na terenie całej doliny dolnej Nidy, od Pińczowa po Nowy Korczyn (30 km długości doliny). Cała dolina została podzielona na 0,5 km odcinki, środkiem których, prostopadle do osi doliny, wyznaczono 60 transektów, na których w ciągu dwóch lat dwa razy w ciągu sezonu lęgowego prowadzone były liczenia metodą pasa transektowego (Bibby i in. 1992). W okresie lęgowym, liczenia wykonano w dwóch terminach: wczesnowiosennym (27.04–1.05.1999 r., oraz 2.05.–4.05.2000 r.) oraz późnowiosennym (26.05.–31.05.1999 r. oraz 8.06.–10.06.2000 r.). Z badań wyłączono z oczywistych przyczyn obszar stawów rybnych w Młodzawach (położony na terasie zalewowej, całkowicie antropogeniczny obiekt) oraz okolice miejscowości Wiślica (niereprezentatywne dla doliny: zabudowa w dolinie, sieć dróg i rozległe zadrzewienia). Transekty wytyczone były w ten sposób, aby całkowicie omijały oba te obszary w odległości 0,5 km.

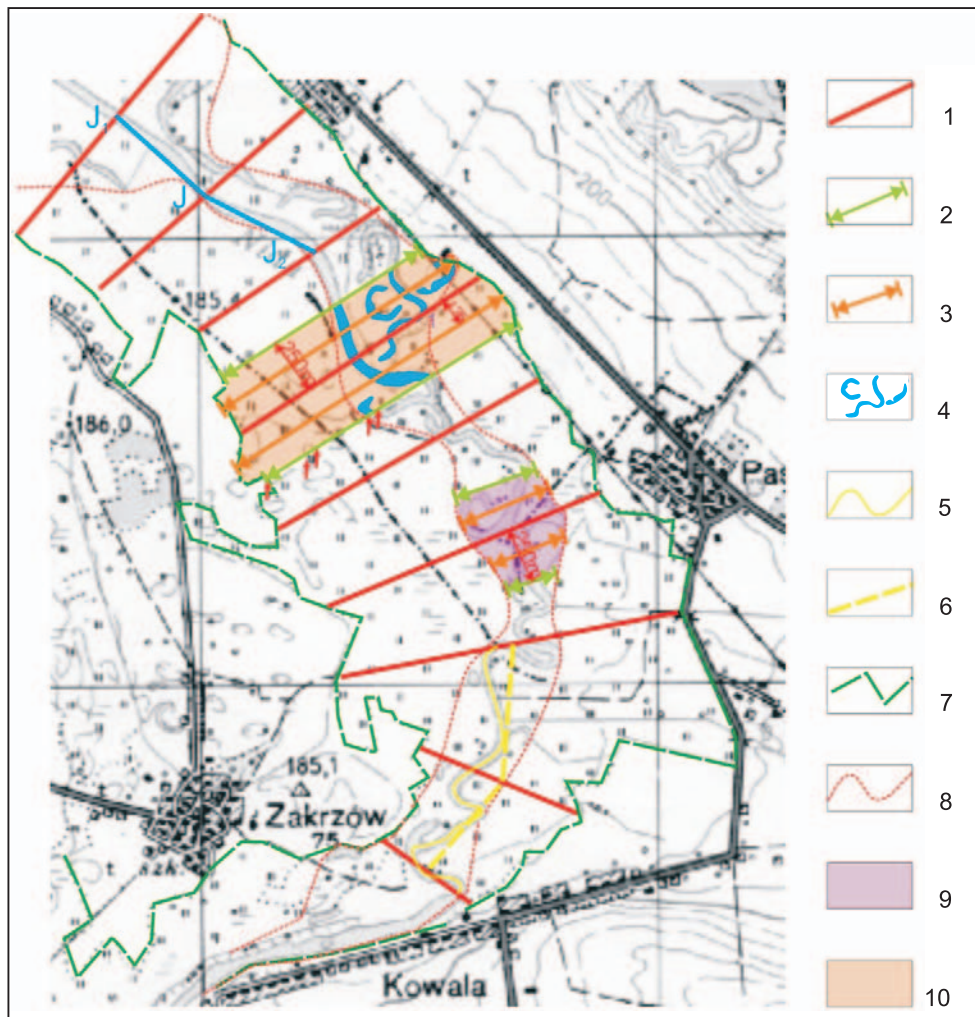
Dla całego badanego terenu wykonana została mapa cyfrowa w systemie *GIS (ArcInfo)*. Dla każdego badanego odcinka wyznaczono szereg cech morfologii terenu (Ryc. 13), możliwych do odczytania z mapy cyfrowej i dla każdego transektu wyznaczone zostały ilościowe wskaźniki obrazujące morfologię danego odcinka. Po wstępnej analizie ich wzajemnych korelacji, wykluczono zmienne całkowicie redundantne (wykazujące się skorelowaniem powyżej $r = 0,95$). Badano następujące zmienne:

1. długość doliny, czyli pozycja danego transektu wzdłuż kilometrażu doliny wyznaczonego od Pińczowa po Nowy Korczyn (z północy na południe),
2. średnia szerokość koryta, czyli średnia z pięciu wartości szerokości geomorfologicznego koryta rzeki,
3. liczba poziomich przecinanych przez transekt, odzwierciedlająca poziom zróżnicowania rzeźby dna doliny,
4. liczba starorzeczy,
5. łączna powierzchnia starorzeczy,

6. średnia szerokość dna doliny zalewowej,

7. średnia szerokość pasa meandrowego.

Rozkład częstości występowania jakiegoś gatunku ma to do siebie, że na ogół na dużej liczbie punktów pomiarowych nie stwierdza się w ogóle danego gatunku lub stwierdza się pojedyncze ptaki. Wstępna analiza danych wykazała, że liczebności rokitniczki



Ryc. 13. Pomiary geomorfologiczne przykładowego odcinka doliny Nidy: 1 – linia transektu, 2 – granice półkilometrowego odcinka doliny, dla którego obliczano szerokość pasa meandrowania i szerokość dna doliny zalewowej, 3 – trzy transekty w poprzek doliny używane do obliczania średnich szerokości dla: dna doliny, średniej szerokości pasa meandrowego i szerokości koryta, 4 – liczba i powierzchnia starorzeczy, 5 – linia służąca do pomiaru długości koryta rzeki i jego krętości, 6 – linia długości doliny używana jako linia odniesienia dla pomiaru krętości koryta, 7 – granica dna doliny zalewowej, 8 – granica pasa meandrowania, 9 – pas meandrowy w obrębie odcinka, 10 – 0,5 km odcinek doliny.

Fig. 13. Geomorphological parameters measured in the Nida river valley: 1 – transect line, 2 – boundaries of 0.5 km valley section, 3 – additional measurements of river valley width, used for calculating the mean values of other variables, 4 – the number and area of old river beds, 5 – line used for measurement of channel length and its curvature, 7 – the boundary of the bottom area of floodplain, 8 – the boundary of belt of channel meandering, 9 – area of belt of channel meandering, 10 – area of 0.5 km section of the valley.

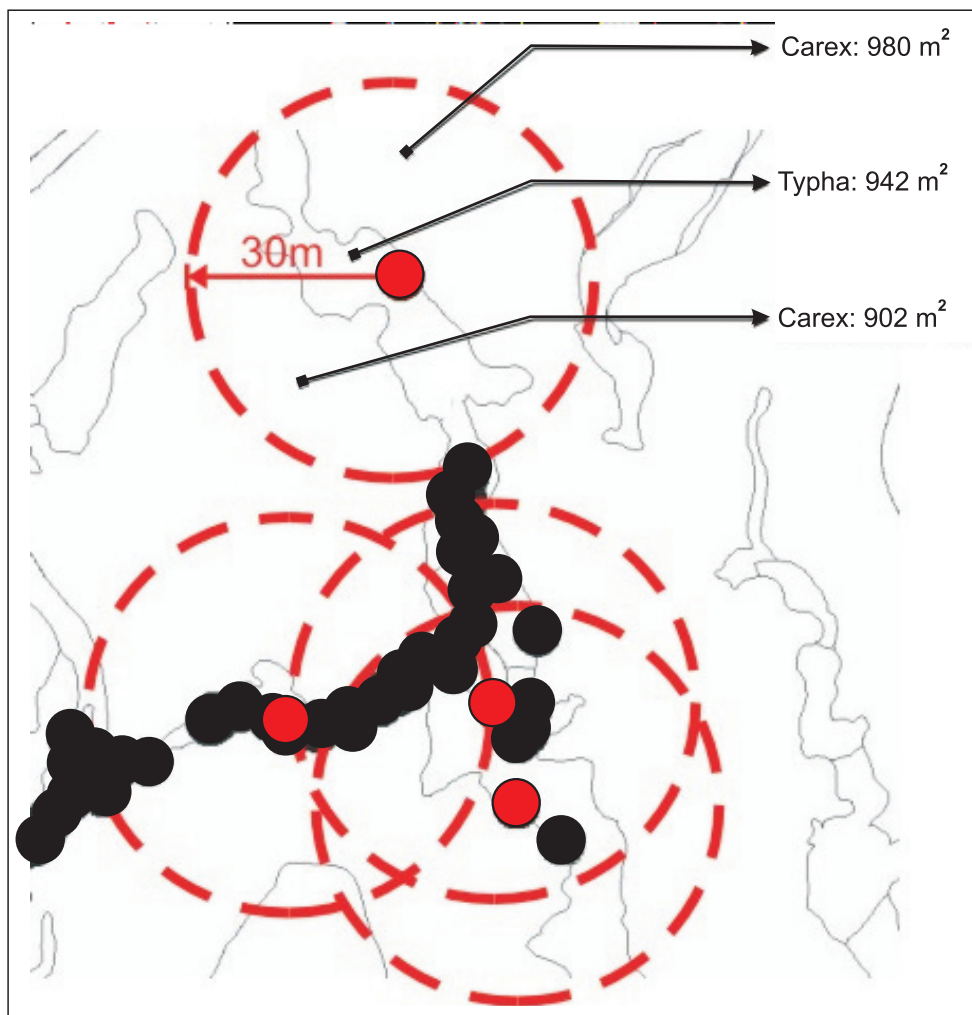
stwierdzone na transektach wykazywały silne odchylenie rozkładu liczebności od rozkładu normalnego, w związku z występowaniem 22 transektów, na których nie stwierdzono rokitniczki. Transekty te zostały wykluczone z analizy i wówczas rozkład liczebności stwierdzeń rokitniczki na pozostałych transektach wykazywał rozkład normalny. Liczebność samców rokitniczki na zajęтым przez nią transekcje była badana jako zmienna objaśniana, względem zmiennych opisujących morfologię doliny rzecznej jako zmiennych objaśniających w regresji wielorakiej.

Sygnal środowiskowy, na podstawie którego rokitniczki decydują o zasiedleniu danego terenu, może być oceniony na podstawie kolejności zasiedlania miejsc o różnym charakterze. Uzasadnione wydaje się założenie, że miejsca najlepsze są zasiedlane jako pierwsze. Przez dziesięć lat badań (1996–2005) powierzchnia HT i SM oraz przez osiem lat (1998–2005) powierzchnia HM były regularnie penetrowane trzy razy na tydzień w celu wykrycia wszystkich występujących tam osobników rokitniczki. Na podstawie tak dużej liczby stwierdzeń możliwe było bardzo pewne ocenienie statusu terytorialnego, kojarzeniowego i lęgowego każdego samca oraz określenie granic jego terytorium.

Aby sprawdzić, jak indywidualne stanowiska, w których osiedlają się samce, różniły się od siebie pokryciem terenu (ang. *landcover*), wykonano szczegółowe mapy tego pokrycia przez różne rodzaje roślinności i lustro wody. Każdego roku na przedwiośniu, każda z kęp roślinności i każde lustro wody zostało dokładnie zmapowane przy użyciu odbiornika GPS (*Geoexplorer II* firmy *Trimble*). Pomiary wykonywano na przedwiośniu, ponieważ mapowanie wymaga obejścia dookoła każdej kępy roślinności z osobna, zatem najszybciej i najwygodniej można to było zrobić wtedy, kiedy rozlewiska są jeszcze zamrożone, a większość roślinności niskiej jest położona. Użycie odbiornika GPS wysokiej klasy w otwartym krajobrazie i w porach dnia gwarantujących dobry układ satelitów (niska wartość *PDOP*) umożliwiała osiągnięcie dokładności poniżej 1 m. Ponieważ namierzana była linia tworząca obwód płata roślinności, którego granica nigdy nie ma ostrego charakteru, można z całą pewnością stwierdzić, że dokładność około 1 m bardzo dobrze odpowiada ostrości granicy między typami roślinności w terenie.

Ze względu na to, że płaty roślinności mają charakter jednogatunkowy (na przykład trzcina lub pałka), lub tworzą wyraźną formację roślinności (łąka), pokrycie terenu można było sprowadzić do kilku łatwo wyróżnialnych kategorii, które były wprowadzane do odbiornika GPS już w trakcie mapowania. Następnie dane wektorowe (czyli obwody płatów roślinności lub lustro wody) i atrybuty tych poligonów (kategoria pokrycia terenu) były wprowadzane do systemu *GIS* (*ArcGIS*), w którym generowano mapę pokrycia terenu. W latach 90., z powodu zakłócania sygnału satelitów ze względów wojskowych, dane wektorowe były korygowane względem najbliższej stacji referencyjnej; obecnie nie ma już takiej potrzeby.

W celu opracowania ilościowej charakterystyki pokrycia terenu zajętego przez każdego z samców, identyfikowano wszystkie stwierdzenia terytorialnych samców w pierwszym dniu po osiedleniu się. Następnie dla każdego punktu, w którym stwierdzono terytorialnego samca, wyznaczano kolisty bufor o promieniu 30 m (Ryc. 14). Powierzchnia takiego buforu w przybliżeniu odpowiadała powierzchni terytorium samca rokitniczki wyznaczonego w jednorodnym siedlisku o wysokiej jakości (Król i in. 2002). W obrębie każdego z wyznaczonych buforów zliczano powierzchnię danego rodzaju pokrycia terenu (trzcina, turzyca, woda itd.), a następnie dane te były uśredniane dla wszystkich



Ryc. 14. Metoda pomiaru jakości siedliska na indywidualnym stanowisku rozrodczym samca. Punkty czerwone oznaczają stwierdzenia samca w pierwszym dniu po przylocie, czarne punkty – pozostałe stwierdzenia. Dla każdego ze stwierdzeń samca w pierwszym dniu po przylocie wyznaczano koliste bufory w GIS (czerwone koła rysowane przerywaną linią), w których mierzono powierzchnię każdego rodzaju roślinności (*Carex* – 1882 m², *Typha* – 942 m²). Następnie obliczano wartość powierzchni zajmowanej przez dany rodzaj roślinności, uśrednioną dla wszystkich stwierdzeń z pierwszego dnia pobytu samca.

Fig. 14. The method of measurement of habitat quality in individual breeding sites of the male. Among all records male's in the study area (black dots), only records from the first day after arrival were chosen (red dots). For each of the selected points circular buffers were set up in GIS (red circles drawn with dashed line). In each of the buffers, the areas covered with different types of vegetation, were totalled (*Carex*: 1882 m², *Typha*: 942 m²). Then, the area covered by each type of vegetation was averaged for all records of the male during its first day after arrival.

buforów wytyczonych dla stwierdzeń samca w pierwszym dniu po osiedleniu się (Zając i in. 2006). W ten sposób dla każdego samca uzyskiwano ilościowe wskaźniki jakości stanowiska rozrodczego. Ponieważ teren opisywany w ten sposób w przybliżeniu odpowiadał arealowi bronionemu przez samca, terminy „stanowisko rozrodcze” i „terytorium” w zasadzie opisują u tego gatunku tę samą przestrzeń i mogą być używane zamiennie.

4.2. Pokarm

Skład pokarmu rokitniczki był badany tylko w roku 1997. W 8. dniu po wykluciu się piskląt wykonywane były jednogodzinne budżety czasowe obecności ptaków przy gnieździe, w godzinach ich najwyższej aktywności (między 8.00 a 12.00). Obserwacje robiono z ukrycia ustawionego około 4–5 m od gniazda. Notowano kolorowy kod obrączek, czas wizyty w gnieździe i rodzaj przyniesionego pokarmu. Przynoszony pokarm klasyfikowano później do 10. ogólnych kategorii morfologiczno-ekologicznych, które były możliwe do zidentyfikowania (Stephen i Krebs 1986; Ryc. 20). Aby przynajmniej w przybliżeniu określić wartość pokarmu przynoszonego pisklętom, zebrano próby pokarmu wokół 10 losowo wybranych gniazd, również 8. dnia po wykluciu się w nich piskląt. Przy użyciu czerpaka entomologicznego pobrano próby bezkręgowców we wszystkich rodzajach roślinności w promieniu 50 m wokół gniazda (standardowo 50 uderzeń czerpakiem wzdłuż linii prostej przechodzącej przez jednorodny płat).

Spośród zebranych bezkręgowców 30 osobników wybrano losowo i zważono w celu określenia przeciętnej wagi danego rodzaju pokarmu. Następnie liczbę jednostek pokarmu przynoszonych do gniazda mnożono przez odpowiedni ciężar jednostkowy, aby uzyskać biomasa przynoszoną do gniazda. Ponieważ duże gąsienice zazwyczaj przebywają wewnątrz pędu pałki szerokolistej i nie były łatwe do pozyskania w czasie przeczesywania tego rodzaju roślinności czerpakiem, w największym płacie pałki wybrano losowo poprzez rzut obręczą 150 pędów i sklasyfikowano do 15 kategorii wielkości. Następnie liczono gąsienice znajdujące się na powierzchni i wewnątrz pędu, jak również liczbę pędów z oznakami żerowania gąsienic.

Na bazie budżetów aktywności osobników dorosłych przy 10 losowo wybranych gniazdach na powierzchni HT i HM, oceniono różnice między płaciami w tempie karmienia.

4.3. Zmienność dostosowania

W badaniach doboru naturalnego zmienność między osobnikami w dostosowaniu opisuje się przy użyciu zmiennej nazywanej *możliwością doboru* (oznaczanej symbolem *I*; ang. *opportunity for selection*, Arnold i Wade 1984a, porównaj także artykuły przeglądowe Zajaca 1997a, b). Termin ten sformułowano początkowo dla badań antropologicznych (Crow 1958), dzięki jego oczywistym odniesieniom został przeniesiony do teorii ewolucji (Arnold i Wade *l.c.*). Możliwość doboru jest definiowana jako wariancja dostosowania względnego, czyli określana w odniesieniu do przeciętnego dostosowania osiąganego przez wszystkie osobniki w populacji. Parametr ten jest niezwykle użyteczny dla badacza doboru naturalnego, bowiem przy jego użyciu spośród czynników wpływających na całozyciowe dostosowanie osobnika można zidentyfikować te, które powodują jego największą zmienność. Jest to parametr niezbędny dla badania jakiegokolwiek zmiany ewolucyjnej, gdyż to zmienność dostosowania ogranicza działanie czynników selekcyjnych.

Analizę możliwości doboru rozpoczyna się zatem od wyróżnienia tzw. *epizodów doboru* (ang. *selection episodes*; Arnold i Wade 1984a, b), czyli tych etapów życia osobnika, w których następuje różnicowanie dostosowania między osobnikami. Epizody doboru muszą być tak zdefiniowane, aby ich iloczyn dał całkowite dostosowanie rozważanego

osobnika, osiągnięte w ciągu całego życia (podstawy teoretyczne podają Arnold i Wade 1984a). Dla przykładu: liczba młodych wyprowadzonych z gniazda, uważana za ważną zmienną opisującą dostosowanie osobnika, faktycznie odnosi się nie tylko do przeżywalności młodych w gnieździe, ale i do płodności samicy, bowiem liczba jaj złożonych przez samicę determinuje w dużej mierze liczbę młodych (przynajmniej nakłada górny pułap na ten parametr). Zatem zmienna multiplikatywna dotycząca dostosowania osiąganego przez właściciela gniazda w opisywanych dwóch epizodach, będzie:

1. liczbą jaj w epizodzie dotyczącym wielkości zniesienia (odzwierciedla różnice między osobnikami wynikające z płodności samicy),

2. ułamkiem opisującym, jaka proporcja zygot dożywa do wylotu z gniazda w epizodzie dotyczącym wychowywania piskląt (czyli opisuje tylko czynniki działające na przeżywalność młodych w gnieździe, bez wpływu czynników regulujących płodność samicy).

Zatem obydwie zmienne opisujące dwa różne epizody, przemnożone przez siebie prowadzą do tego samego wyniku – dostosowania właściciela gniazda, określonego liczbą młodych opuszczających gniazdo. Tylko układ w ten sposób mnożonych przez siebie zmiennych umożliwia obliczanie w realny sposób ostatecznego dostosowania. Jednocześnie umożliwia ocenę wariancji i ewentualnie intensywności doboru naturalnego w funkcjonalnie odrębnych okresach cyklu życiowego osobnika.

Przy oszacowywaniu możliwości doboru (I) niezwykle istotne jest, aby dostosowanie osiągnięte przez osobnika w danym epizodzie doboru było określone względem dostosowania wszystkich osobników w danej populacji. Dlatego macierz epizodów doboru (w której kolumny tworzą mnożone przez siebie epizody doboru, a wiersze – wartości dostosowania względnego dla każdego badanego osobnika) musi być ortogonalna. Oznacza to jednak, że w przypadku występowania bardzo sztywnego doboru (przeżył – 1, nie przeżył – 0) w niektórych epizodach doboru, wariancja dostosowania względnego w kolejnych epizodach może być bardzo duża na skutek „dziedziczenia” zer pochodzących z wcześniej występujących epizodów sztywnego doboru. Zatem w kolejnych epizodach doboru rozkład wariancji będzie miał kumulatywny charakter (do wariancji pochodzącej z wczesnych epizodów doboru będzie dochodziła wariancja pochodząca z późniejszych). Dla przykładu, jeżeli na etapie kojarzeń połowa osobników nie znajdzie partnera, to w każdym następnym epizodzie zerowe dostosowanie pochodzące z kojarzeń będzie determinowało większość zmienności, a rola różnic w wielkości lęgu praktycznie nie będzie miała istotnego znaczenia. W takim przypadku, o roli danego epizodu w kształtowaniu zmienności w danej składowej dostosowania będzie mówił tylko przyrost wartości możliwości doboru I_k , w porównaniu do I_{k-1} , gdzie k oznacza numer kolejnego epizodu.

Z zagadnieniem zilustrowania różnic między epizodami w zmienności dostosowania można sobie poradzić przedstawiając tylko zmienność powstającą w danym epizodzie. Jeżeli o liczbie piskląt decyduje liczba jaj, zatem liczba piskląt „dziedziczy” zmienność powstałą w poprzednim epizodzie, bowiem liczba piskląt nie może być większa od liczby jaj. Jeżeli liczbę piskląt zastąpi zmienna multiplikatywna – czyli proporcja przeżywających piskląt – to nie zawiera ona w sobie zmienności z poprzedniego epizodu, bowiem jeżeli lęg przeżywa w całości do opuszczenia gniazda, to wartość w epizodzie „przeżywalność piskląt” dla danego osobnika wynosi 1 niezależnie od wielkości znie-

sienia. Jeżeli do wylotu przeżyje połowa piskląt, to wartość dostosowania względnego w epizodzie „przeżywalność piskląt” będzie równa 0,5 niezależnie od liczby zniesionych jaj, zero pojawi się dopiero w momencie padnięcia całego lęgu, niezależnie od jego wielkości. Jednakże pojawienie się zera powoduje, że nie jest możliwe jakiegokolwiek poprawienie dostosowania danego osobnika w następnych epizodach. Jeżeli jakiś osobnik w pierwszym epizodzie ma mniej jaj, to poprawiając przeżywalność młodych może zrównać się dostosowaniem z innym osobnikiem, który miał więcej jaj, ale ich przeżywalność była niższa. Przy osiągnięciu zera, żadne zmiany nie są już możliwe. Zero w którymkolwiek epizodzie praktycznie eliminuje osobnika z rozrodu. Zatem w późniejszych epizodach faktycznie nie oceniamy zmienności powstałej w tym epizodzie, ale obliczamy dostosowanie i jego zmienność względem części osobników, które już żadnej zmienności osiągnąć nie mogą, natomiast zerowe wartości ich dostosowania „diedziczą” następne epizody, a zmienność dostosowania spowodowana w tych epizodach pozostaje niewielka w porównaniu do zmienności spowodowanej zerami pochodzącymi z poprzednich epizodów. Dlatego dla określenia przyrostu zmienności w danym epizodzie, analiza możliwości doboru powinna obejmować osobniki, które w poprzednim epizodzie miały sukces różny od zera. Oczywiście tak zmienione epizody doboru nie mogą służyć do obliczania wartości różnicy selekcyjnej lub gradientów doboru, mogą jednakże dać klarowny obraz różnic w zmienności dostosowania między epizodami.

Epizody doboru analizuje się na poziomie dostosowania całozyciowego, gdyż tylko wtedy można uwzględnić zmienność dostosowania osiąganego w różnym wieku i ocenić ostateczny sukces rozrodczy osobnika.

W przypadku samców rokitniczki można było z góry, tylko na podstawie znajomości ogólnej biologii gatunku, wyróżnić następujące epizody doboru:

1. długość życia (liczba sezonów),
2. sukces kojarzeń (liczba samic na sezon),
3. liczba lęgów (w sezonie na jedną samicę),
4. wielkość zniesienia [liczba znoszonych jaj w przeliczeniu na lęg],
5. przeżywalność lęgów z jajami (0 – nie przeżył od założenia do klucia, 1 – przeżył do klucia),
6. sukces klucia (proporcja jaj, z których wykluły się młode, w przeliczeniu na próbę lęgową),
7. sukces wychowu młodych (proporcja wykłutych młodych, które dożywają do 8. dnia po wykłuciu, w przeliczeniu na próbę lęgową),
8. przeżywalność lęgów z pisklętami (0 – nie przeżył od klucia do wylotu, 1 – przeżył do wylotu),
9. przeżywalność młodych do okresu rozrodu (proporcja młodych w 8. dniu po wykłuciu, które w następnych sezonach dożyły do rozrodu w badanej populacji, w przeliczeniu na próbę lęgową).

Większość osobników żyła tylko jeden rok i w ich przypadku iloczyn czynników 2–9 ostatecznie powinien dać liczbę osobników rekrutujących się do rozrodu w następnym sezonie rozrodczym. W przypadku osobników żyjących dłużej niż jeden rok, jedyną możliwością multiplikatywnego wyrażenia epizodów doboru było użycie średnich wartości tych czynników z całego życia osobnika.

4.4. Założenia modeli statystycznych

Najprostszym sposobem badania zależności między siedliskiem a dostosowaniem samców jest wydzielenie jednorodnej wiekowo grupy samców, dla której sprawdzony zostanie wpływ związanych ze środowiskiem zmiennych objaśniających (np. daty przylotu i jakości zajmowanego terytorium) na dostosowanie (np. sukces kojarzeń). Najliczniejszą tego rodzaju jednorodną grupą były samce stwierdzone pierwszy raz na powierzchni badawczej (tzw. naiwne). Jednakże analiza taka ma dość istotne ograniczenie, mianowicie analizuje przeważnie samce młode. O wiele pełniejsza byłaby analiza sukcesu całozyciowego, aczkolwiek w tym wypadku powstaje konieczność kontrolowania wpływu wieku i zmian charakterystyki terytoriów zajmowanych przez ptaki w różnym wieku, co może zakłócać istniejące relacje. Również ustalenie sukcesu całozyciowego samców nie jest proste – czy za samce nieskojarzone można uznać tylko te samce, które nigdy w życiu się nie skojarzyły, czy też takie, które skojarzyły się przynajmniej w połowie sezonów, czy też samce, które przynajmniej raz się nie skojarzyły? Oczywiście najlepiej byłoby kontrolować tę zmienną w czasie analiz statystycznych, z uwzględnieniem całego zakresu jej zmienności. Ze względu na powyższe ograniczenia, w przypadkach szczególnie ważnych analiz, wykonano je zarówno dla sukcesu całozyciowego jak i, dla potwierdzenia, osobno dla jednorodnej grupy samców stwierdzonych na badanych powierzchniach tylko w pierwszym sezonie (pozwala to nie tylko ujednolicić badaną grupę, ale również eliminuje pseudoreplikację).

Sukces kojarzeniowy samca w przypadku analizy sukcesu całozyciowego, podzielono na dwa podstawowe rodzaje:

- **sukces podstawowy**: za sukces kojarzeniowy samca uznano liczbę samic, z którymi samiec skojarzył się w ciągu całego życia;

- **sukces poligyniczny**: sukces związany z przywabieniem dodatkowej samicy. Pomimo tego, że lęgi poligyniczne są w badanej populacji rzadkie (Solarz i Zajac 2004), mogą w bardzo istotny sposób różnicować sukces rozrodczy samców.

Aby analizować tylko skuteczność kojarzeń, a wykluczyć wpływ długości życia na liczbę skojarzonych samic, w analizach statystycznych sukces kojarzeniowy powinien być analizowany z uwzględnieniem wpływu długości życia samca, aby samce żyjące długo, ale o niskim sukcesie kojarzeniowym nie miały większego sukcesu od samców żyjących krócej, ale kojarzących się skutecznie.

Oprócz analiz sukcesu kojarzeniowego prowadzono analizę czynników związanych z występowaniem drugich lęgów. Bardzo często odbycie drugiego lęgu przez rokitniczki było poprzedzone wznowieniem śpiewu przez samca i mogło być związane ze zmianą partnera między lęgami. Zachowania te sugerowały, że u rokitniczki odbycie drugiego lęgu było uzależnione od powtórzenia okresu kojarzeń, wykazywało więc merytoryczny związek z analizą sukcesu kojarzeniowego. Ponadto często kojarzenia poligyniczne współwystępowały z drugim lęgiem pierwszej samicy, zatem zbadanie czynników regulujących poliginię i drugi lęg (razem i osobno) wydało mi się zasadne.

5. WYNIKI

5.1. Biologia nidziańskiej populacji rokitniczki

Fenologia przylotu

Przylot samców rokitniczki na teren badań rozpoczynał się w drugiej połowie kwietnia i trwał około 1 miesiąca, po czym osiedlanie się nowych samców praktycznie ustawało (Ryc. 15). Porównanie badanych powierzchni pod względem daty przylotu samców i samic wykazało istotne statystycznie różnice między płciami, natomiast różnice między latami w dacie przylotu były jedynie bliskie statystycznej istotności (Ryc. 27 oraz Tab. 6). Na wszystkich powierzchniach i dla wszystkich lat badań średnia data osiedlania się samców (4 maj, SD = 15,1) była wcześniejsza o 5 dni w stosunku do samic (9 maj, SD = 14,4). Ponieważ wzorec osiedlania się rokitniczek na powierzchni SM był bez wątpienia odmienny niż na powierzchniach HT i HM (patrz Ryc. 15), porównano najwcześniejsze daty osiedlania się samców i samic tylko dla danych z powierzchni HT i HM. Na tych dwóch powierzchniach najwcześniejsze samce osiedlały się średnio 27 kwietnia (SD = 4,4), podczas gdy samice 6 maja (SD = 6,9), zatem różnica wynosi 9 dni.

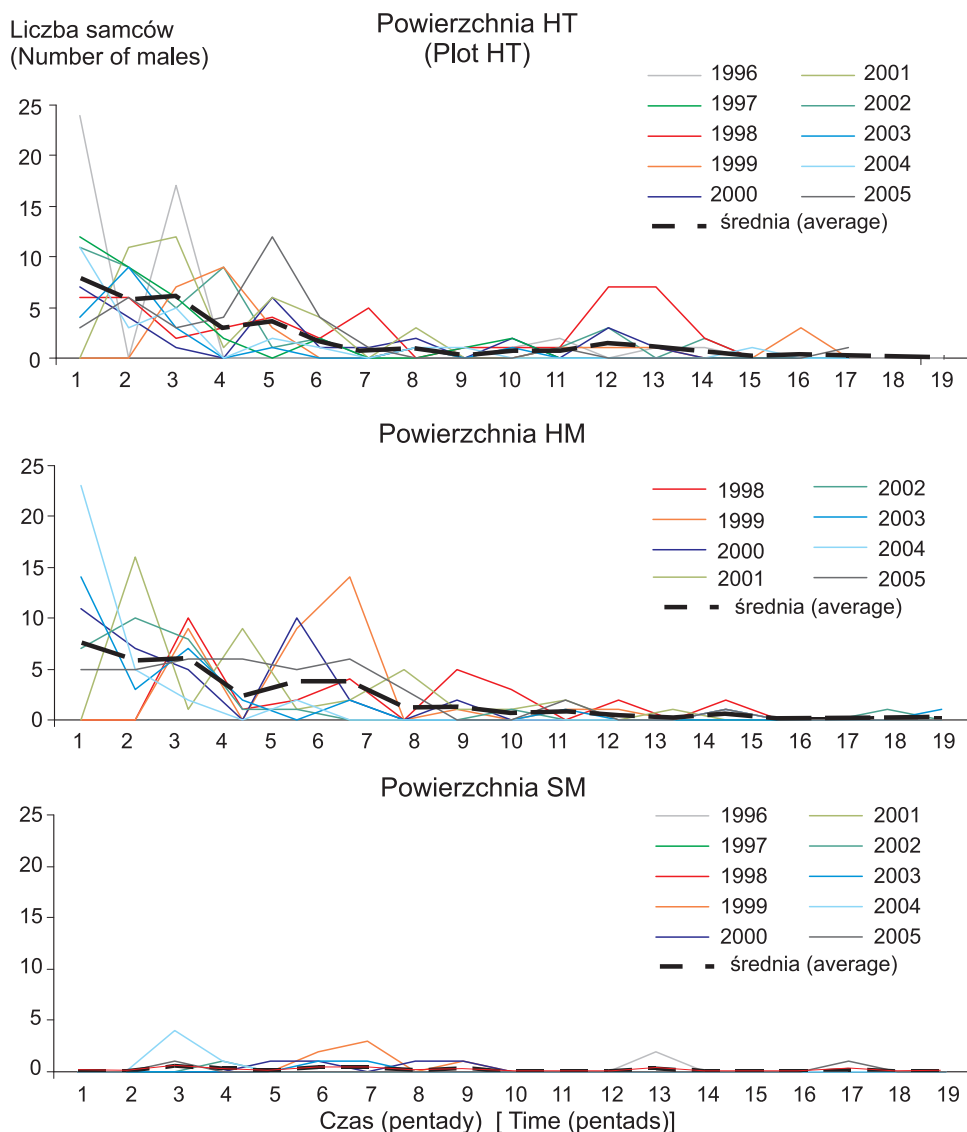
Po 10. pentadzie (ok. połowy czerwca), osiedlanie się samców znowu nieco się nasilało (różnie w różnych latach), jednak osiągało wartości liczbowe nieporównywalnie mniejsze od obserwowanych na początku sezonu. Na przykład, w 1998 czy 1999 r., wzrost ten najprawdopodobniej był związany z wystąpieniem powodzi, powodującej duże straty w lęgach.

Czas przebywania samca na powierzchni był bardzo zmienny. Po wykluczeniu osobników stwierdzanych jednokrotnie, przeciętny czas przebywania samca na HT wynosił 40 dni (SD = 22, n = 193), na HM 36 dni (SD = 21, n = 142). Czas przebywania wykazywał silną ujemną korelację z datą przybycia – samce przylatujące wcześniej przebywały na ogół znacznie dłużej niż samce przylatujące w drugiej połowie sezonu (HT: $r = -0,46$, $n = 330$, $p < 0,0001$; HM: $r = 0,47$, $n = 252$, $p < 0,0001$).

Zachowania terytorialne i godowe

Samce rokitniczki wykazują silny terytorializm. W okresie osiedlania się i toków w zasadzie przez większą część czasu intensywnie śpiewają. Największe nasilenie śpiewu i toków przypadało na okres osiedlania się i kojarzeń (pierwsza połowa maja, Ryc. 16). Z okresem tym pokrywało się duże nasilenie konfliktów. Samce bardzo energicznie atakowały i odpędzały inne samce wkraczające na ich terytorium, często ścigając intruzów daleko poza jego granicami. Częstość występowania śpiewu i toków była oczywiście bardzo wysoko skorelowana (Tab. 1), aczkolwiek nie można powiedzieć, że samce, które śpiewały, równocześnie zawsze wykonywały loty tokowe. Przeciętny stosunek stwierdzonej liczby samców śpiewających do liczby samców tokujących w danej pentadzie był podobny i wynosił średnio 0,47 z niskim zakresem zmienności (SD = 0,180, $n = 18$).

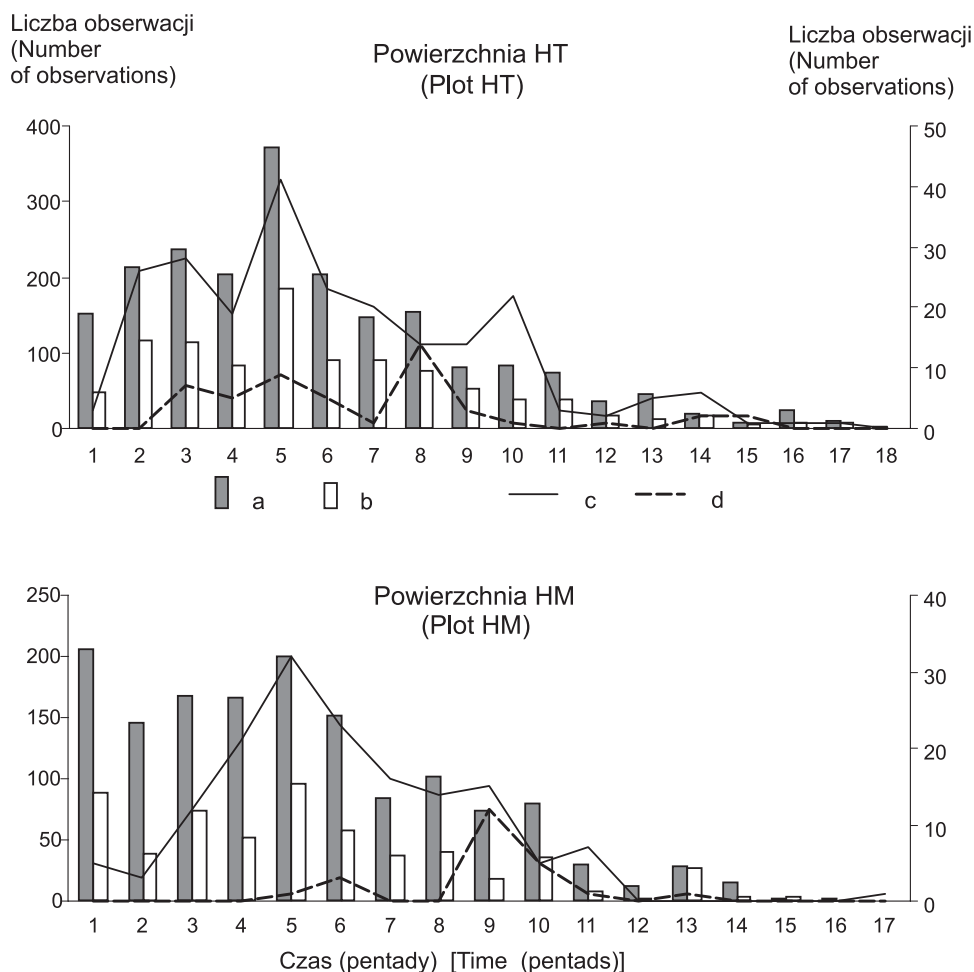
Śpiew i loty tokowe ustawały, kiedy samiec skojarzył się z samicą. Rozpoczynał się wtedy okres tzw. pilnowania samicy, kiedy samiec cały czas towarzyszył żerującej samicy. Wtedy również rozpoczynał się okres budowania gniazda.



Ryc. 15. Rozkład terminów pierwszego stwierdzenia danego samca w ciągu sezonu, dla wszystkich trzech badanych powierzchni: HT, HM i SM. Czas wyrażono w pentadach standaryzowanych, tzn. datę rozpoczęcia pierwszej pentady wyznacza data stwierdzenia pierwszego samca w danym sezonie.

Fig. 15. The distribution of the first arrival dates of males in the study plots (HM, SM and HT separately) during the period of study. The time was expressed in standardized pentads, i.e. the date starting the first pentad represents the date of arrival of the earliest male in a given breeding season.

Charakterystyczne było to, że szczyt nasilenia konfliktów między samcami nie pokrywał się z okresem receptywności samic, lecz z osiedlaniem się samców (Ryc. 16). Porównanie związku między częstością występowania konfliktów w pentadach, a częstością występowania lotów tokowych (śpiewu), przy kontrolowanym wpływie częstości obserwacji samic budujących gniazda, wskazało na istotny związek występowania konfliktów z zachowaniami terytorialnymi, podczas gdy związek ich występowania z okre-



Ryc. 16. Częstość występowania śpiewu (czarne słupki), lotów tokowych (jasne słupki; obydwa parametry odnoszą się do osi Y po lewej stronie) oraz konfliktów między samcami (czarna linia) i obserwacji samic budujących gniazdo (szara linia, oś Y po prawej) w ciągu sezonu lęgowego na powierzchniach HT i HM. Powierzchni SM nie przedstawiono, ze względu na małą liczbę występujących tam samców.

Fig. 16. The frequency of singing (black bars), displays (white bars, both on left Y axis), as well as conflicts between males (black line) and females with nest material (grey line, both on right Y axis), during the breeding season in HM and HT plots. The SM plot was not analyzed due to the low sample size of relevant observations.

sem budowy gniazd (który mniej więcej odpowiada okresowi receptywności samicy), badany przy kontrolowanym wpływie częstości toków, był nieistotny (Tab. 2; w modelu nie uwzględniono częstości śpiewu, jako że była to zmienna prawie idealnie skorelowana z częstością lotów tokowych, więc uwzględnianie obydwu tych zmiennych wśród zmiennych objaśniających powodowałoby występowanie bardzo wysokiej współliniowości – Graham 2003).

Wielkość terenu zajmowanego przez samca była silnie uzależniona od lokalnych warunków środowiskowych – badane powierzchnie różniły się istotnie wielkością terytoriów zajmowanych przez samce rokitniczki (Ryc. 17; powierzchnia terytoriów liczona metodą MCP, test Kruskala-Wallisa, $\chi^2 = 12,5$, $df = 2$, $n = 450$, $p = 0,002$).

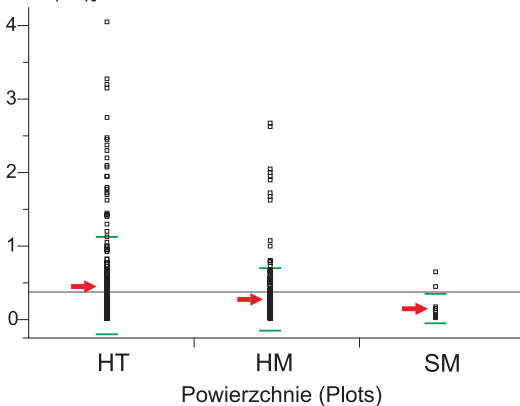
Tabela 1. Współczynniki korelacji rang Spearmana między częstością śpiewu, lotów tokowych, konfliktów i obserwacji budowy gniazda w okresie sezonu lęgowego. Liczbę obserwacji osobników wykazujących te zachowania korelowano dla N = 18 pentad.

Table 1. The Spearman rank correlations coefficients between frequency of males' songs, display flights, conflicts and observations of nest building behaviour during breeding season. The numbers of observations per pentad were correlated for N=18 pentads.

	Loty tokowe <i>Display flights</i>	Konflikty <i>Conflicts</i>	Budowa gniazda <i>Nest building</i>
Śpiew <i>Singing</i>	0,96 ****	0,90 ****	0,52 *
Loty tokowe <i>Display flights</i>	—	0,93 ****	0,54 *
Konflikt <i>Conflicts</i>	—	—	0,58 *

* $-0,01 < p < 0,05$, **** $- p < 0,0001$

Powierzchnia (ha)
[Area (ha)]



Ryc. 17. Wielkość terytorium zajmowanego przez samca na badanych powierzchniach. Czerwona strzałka wskazuje średnią dla danej powierzchni, zielone kreski – zakres odchylenia standardowego, szara linia – średnią dla wszystkich powierzchni analizowanych łącznie.

Fig. 17. The size of territories occupied by males in study plots. Red arrow indicates mean for given study plot, green bars – standard deviation, grey line – mean for all territories in all plots.

Tabela 2. Model regresji wielokrotnej między częstością występowania konfliktów w pentadach w ciągu sezonu rozrodczego (zmienna objaśniana), a częstością obserwacji samic budujących gniazda i częstością lotów tokowych (zmienne objaśniające). R^2 dla modelu = 0,88.

Table 2. Multiply regression model for frequency of conflicts per pentad (response variable), in relation to frequency of observations of females building nests, and frequency of display flights (predictors).

Częstość konfliktów <i>Conflicts frequency</i>	Estymator	SE	t	P
Budująca samica <i>Nest building</i>	-0,02	0,35	-0,07	0,94
Loty tokowe <i>Display flights</i>	0,22	0,03	8,39	<0,0001

Systemy kojarzeń

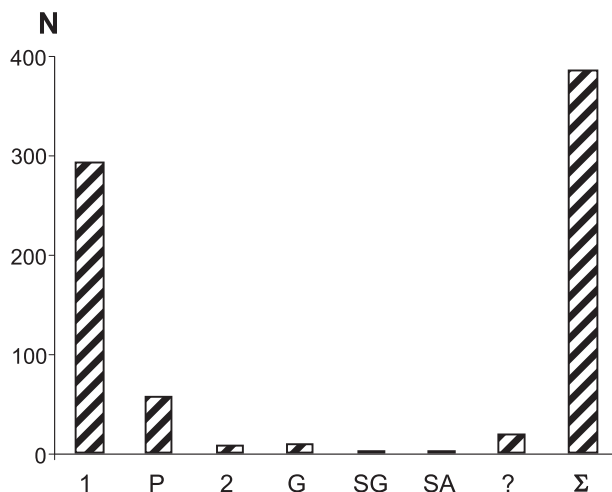
Na całym terenie badań licznie dominowały pary monogamiczne, częstość poligynii była w badanej populacji niska (Ryc. 18). W ciągu 10 lat badań stwierdzono zaledwie 14 prób poligynicznych lęgów (10 na HT, 4 na HM i 0 na SM). Brak przy tym było istot-

nych różnic między powierzchniami w częstości samców poligynicznych (test dokładny Fishera $p = 0,25$).

W lęgach poligynicznych samiec – po rozpoczęciu przez pierwszą samicę wysiadywania złożonych jaj – wznawiał śpiew na nowym lub tym samym terytorium i śpiewał tam dopóty, dopóki nie przywabił drugiej samicy lub nie wylęgły się pisklęta w pierwszym gnieździe, do którego powracał i karmił młode (szczegóły w: Zajac i in. 2008a). Samiec głównie opiekował się potomstwem pierwszej samicy, jednak obserwowano, że karmi młode w drugim gnieździe, chociaż ze znacznie niższą częstością.

Stwierdzono również zmianę partnera między lęgami. Samiec wyprowadzał lęg z pierwszą samicą, a po zakończeniu pierwszego lęgu skojarzył się z inną samicą. Nie można wykluczyć, że do zmiany samicy dochodziło po utracie drugiego lęgu z pierwszą samicą na bardzo wczesnym etapie, równocześnie samica ginęła lub opuszczała terytorium, na którym straciła lęg.

Nie stwierdzono typowej poliandrii, jednak w jednym przypadku (samica KKR w 2003 r.) stwierdzono, że po pierwszym udanym lęgu z samcem KYR samica zmieniła



Ryc. 18. Liczebność różnych rodzajów lęgów (uwzględniono przypadki, w których wybudowane zostało gniazdo i zniesione przynajmniej 1 jajo), stwierdzonych w latach 1996–2005: 1 – pierwszy lęg założony przez monogamiczną parę, P – lęg powtarzany po utracie poprzedniego, 2 – drugi lęg, wyprowadzany po udanym pierwszym lęgu tej samej pary, G – lęg poligyniczny: samiec, po skojarzeniu się z pierwszą samicą, wznawia śpiew, kojarzy się z drugą samicą i zakłada z nią lęg, SG – zmiana samicy między lęgami: samiec po wyprowadzeniu pierwszego lęgu kojarzy się z inną samicą i zakłada z nią lęg, SA – zmiana samca między lęgami: samica po wyprowadzeniu pierwszego lęgu kojarzy się z innym samcem i zakłada z nim lęg, ? – lęgi o nieustalonym statusie; do tej kategorii zaliczono głównie lęgi późne, prawdopodobnie powtarzane po utracie poprzedniego lęgu lub zakładane przez osobniki imigrujące do badanej populacji.

Fig. 18. The quantitative distribution of brood types (estimated for breeding attempts, where nest was built and at least one eggs laid) of sedge warblers during the study period: “1” – 1st brood raised by monogamous pair, “P” – replaced clutch, “2” – second broods raised after successful 1st brood, “G” – polygynous broods: male after mating with the first female resumes song and mates with another female, raising the next brood, “SG” – change of female between subsequent broods: male after 1st brood fledging breaks pair bond and mates with different female, “SA” – change of male between subsequent broods: female after 1st brood fledging breaks the pair bond and mates with different male, “?” – broods with undetermined status: mainly late broods set up by late settling males, likely to be replaced broods.

partnera i drugi lęg, w lipcu rozpoczęła z innym samcem (OYO). Tego rodzaju przypadki były określane przez Hasselquista i Langefors (1998) jako sekwencyjna poliandria, jednak wydaje mi się słuszniejsze określanie tego zjawiska zmianą partnera między lęgami.

Jest dość oczywiste, że samiec poligyniczny ma o wiele wyższy sukces gniazdowy od samca skojarzonego monogamicznie, jednak nasuwa się pytanie, czy znajdowało to odzwierciedlenie w ostatecznych miarach sukcesu, np. w rekrutacji.

Tego rodzaju porównanie, wykonane dla całozyciowego dostosowania samców (Tab. 3) pokazało wyraźne różnice w populacji zamieszkującej powierzchnię HT. Samce, które w ciągu swojego życia przynajmniej raz skojarzyły się poligynicznie, miały wyższy sukces gniazdowy: liczba jaj zniesionych przez skojarzone z nimi samice była wyższa niż w przypadku samców bez kojarzeń poligynicznych, jednak całozyciowa proporcja młodych, które dożyły 8. dnia po wykluciu była istotnie wyższa dla samców monogamicznych. O ostatecznym, wysokim sukcesie samców poligynicznych świadczy zdecydowanie większa liczba młodych rekrutujących się do populacji rozrodczej.

Tabela 3. Porównanie miar całozyciowego sukcesu rozrodczego samców, które przynajmniej raz w życiu skojarzyły się poligynicznie, w porównaniu do pozostałych skojarzonych samców (samce, które nigdy nie skojarzyły się zostały wykluczone z analizy). W analizie przeżywalności piskląt uwzględniono tylko te samce, dla których znano liczbę jaj; w analizie rekrutacji uwzględniono tylko te samce, które wyprowadziły jakiekolwiek młode.

Table 3. The comparison of indices of lifetime fitness for males, which were mated polygynously at least once during their lifetime in relation to other males, which mated at least once (males which never mated were excluded). In analysis of fledglings number only nests with known clutch size were used; similarly, in analysis of recruitment only nests with at least one young fledged were used.

Powierzchnia badawcza <i>Study plot</i>	Miara sukcesu <i>Fitness components</i>	Samce poligyniczne <i>Polygynous males</i>		Samce pozostałe <i>The remaining males</i>		H	Df	P
		Średnia <i>Mean</i>	SE	Średnia <i>Mean</i>	SE			
HT	N jaj	17,1	1,43	7,6	0,48	21,7	1,126	<0,001
	Proporcja podlotów	0,70	0,075	0,81	0,025	0,89	1,126	0,345
	N rekrutów	0,80	0,178	0,25	0,06	7,77	1,97	0,005
HM	N jaj	14,0	2,70	7,4	0,60	2,25	1,83	0,134
	Proporcja podlotów	0,80	0,129	0,86	0,029	0,05	1,83	0,825
	N rekrutów	0,33	0,320	0,27	0,071	0,14	1,63	0,711

N jaj – *N of eggs*; Proporcja podlotów – *Proportion of fledglings*; N rekrutów – *N of recruits*

Opieka nad potomstwem

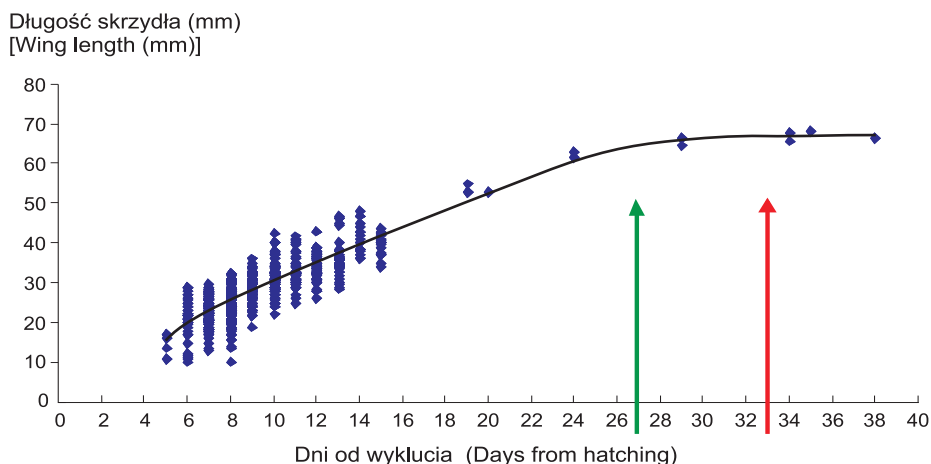
Gniazdo budowała wyłącznie samica. Materiał był zazwyczaj zbierany w obrębie areálu zajętego przez samca. Gniazdo było budowane z materiału roślinnego znajdującego się w pobliżu: suchych fragmentów liści pałki, manny, trzciny, z których budowana była podstawa gniazda, cienkie pędy traw, liście turzyc i włókna darte z łądyg służyły do budowy czary, która wyścielana była na końcu zwykle drobnymi kłóskami trzciny. Budowa trwała najczęściej ok. 1 tygodnia.

Samica w tym okresie przybierała na wadze o około 20% i była ściśle pilnowana przez samca. Zazwyczaj po złożeniu ostatniego jaja rozpoczynała wysiadywanie. W okresie

badań nie obserwowano wysiadywania jaj przez samca⁸. Samica wysiadywała jaja przez 12 dni, po czym dość często siedziała na pisklętach przez około 3–4 dni po wykluciu.

Obydwa ptaki intensywnie karmiły pisklęta. W latach 1996–2005 obserwowano 1156 ptaków z pokarmem, z czego 51% stanowiły obserwacje samców, a 49% obserwacje samic. Jednak dwugodzinne budżety czasowe wykonane z ukrycia w 1997 r. w różnych porach dnia, w 10 gniazdach i na znakowanych osobnikach wykazały, że przy przeciętnej częstotliwości karmienia 0,42 wizyty na minutę, samica karmiła w 69% przypadków.

Najwcześniejszy przypadek karmienia młodych poza gniazdem miał miejsce w 12. dniu po wykluciu. Najwcześniejsza obserwacja samodzielnie żerującego młodego (wciąż karmionego przez rodziców) to 24 dni od wyklucia; najpóźniejszy przypadek karmienia podłota to 31 dni. Spośród 9 przypadków lęgów obserwowanych powyżej 3 tygodni od wyklucia, przeciętny czas ostatniego obserwowanego karmienia przez rodzica wynosił 27 dni od wyklucia, podczas gdy przeciętny czas, po którym obserwowano podjęcie samodzielnego żerowania przez podłota to 33 dni (patrz także Nowak 2007). Zatem można uznać, że młoda rokitniczka usamodzielniała się około jednego miesiąca po wykluciu. Potwierdzały to krzywe wzrostu młodych: o ile wartości takie jak długość skoku, czy masa ciała w zasadzie stabilizowały się jeszcze w gnieździe (10–12 dzień, Król i in. 2002), o tyle krzywa wzrostu skrzydła stabilizowała się po upływie około jednego miesiąca od wyklucia, osiągając wymiary zbliżone do osobników dorosłych (Ryc. 19).



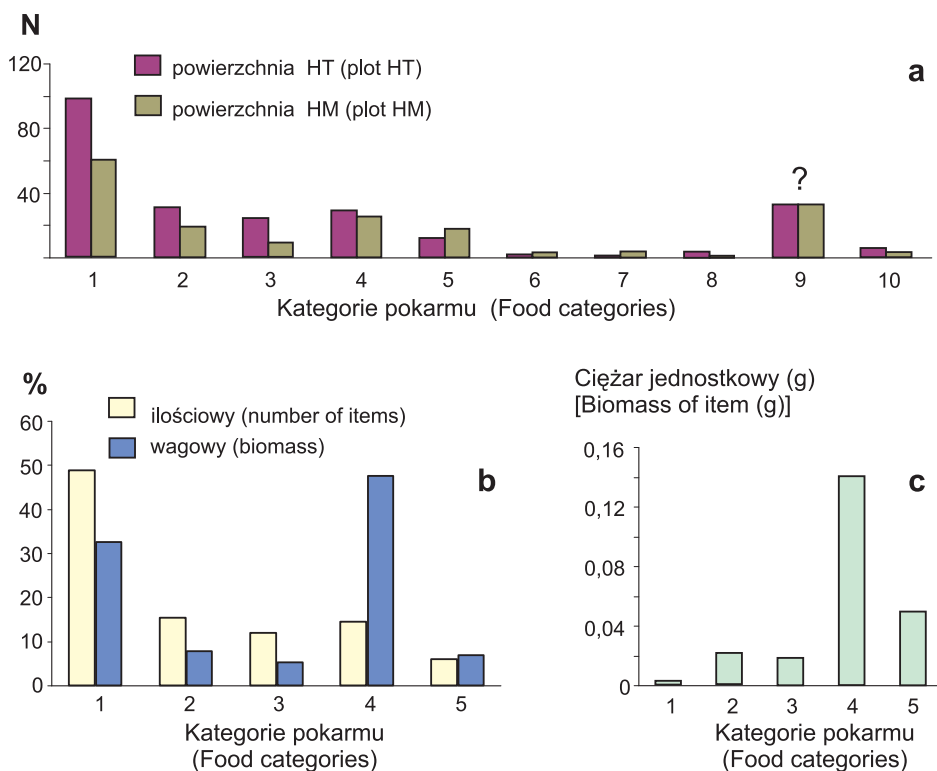
Ryc. 19. Wykres długości skrzydła piskląt rokitniczki w okresie gniazdowym i po wyjściu z gniazda. Zielona strzałka wskazuje moment podejmowania samodzielnego żerowania przez podłoty; czerwona strzałka pokazuje moment ostatniego obserwowanego karmienia podłotów przez rodziców.

Fig. 19. The curve of a nestling sedge warbler's wing growth during the period of parental care (from hatching to independence). The green arrow indicates the time of the first observation of self-reliant foraging of observed young; red arrow indicates the time of the last observation of a young fed by its parents.

⁸ W okresie, którego dotyczy ta praca, nie stwierdzono nie budzącego wątpliwości przypadku wysiadywania jaj przez samca. Jednak przed oddaniem do druku tej pracy, w maju 2009 r., bez wątpienia obserwowałem przypadek wysiadywania jaj przez samca w godzinach południowych. Samca obserwowałem bezpośrednio w gnieździe w pozycji typowej dla wysiadującego ptaka. Ponieważ zauważył, że go obserwuję, wyleciał z gniazda bezpośrednio do rozłożonej kilka metrów dalej siatki, gdzie jego płeć została ostatecznie potwierdzona.

Pokarm

Samice karmiły pisklęta dwa razy częściej niż samce ($X_f = 16,2$ wizyt/h, $X_m = 8,1$ wizyt/h; test Kruskala-Wallisa $H(1,20) = 6,4$, $p < 0,01$). Rodzaje pokarmu przynieszonego pisklętom zostały pokazane na Ryc. 20. Liczebnie dominowały małe uskrzydłone owady (rozmiary ciała nie przekraczają 1 cm) oraz duże gąsienice (Ryc. 20a), jednak gdy rozpatrywać ich biomasę, największy wagowo rodzaj pokarmu stanowiły duże gąsienice (Ryc. 20b). Obserwowano, jak ptaki zbierały gąsienice z pędów pałki szerokolistnej. Spośród 150 zanalizowanych pędów, na ósmym znaleziono w sumie 11 dużych gąsienic (5,3% pędów). Zewnętrzne ślady żerowania gąsienic widoczne były na



Ryc. 20. Ilościowa charakterystyka pokarmu piskląt rokitniczki: **a)** rozkład liczebności cząstek pokarmu w poszczególnych kategoriach jakościowych (Stephen i Krebs 1986): 1 – małe uskrzydłone owady, których rozmiary nie przekraczają 1 cm, 2 – duże uskrzydłone owady z różnych grup, których długość ciała przekracza 1 cm, przeważnie ważki i wojsiłki, 3 – mała gąsienica, 4 – duża gąsienica, 5 – szarańczak, 6 – motyl, 7 – pająk, 8 – ważka, 9 – owady nierozpoznane, 10 – bez pokarmu; **b)** średnia biomasa cząstki pokarmu w poszczególnych kategoriach jakościowych; **c)** zestawienie procentowego udziału poszczególnych kategorii jakościowych pokarmu w odniesieniu do ich liczebności i szacowanej biomasy.

Fig. 20. The quantitative characteristics of sedge warbler food, which was brought to the nestlings: **a)** the distribution of food items in distinguished qualitative categories (recognized according to ecological-nutritional criteria – Stephens and Krebs 1986): 1 – small winged insects (smaller than 1 cm), 2 – large winged insects (> 1 cm in size; mainly Odonata and Mecoptera), 3 – small caterpillar, 4 – large caterpillar, 5 – locust, 6 – butterfly, 7 – spider, 8 – dragonfly, 9 – not recognized insects, 10 – visit with no food; **b)** biomass of food item, averaged for a given qualitative category; **c)** percentage of given food from qualitative categories in the food of sedge warbler nestlings in relation to the number of items and their biomass (estimated using values shown in fig. 20b).

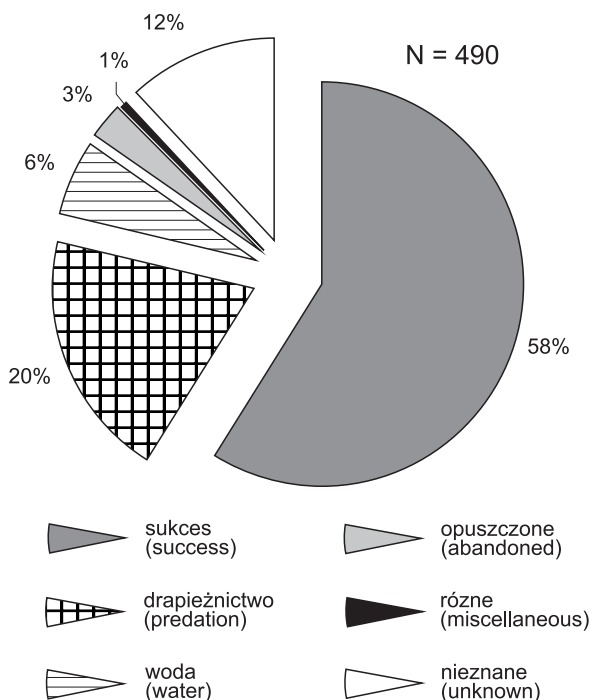
125 pędach (83,3%). Prawie wszystkie pędy zawierały gąsienice żerujące wewnątrz nasady pędu (94% pędów).

Drobne uskrzydłone owady to najprawdopodobniej w większej części mszyce, a zarówno mszyce, jak i gąsienice to dwa obfite źródła pokarmu związane z wysokimi szuwarami trzciny i pałki szerokolistnej.

Straty lęgów

Straty lęgów związane były przede wszystkim z drapieżnictwem oraz z zatapianiem gniazd przez wodę w okresach wezbrań. Ten drugi czynnik występował prawie wyłącznie na powierzchni HT (28 gniazd w ciągu całego okresu badań). W przypadkach, w których nie udało się jednoznacznie stwierdzić przyczyny zaniechania lęgu (kategoria „nieznane” na Ryc. 21), należy przyjąć, z uwagi na puste gniazdo, że były to przypadki drapieżnictwa gniazdowego dokonanego przez inne ptaki (np. dzierzby – P. Tryjanowski, inf. ustna).

Jajo kukułki stwierdzono w dwu gniazdach, jednak tylko w jednym z nich wykluły się pisklęta i doszło do wyrzucenia piskląt gospodarza. Wśród najbardziej niecodziennych przyczyn strat należy wymienić zdeptanie gniazda przez bobra.



Ryc. 21. Ilościowy rozkład lęgów udanych i głównych przyczyn strat w lęgach rokitniczki na powierzchni HM i HT, w ciągu całego okresu badań (w kategorii „woda” ujęto wszystkie przypadki, kiedy gniazdo zostało zniszczone na skutek podnoszenia się poziomu wody na rozlewiskach).

Fig. 21. The number of nests in relation to categories of breeding success and main causes of their failure (category “water” includes all cases in which nest was destroyed due to changes in water level).

Liczebność populacji

W ciągu sezonu odławiano średnio 33 samce na powierzchni HT, 31,5 samców na HM oraz 1,7 samca na SM (dane szczegółowe przedstawia tabela 4). Przeciętna liczebność samców nieskojarzonych była niższa niż samców skojarzonych (o ok. 1/4 na HT i ok. 1/3 na HM) jedynie na SM liczebność samców nieskojarzonych była prawie dwukrotnie wyższa niż skojarzonych. Jeżeli chodzi o zmienność liczebności samców między latami to współczynnik zmienności (V) ich liczebności był prawie dwukrotnie wyższy na powierzchni HT niż na HM, zaś najwyższy na SM (dwukrotnie wyższy niż na HT). Samce nieskojarzone miały na dwu dużych powierzchniach znacznie wyższy współczynnik zmienności liczebności od samców skojarzonych (HT: 1,9, HM: 1,6), podczas gdy na SM zmienność liczebności samców nieskojarzonych była zbliżona do zmienności samców lęgowych. Zatem o zmienności liczebności całej populacji w okresie badań decydowały głównie osobniki niełęgowe – liczebność całej populacji samców na wszystkich po-

Tabela 4. Podstawowe parametry liczebności badanej populacji rokitniczki: NS – samce nieskojarzone, SS – samce skojarzone, N_{pop} – całkowita liczebność populacji, P – przeżywalność samców z sezonu na sezon, wyrażona procentem osobników z danego roku, które zanotowano w roku następnym, N_r – liczba lokalnych rekrutów wprowadzonych w danym roku; Σ – suma liczebności samców z danej kategorii dla wszystkich lat badań, $\bar{S}_r$ – średnia liczebność samców z danej kategorii dla wszystkich lat badań, V – współczynnik zmienności liczebności samców w ciągu okresu badań na danej powierzchni.

Table 4. The basic characteristics of population number of sedge warbler in studied plots: HT, HM, SM – study plots, NS – not mated males, SS – mated males, N_{pop} – total number of males, P – male survival between seasons, expressed in percentage of males recorded in given season, which were recorded in the following one, N_r – number of the local recruits, entering the population in given year, Σ – the sum of number of males from given category for all years of study, $\bar{S}_r$ – mean number of males from given category for all years of study, V – variation coefficient for population numbers during the study.

Pow. Plot	Parametr Parameter	Rok – Year										Σ	$\bar{S}_r$	V
		'96	'97	'98	'99	'00	'01	'02	'03	'04	'05			
HT	NS	15	21	35	10	14	16	6	7	8	11	143	14,3	0,60
	SS	29	23	12	15	13	21	25	11	17	21	187	18,7	0,32
	N_{pop}	44	44	47	25	27	37	31	18	25	32	330	33	0,29
	P [%]	36	9	23	24	26	46	16	44	32	31	–	29	0,40
	N_r	–	0	2	2	3	4	2	5	5	0	23	2,3	0,85
HM	NS	–	–	16	14	13	20	5	11	10	9	98	12,2	0,37
	SS	–	–	12	18	23	18	21	18	17	27	154	19,2	0,23
	N_{pop}	–	–	28	32	36	38	26	29	27	36	252	31,5	0,15
	P [%]	–	–	39	31	22	24	46	52	41	25	–	35	0,32
	N_r	–	–	6	0	1	1	2	2	1	0	13	1,6	1,18
SM	NS	0	0	0	4	2	0	0	1	3	1	11	1,1	1,32
	SS	2	0	0	2	1	0	0	0	1	0	6	0,6	1,41
	N_{pop}	2	0	0	6	3	0	0	1	4	1	17	1,7	1,21
	P [%]	0	–	–	0	0	–	–	0	0	1	–	17	2,45
	N_r	–	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–
Łącznie Total HT, HM i SM	NS	–	–	51	28	29	36	11	19	21	21	252	31,5	0,39
	SS	–	–	24	35	37	39	46	29	35	48	347	43,4	0,18
	N_{pop}	–	–	75	63	66	75	57	48	56	69	599	74,9	0,13
	P [%]	–	–	31	18	16	35	31	32	24	52	–	29,9	0,38
	N_r	–	–	8	2	4	5	4	7	6	0	36	3,6	0,73

wierzchniach w poszczególnych latach badań korelowała ściśle z liczebnością samców nieskojarzonych ($r_s = 0,81$, $n = 8$, $p = 0,015$), podczas gdy zupełnie brak było korelacji z samcami skojarzonymi ($r_s = 0,18$, $n = 8$, $p = 0,67$).

Liczebność wszystkich samców nie wykazywała w kolejnych latach badań statystycznie istotnych tendencji spadkowych lub wzrostowych, zarówno na wszystkich powierzchniach razem ($r_s = -0,44$, $n = 8$, $p = 0,27$), jak i na każdej powierzchni z osobna (HT $r_s = -0,30$, $n = 10$, $p = 0,47$; HM $r_s = -0,06$, $n = 8$, $p = 0,89$; SM $r_s = 0,10$, $n = 10$, $p = 0,82$). Liczebność samców skojarzonych również nie zmieniała się kierunkowo ($r_s = 0,49$, $n = 8$, $p = 0,22$), jednak liczba samców nieskojarzonych była ujemnie skorelowana z czasem w kolejnych latach badań, na poziomie zbliżonym do statystycznej istotności ($r_s = -0,68$, $n = 8$, $p = 0,06$).

Przeżywalność osobników dorosłych wyrażona proporcją osobników, które przeżyły z poprzedniego do następnego roku była najwyższa dla powierzchni HM (przeciętnie dla 10 lat badań wynosiła 0,35), nieco niższa dla HT (0,29) i najniższa dla SM (0,17). Współczynnik zmienności obliczony dla wskaźników przeżywalności był najwyższy na powierzchni SM, sześciokrotnie mniejszy na HT i prawie ośmiokrotnie mniejszy na HM.

Liczebność młodych rekrutujących się do lokalnej populacji lęgowej była najwyższa na powierzchni HT (śr. 2,3 rekruta/rok), niższa na HM (śr. 1,6 rekruta/rok), podczas gdy na SM brak było lokalnych rekrutów. Podobne proporcje występowały przy przeliczeniu liczby lokalnych rekrutów na parę lęgową (odpowiednio 0,12, 0,08 i 0). Liczba lokalnych rekrutów pochodzących z badanej populacji zależała ujemnie od aktualnej liczebności populacji lęgowej (N rekrutów w stosunku do N skojarzonych samców: $r_s = -0,77$, $n = 8$, $p = 0,02$).

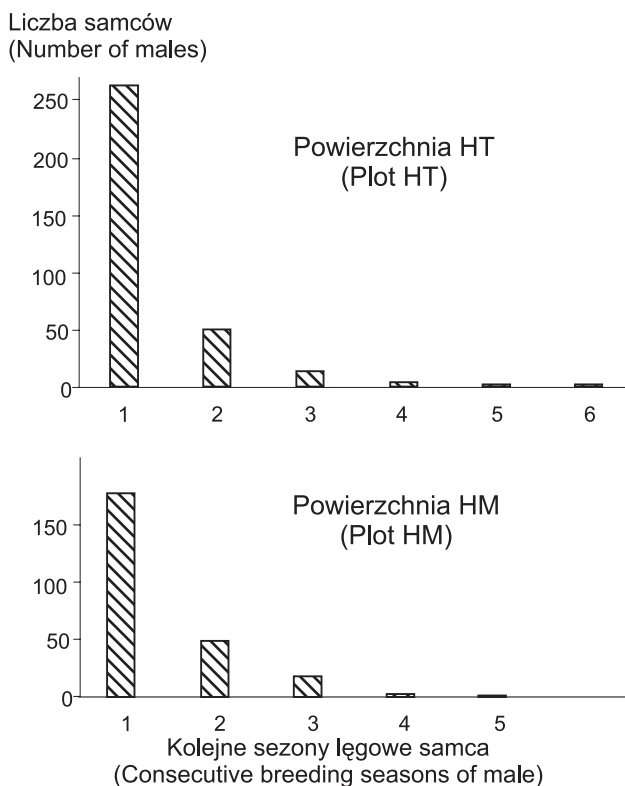
5.2. Zmienność dostosowania

Podstawowym warunkiem działania doboru naturalnego jest występowanie zmienności w dostosowaniu między osobnikami. Poniżej przedstawiono ilościowe obliczenia dotyczące zmienności poszczególnych epizodów doboru.

Przeżywalność osobnika

Większość samców rokitniczki, które notowano na powierzchniach badawczych, występowała tam tylko w ciągu jednego sezonu rozrodczego, czyli w drugim kalendarzowym roku życia (80% stwierdzonych samców na HT, 70% na HM, Ryc. 22). W kolejnych klasach wieku notowano wykładniczy spadek liczebności samców. Maksymalny wiek, jaki stwierdzono, to co najmniej 6 sezonów na HT (samiec RBR, obrączkowany jako dorosły w 1996, a stwierdzony ostatni raz w 2001 r.), na HM najstarszy samiec przeżył co najmniej 5 sezonów.

W drugim sezonie lęgowym życia na HM powracało 28% samców, podczas gdy na HT tylko 19%, jednakże różnica nie jest statystycznie istotna ($\chi^2 = 2,88$, $df = 1$, $p = 0,09$), w trzecim sezonie odpowiednio powracało 37% i 26 % i również różnica nie jest statystycznie istotna (test dokładny Fishera $p = 0,42$).



Ryc. 22. Rozkład liczebności samców stwierdzonych na badanych powierzchniach (HT i HM) w kolejnych sezonach lęgowych ich życia; powierzchnie SM nie przedstawiono ze względu na niską liczebność próby.

Fig. 22. The distribution of the number of males recorded in the studied plots (HT and HM) in consecutive breeding seasons of their lives; the SM plot was not shown due to the low number of cases.

Sukces kojarzeń

Na powierzchni HT pod względem sukcesu kojarzeń, spośród 265 analizowanych samców, najliczniejszą grupą były te, które w ciągu całego życia nie skojarzyły się nawet jeden raz (45%). Nieznacznie niższa liczba samców skojarzyła się tylko raz w ciągu życia (40%). Ponad trzykrotnie niższa była liczba samców, które skojarzyły się dwa razy (12%), a zaledwie po kilka samców skojarzyło się trzy (2%), cztery (<1%), czy 5 razy (<1%) w ciągu życia.

Na ogół liczba samic skojarzonych z przeciętnym samcem w ciągu jego życia odpowiadała liczbie sezonów, które samiec przeżył. Ponad 95% nieskojarzonych samców występowało w pierwszym sezonie lęgowym, jedynie 12% z tej klasy wieku nie skojarzyło się w drugim sezonie. Wszystkie samce starsze niż dwuletnie skojarzyły się przynajmniej raz w ciągu życia.

Na liczbę samic skojarzonych z samcem niewątpliwie bardzo duży wpływ powinna mieć poligynia. Na badanej powierzchni stwierdzono 10 poligynicznych lęgów, należących do 9 samców. Przy tak niewielkiej częstości poligynii trudno jednoznacznie stwierdzić, czy liczebność poligynicznych samców rozkładała się proporcjonalnie do ich liczebności w klasach wieku (test G, $\chi^2 = 6,61$, $df = 3,271$, $p = 0,085$).

Na powierzchni HM, spośród 199 samców, pod względem sukcesu kojarzeń najliczniejszą grupę tworzyły te, które w ciągu całego życia skojarzyły się tylko raz (50,5%). Niższa liczba samców nie skojarzyła się z żadną samicą w ciągu życia (36%). Ponad czterokrotnie niższa była liczba samców skojarzona dwa razy (8,5%), a zaledwie po kilka samców skojarzyło się trzy (3,5%), cztery (<1%), czy 5 razy (<1%) w ciągu życia.

Śród nieskojarzonych samców 97% występowało w pierwszym sezonie lęgowym, jedynie 3% z tej klasy wieku nie skojarzyło się w drugim sezonie. Wszystkie samce żyjące ponad 2 sezony były przynajmniej raz skojarzone w ciągu życia. Na powierzchni HM stwierdzono 4 poligyniczne lęgi należące do 3 samców.

Liczba lęgów

Na 148 samców, które rozpoczęły lęgi na HT (ich samice złożyły przynajmniej 1 jajo), większość samców (88%) w ciągu życia prowadziła tylko jeden lęg na sezon w monogamicznej parze. Do dwóch lęgów w ciągu sezonu z tą samą samicą przystępowało zaledwie 5% samców. Do lęgów poligynicznych przystąpiło 4% wszystkich samców. Samiec rozpoczyna wtedy 2 lęgi kojarząc się kolejno z dwiema samicami, jednak żadna z nich nie przystępuje do drugiego lęgu. Zaledwie 2% samców wyprowadza 3 lęgi na sezon: rozpoczyna lęg z pierwszą samicą, kojarzy się poligynicznie z drugą samicą i wyprowadza drugi lęg z pierwszą samicą. Nie stwierdzono przypadku wyprowadzenia 3 lęgów z jedną samicą. Liczba mnogich prób lęgowych (powyżej jednej) na sezon nie zależy od wieku samca (G test, $\chi^2 = 13,5$, df = 9, 137, p = 0,14).

Na 96 samców, które rozpoczęły lęgi na powierzchni HM (ich samica złożyła przynajmniej 1 jajo), 86% wyprowadziło tylko jeden, pierwszy lęg, 10% samców wyprowadziło 2 lęgi na sezon (w tym tylko 4% poligyniczne) i tylko 3% samców wyprowadziło trzy lęgi (poligyniczny i drugi lęg z pierwszą samicą). Liczba mnogich prób lęgowych (powyżej jednej) na sezon nie zależała od wieku samca (G test, $\chi^2 = 6,34$, df = 8, 86, p = 0,14).

Wielkość zniesienia

Na powierzchni HT średnia wielkość zniesienia wynosiła 4,9 jaja (SD = 1,15, Md = 5, n = 133 gniazd, dla których wiadomo było, że składanie jaj jest na pewno ukończone). Liczba jaj nie wykazywała żadnej korelacji z czasem w ciągu sezonu ($r_s = 0,39$, n = 133, p = 0,39).

Na powierzchni HM średnia wielkość zniesienia wynosiła 4,8 jaja (SD = 1,16, Md = 5, n = 52 gniazda). Liczba jaj również nie wykazywała żadnej korelacji z czasem w ciągu sezonu ($r_s = -0,04$, n = 52, p = 0,78).

Na powierzchni SM odnotowano tylko 4 lęgi z pełnymi zniesieniami, ich średnia wielkość wynosiła 4,75 jaja (3 lęgi po 5 jaj i jeden z 4 jajami).

Przeżywalność lęgów z jajami

Na powierzchni HT na 147 samców, które rozpoczęły lęgi i dla których znany był sukces na etapie klucia piskląt, niepowodzeniem zakończyły się lęgi 29 samców. Na powierzchni HM na 95 analizowanych samców, 16 nie doprowadziło swoich lęgów do etapu klucia.

Sukces klucia

Na powierzchni HT obecność niewyklutych jaj stwierdzono w 13% analizowanych lęgów ($n = 143$). W 2/3 przypadków były to pojedyncze niewyklute jaja, średnio 1,42 na gniazdo ($n = 19$, $SD = 0,96$). Brak było korelacji między liczbą niewyklutych jaj a wielkością zniesienia ($r_s = -0,32$, $n = 14$, $p = 0,24$).

Na powierzchni HM niewyklute jaja stwierdzono w 22% analizowanych prób lęgowych ($n = 91$). Spośród nich w 55% występowały pojedyncze niewyklute jaja, średnio 2,2 na gniazdo ($n = 20$, $SD = 1,64$). Stwierdzono istotny pozytywny związek między wielkością zniesienia a liczbą niewyklutych jaj ($r_s = 0,59$, $n = 16$, $p = 0,016$).

Przeżywalność lęgów z pisklętami

Na powierzchni HT na 145 lęgów, których los śledzono między kluciem a 8. dniem po wykluciu, 29% z nich zostało w tym okresie zniszczonych. Na powierzchni HM na 65 lęgów, których los śledzono od wyklucia młodych, 32% z nich nie dożyło do 8. dnia po wykluciu i zostały w całości zniszczone.

Sukces wylotu młodych

Jeżeli wykluczyć drapieżnictwo, to do 8. dnia po wykluciu przeżywały prawie wszystkie pisklęta (HT: średnia 0,98, $SD = 0,13$, $n = 93$; HM: średnia 0,99, $SD = 0,04$, $n = 64$). Brak zatem było istotnych czynników śmiertelności redukujących wielkość lęgu, takich jak głód, złe warunki pogodowe, paszożyty.

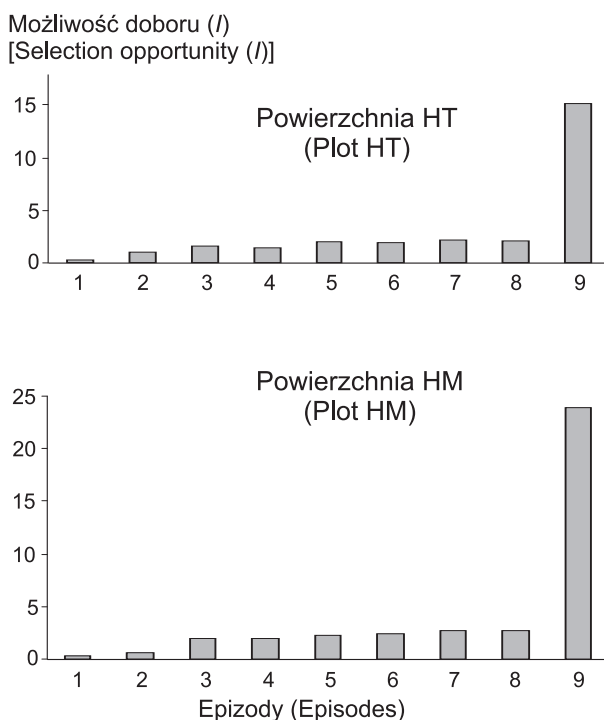
Przeżywalność młodych do rozrodu

Na powierzchni HT na 110 samców, które wyprowadziły w ciągu życia przynajmniej jedno młode, 14% wyprowadziło po jednym lokalnym rekrucie, i niecałe 5% po dwa. Na powierzchni HM na 73 samce, które wydały przynajmniej jedno młode w ciągu życia, 19% wydało po jednym lokalnym rekrucie, a 1 samiec trzy rekruty.

Ilościowe porównanie zmienności w epizodach doboru

Wartość możliwości doboru w kolejnych epizodach, przedstawiona na Ryc. 23, kumuluje się, ze względu na dużą liczbę zerowych wartości dostosowania pochodzących z epizodu *kojarzenia* i *N lęgów*. Te dwa epizody, generując dużą liczbę zer przechodzących do następnych epizodów, w bardzo dużym stopniu obniżają wartość średniej dla wszystkich osobników w populacji. Niska wartość średniej generuje wysoką wartość dostosowania względnego, liczonego dla pojedynczego osobnika, dając tym samym wysoką wariancję dostosowania dla danego epizodu.

Ponieważ wartości możliwości doboru *I* mają charakter kumulatywny, o roli danego epizodu w generowaniu zmienności dostosowania świadczą przyrosty wariancji dostosowania względnego, występujące między epizodami dostosowania. Z porównania ich wartości (Ryc. 23) jednoznacznie wynika, że największy przyrost zmienności generują

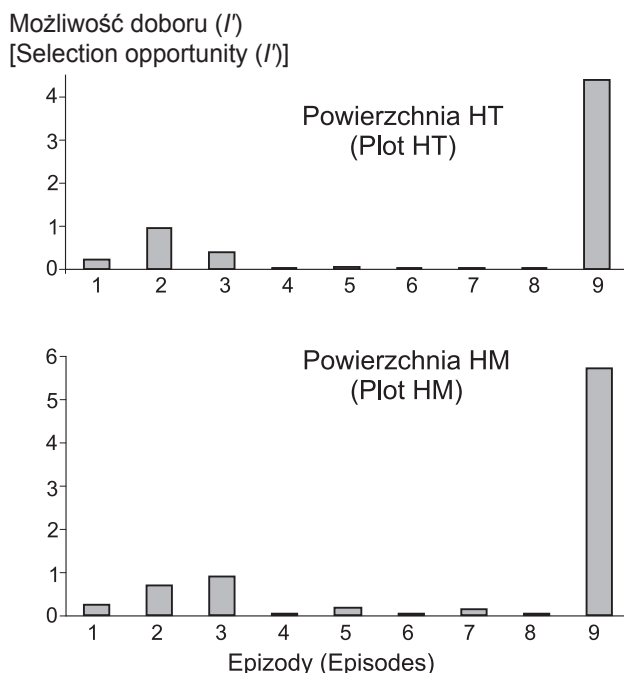


Ryc. 23. Możliwość doboru (I) liczona dla dziewięciu epizodów doboru, wyrażonych przy pomocy dostosowania względnego (ω) dla macierzy ortogonalnej: HT ($n = 193$) i HM ($n = 142$) – pow. badawcze. Wyróżnione epizody: 1 – przeżywalność samca, 2 – sukces kojarzeniowy, 3 – liczba lęgów, 4 – liczba jaj, 5 – straty w czasie wysiadki, 6 – proporcja kłujących się, 7 – proporcja przeżywających piskląt, 8 – straty całych lęgów ze względu na drapieżnictwo, 9 – proporcja młodych rekrutujących się.

Fig. 23. The values of selection opportunities (I), calculated for relative fitness (ω) of the nine episodes, in an orthogonal matrix: HT, HM – study plots, $n = 193$, 142 respectively for plots. Selection episodes: 1 – male survival, 2 – mating success, 3 – number of clutches, 4 – clutch size, 5 – clutches predated during incubation, 6 – proportion of hatched young, 7 – proportion of surviving young, 8 – whole broods lost due to predation, 9 – proportion of recruited young.

kojarzenia, liczba lęgów, a zwłaszcza rekrutacja młodych, która wielokrotnie przewyższa pozostałe dwie zmienne. Dość wysoki przyrost zmienności generują też straty wysiadki w lęgach.

Taka sama analiza wykonana dla danych, w których zmienność dostosowania pochodzi z poprzedniego epizodu doboru nie przechodzi do epizodu następnego (Ryc. 24), potwierdza wnioski z analizy tabeli ortogonalnej. Najwyższa zmienność dostosowania występuje w epizodach doboru związanych ze zdobyciem partnera do rozrodu i liczbą wyprowadzanych lęgów. Przeżycie kilku sezonów teoretycznie umożliwia zwielokrotnienie tego mechanizmu (zdobycie kilku partnerek w kilku sezonach), jednak epizod *przeżywalność samców* wykazuje mniejsze zróżnicowanie niż *kojarzenia* i *liczba lęgów*. Podobnie jak w przypadku tabeli ortogonalnej zmienność dostosowania względnego w epizodzie *przeżywalność młodych do rozrodu* przekracza wielokrotnie wartości możliwości doboru dla pozostałych epizodów.



Ryc. 24. Możliwość doboru zmodyfikowana (I') liczona dla ośmiu epizodów doboru, wyrażonych przy pomocy dostosowania względnego (ω') dla macierzy nieortogonalnej; objaśnienia jak na Ryc. 23.

Fig. 24. The values of selection opportunities (I') calculated for relative fitness (ω') of the eight episodes in non-orthogonal matrix (zero values are not transferred to next episode): HT, HM – study plots, $n = 193$, 142 respectively for plots, other explanations as in Fig. 23.

Z powyższych zestawień wynika, że o różnicach w dostosowaniu osobników jednoznacznie decyduje przede wszystkim przeżywalność młodych do rozrodu i wczesne etapy rozrodu związane z kojarzeniami. Są to te epizody doboru, które generują zero-jedynkowe wartości, zatem z definicji ich zmienność powinna być największa.

Epizod „rekrutacja osobników młodocianych” następcza pewne merytoryczne trudności. Mianowicie przeżywalność osobnika po opuszczeniu gniazda niewątpliwie zależy od warunków stwarzanych przez rodziców. Choć o warunkach tych decydują przystosowania rodziców, jednak równie uprawnione jest założenie, że przeżywalność osobników młodocianych od momentu ich usamodzielnienia się (zatem większość czasu między opuszczeniem gniazda a rekrutacją) jest uzależniona nie od przystosowań rodziców, a od przystosowań własnego niepowtarzalnego genotypu. Zatem wartość zróżnicowania dostosowania nie jest w pełni porównywalna z pozostałymi miarami.

Na obecnym etapie badań trudno jest powiedzieć cokolwiek bliższego na temat czynników determinujących tak ogromną śmiertelność młodych osobników przed pierwszym sezonem lęgowym, włącznie z podstawowymi wątpliwościami dotyczącymi możliwości jej szacowania tylko na podstawie powracalności młodych (Lambrechts i in. 1999). Wykazano, że u rokitniczki rekrutacja ma związek z jakością terytorium rodziców (Zając i in. 2008b), jednak nie jest możliwe uwzględnienie tej wiedzy w szacowaniu wartości możliwości doboru (I). Wymagałoby to wprowadzenia dodatkowego epizodu związanego z przeżywalnością młodych w okresie między opuszczeniem gniazda a usamodzielnieniem.

niem się, podczas gdy okres ten jest bardzo trudny do badania. Wydaje się uzasadnione, aby przyjąć, że dla rekrutacji szacowanie możliwości doboru jest bardzo przybliżone, aczkolwiek z drugiej strony trudno nie brać pod uwagę, że *I* niewątpliwie musi osiągać bardzo wysokie wartości. Zatem o dostosowaniu badanych osobników dorosłych w sposób bezsporny decydują epizody związane z kojarzeniami i liczbą lęgów, podczas gdy rekrutacja ma bardzo ważny wpływ, ale jej dokładna wartość przy obecnym stanie metod nie jest możliwa do ścisłego oszacowania.

5.3. Wymagania siedliskowe rokitniczki w skali doliny rzecznej

W skali całej doliny Nidy wymagania siedliskowe rokitniczki sprowadzały się do prostego klucza (Tab. 5) – rokitniczka częściej występowała w szerokich odcinkach doliny, na których znajdowały się starorzecza o większej łącznej powierzchni. Powierzchnia starorzeczy w dolinie korelowała z ich liczebnością ($r_s = 0,67$, $n = 60$, $p < 0,0001$). Zarówno powierzchnia, jak i liczebność starorzeczy w danej dolinie była również bardzo mocno skorelowana z powierzchnią i liczebnością starorzeczy w pasie meandrowym rzeki (odpowiednio $r_s = 0,97$, $p < 0,0001$, $r_s = 0,61$, $p < 0,0001$).

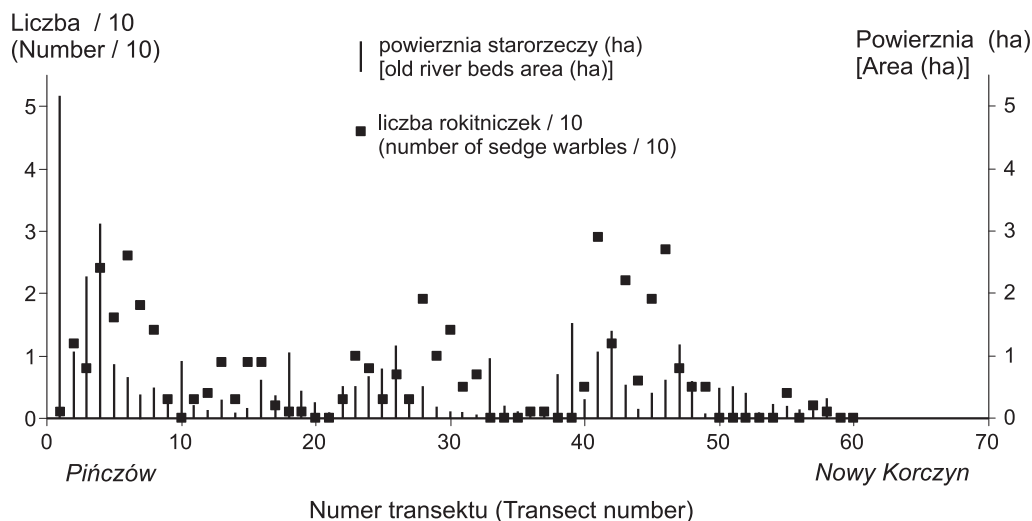
W dolinie Nidy starorzecza występują skupiskowo, głównie na rozległych obszarach płaskiej doliny, gdzie rzeka zwiększa aktywność morfologiczną. Podobnie, rozmieszczenie rokitniczek wykazywało skupiskowy rozkład, nawiązujący do rozmieszczenia starorzeczy w dolinie rzecznej (Ryc. 25).

Tabela 5. Analiza regresji wielorakiej (regresja krokowa, model wsteczny, $\alpha = 0,25$; $R^2 = 0,25$, $n = 38$) liczebności samców rokitniczki z liczeń na transektach w 1999 i 2000 r. jako zmiennej objaśnianej i cechami geomorfologicznymi doliny (Ryc. 13). Wykluczono transekty, na których samców nie stwierdzono lub stwierdzono tylko pojedyncze osobniki.

Table 5. Multiply regression analysis (backward regression, $\alpha = 0,25$, $R^2 = 0,25$, $n = 38$) of males number (response variable) in relation to geomorphological variables of river valley (predictor variables shown in Fig. 13). Data from transect counts in 1999 and 2000. Transects with no sedge warblers or with single records were excluded from the analysis.

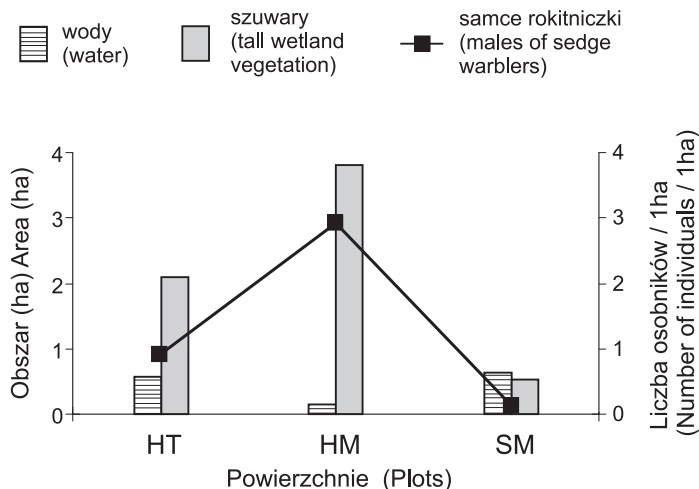
Cecha Feature	Estymator	SE	t	P
Długość doliny Valley length	-0,02	0,015	-1,08	0,288
Powierzchnia starorzeczy Area of old river beds	0,00005	0,00002	2,54	0,016
Śr. szerokość doliny Mean of valley width	0,00048	0,00022	2,13	0,040

W tak dużej skali przestrzennej, obecność wód wskazuje na bardzo podmokły fragment doliny zalewowej. Za występowanie tam rokitniczek nie muszą odpowiadać właśnie zbiorniki wodne, ale związana z nimi czy z podmokłym charakterem terenu szata roślinna. Wskazuje na to częstość występowania rokitniczek na trzech powierzchniach badawczych. Na Ryc. 26 przedstawiono zagęszczenie rokitniczek w odniesieniu do powierzchni wód stojących oraz szaty roślinnej na poszczególnych powierzchniach badawczych w Delcie Środkowej Nidy, zatem w znacznie mniejszej skali przestrzennej niż w przypadku analizy w całej dolinie. Na podstawie różnic między powierzchniami



Ryc. 25. Liczebność rokitniczek oraz łączna powierzchnia starorzeczy na poszczególnych transektach wytyczonych w dolinie dolnej Nidy.

Fig. 25. The number of sedge warblers and total area of old river beds in transects, set up in the Nida river valley.



Ryc. 26. Średnie zagęszczenie samców w okresie badań na danej powierzchni, w odniesieniu do powierzchni zbiorników wodnych i szuwarów (łącznie trzcinowego i pałkowego) na poszczególnych powierzchniach badawczych.

Fig. 26. Mean density of males in the study period shown for study plots, in relation to total area of water bodies and total area of tall wetland vegetation.

w zagęszczeniu samców w odniesieniu do analogicznych różnic w powierzchni szuwarów można podejrzewać, że osiedlające się rokitniczki kierują się powierzchnią szuwarów. Związek występowania rokitniczki z powierzchnią zbiorników wodnych, byłby jedynie konsekwencją współwystępowania obszarów podmokłych i szuwarów.

Powierzchnie badawcze bardzo różniły się charakterem, dość dobrze reprezentując rodzaje siedliska występujące w całej dolinie: dość suche łąki, urozmaicone zbiornikami wodnymi (SM), mozaikowaty układ zbiorników wodnych ze stosunkowo niewielką

powierzchnią szuwarów (HT), wilgotne, zdziczałe i zarastające szuwarami łąki, pozbawione zbiorników wodnych (HM). Jeżeli decyzja o miejscu osiedlenia się jest oparta na ocenie obszarów w dużej skali, to opisane wyżej powierzchnie powinny różnić się datami osiedlania się osobników. Zgodnie z modelami *IFD/IDD* zasiedlanie powinno przebiegać tak, że najlepsza zostanie zasiedlona jako pierwsza, potem kolejno druga i trzecia, zatem daty osiedlania się osobników powinny różnić się między powierzchniami.

Porównanie daty osiedlania się osobników wykazało istotne statystycznie różnice między powierzchniami (Tab. 6). Jednak za powstanie tych różnic odpowiedzialne były głównie daty osiedlania się ptaków na powierzchni SM (Ryc. 27 oraz modele analizujące statystyczne różnice w Tab. 6). Samce osiedlały się na niej wyraźnie później niż na pozostałych dwu; notowana była tu nawet lipcowa data pierwszego osiedlenia się (2 lipca; ponieważ jest to wartość bardzo silnie odbiegająca od pozostałych, nie została uwidoczniiona na Ryc. 27). Dla powierzchni HT i HM nie było praktycznie żadnych różnic w dacie pierwszych osiedleń (Tab. 6, test Tukeya; analizowane są daty niekodowane).

Tabela 6. Ogólny model liniowy (*GLM*) analizujący różnice w dacie stwierdzenia pierwszej rokitniczki między badanymi powierzchniami (HT, HM i SM) oraz między płciami (M, F) z uwzględnieniem wpływu roku i interakcji między powierzchniami a płcią. W drugiej części tabeli pokazano średnie wartości daty przylotu dla każdej powierzchni osobno oraz dla każdej płci osobno. Położenie średnich w jednym rzędzie odpowiada wynikom testu Tukeya i wskazuje na brak istotnych różnic między tymi średnimi, podczas gdy położenie średnich w różnych rzędach wskazuje, że średnie te różnią się istotnie ($p < 0,05$). R^2 modelu = 0,70.

Table 6. General Linear Model (*GLM*) of influence of study plots (HT, HM and SM), sex and season (predictor variables) on arrival dates (response variable) and relevant interactions. Second part of the table shows mean arrival dates for each of the study plots and for the each of sexes. Position of the means in the same or different line reflects results of the Tukey test (lack of the significant differences or significant differences, respectively, $p < 0,05$).

Efekt	df	F	P	Test Tukeya $\alpha = 0,05$ (średnie)				
				HT	HM	SM	M	F
Powierzchnia <i>Area</i>	2	13,0	<0,0001	47,4	47,1			
Płeć <i>Sex</i>	1	6,54	0,016			70,0		
Rok <i>Year</i>	9	2,25	0,047					54,7
Powierzchnia*płeć <i>Area*sex</i>	2	0,11	0,89					

Jeżeli analizę rozmieszczenia rokitniczek przeprowadzimy w skali poszczególnych osobników, to rozmieszczenie stwierdzeń rokitniczek powinno być analizowane w odniesieniu do pokrycia terenu w skali pojedynczego terytorium. Jak wskazuje Ryc. 28, w zasadzie większość aktywności osobniczej rokitniczek, szczególnie na początku sezonu, koncentrowała się w wysokich szuwarach (trzcina i pałka szerokolistna). Roślinność tego rodzaju zajmowała stosunkowo niewielkie powierzchnie na obszarze badań, a pomimo tego aktywność ptaków wyraźnie się tam koncentrowała. Poszczególne rodzaje roślinności na powierzchniach badawczych różniły się istotnie zagęszczeniem stwierdzeń (Ryc. 29, powierzchnia HT: $H(6, 603) = 450$, $p \ll 0,0001$; powierzchnia HM: $H(7, 433) = 222$, $p \ll 0,0001$).

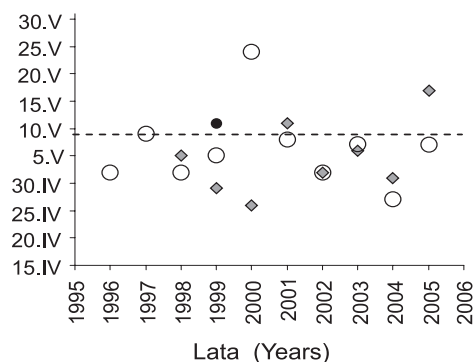
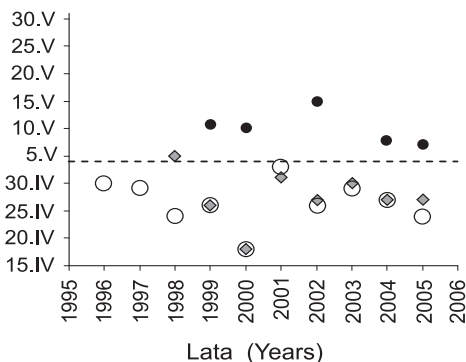
Samce rokitniczek osiedlając się na wiosnę w wyraźny sposób zajmowały najpierw obszary o znacznym stopniu pokrycia wysokimi szuwarami (Ryc. 30–31). Wzorzec

Samce (Males)

Samice (Females)

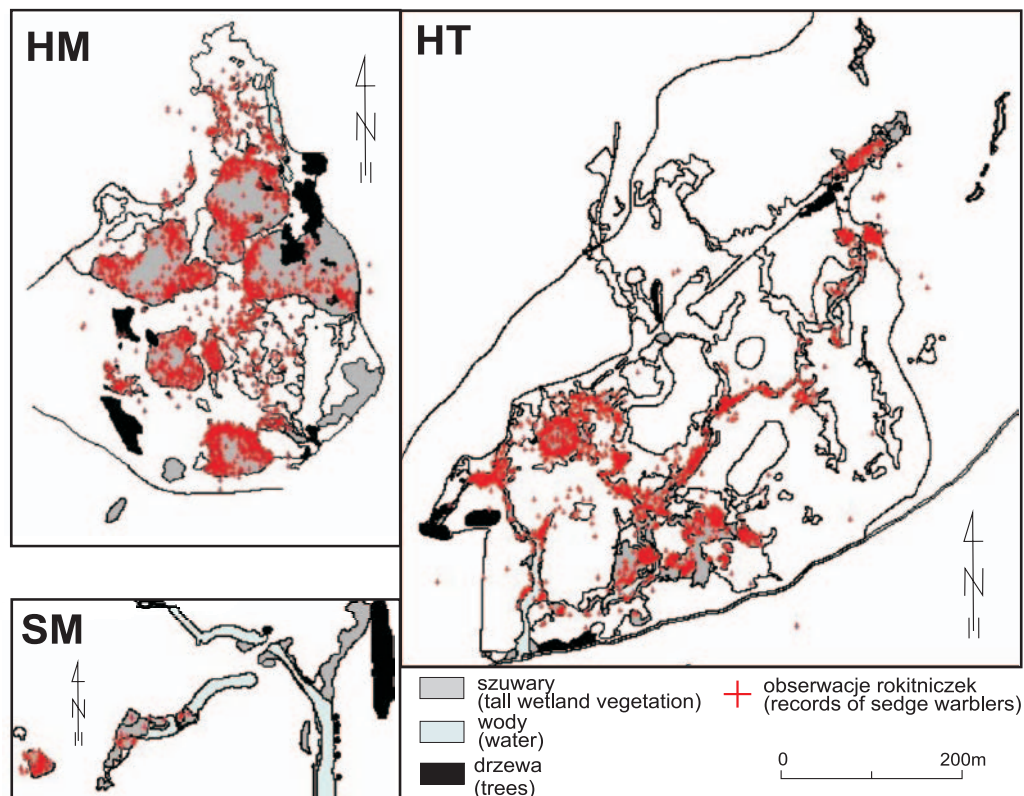
Powierzchnie (Study plots)

○ HT ♦ HM • SM



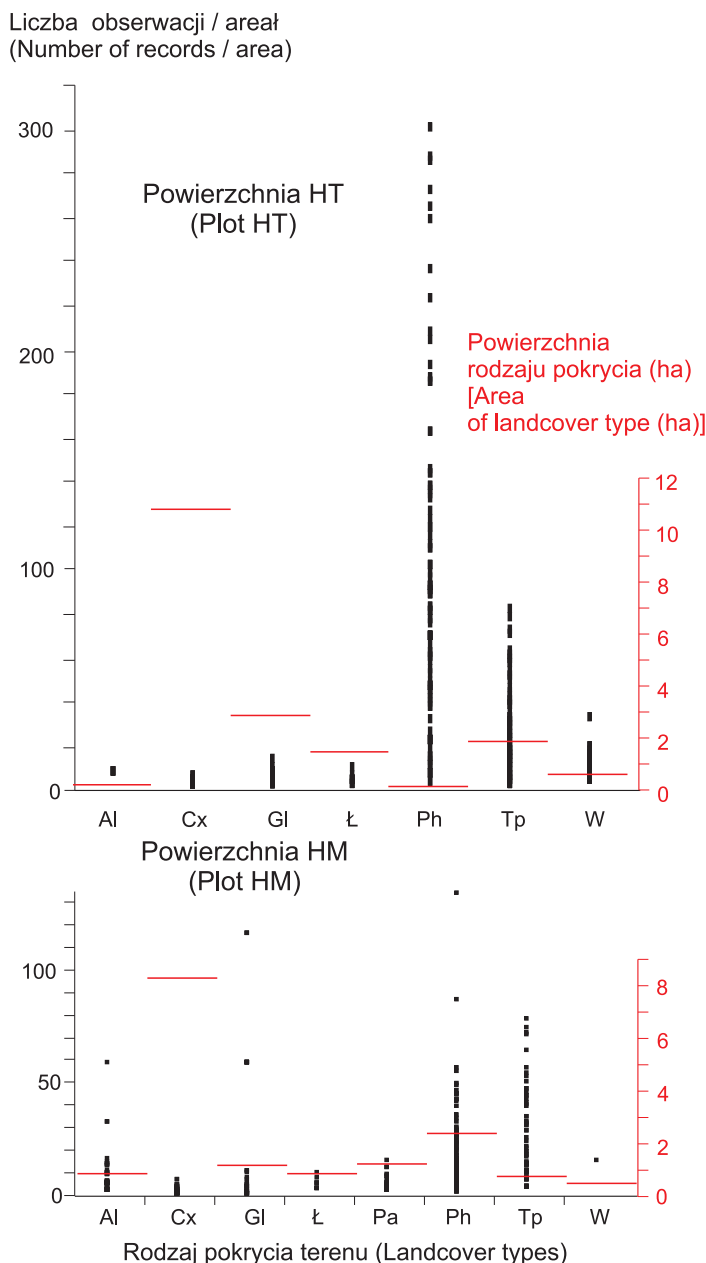
Ryc. 27. Zestawienie pierwszych w danym roku dat stwierdzeń samców i samic rokitniczek, dla powierzchni HT (n = 10), HM (n = 8) i SM (n = 10). Linia przerywana odpowiada średniej dacie przylotu dla danej płci na wszystkich badanych powierzchniach.

Fig. 27. The dates of the arrival of males and females in a given season, for HT plot (n = 10), HM plot (n = 8) and SM plot (n = 8). Dashed line shows mean arrival date for given sex in all study plots.



Ryc. 28. Rozmieszczenie wszystkich obserwacji rokitniczek w 2005 r. w odniesieniu do rozmieszczenia wysokich szuwarów (trzciny i palki szerokolistnej) na trzech badanych powierzchniach.

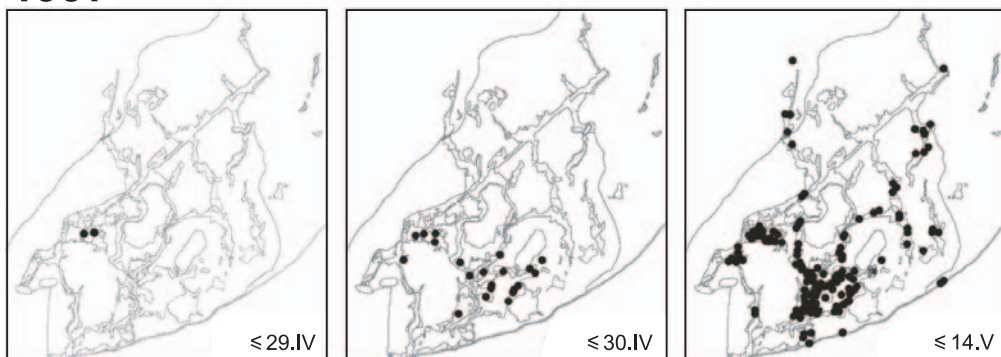
Fig. 28. The spatial distribution of the records of sedge warblers in 2005 in relation to the spatial distribution of tall wetland vegetation (common reed and cattail) in the studied plots.



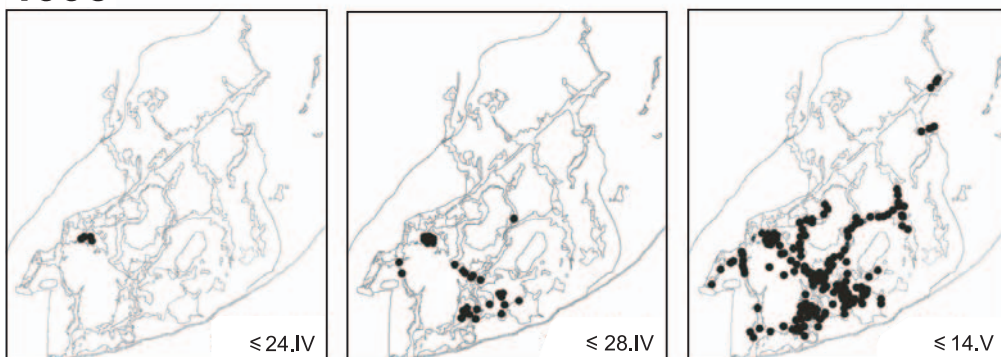
Ryc. 29. Liczba stwierdzeń rokitniczek w danym rodzaju pokrycia terenu, standaryzowana przez areał, czyli powierzchnię danego rodzaju pokrycia (jeden punkt reprezentuje liczbę stwierdzeń w 1 pentadzie, standaryzowaną przez powierzchnię danego rodzaju pokrycia). Na drugiej osi Y przedstawiono średnie dla wszystkich lat badań powierzchnie danego rodzaju pokrycia (ha). Al – zarośla i zadrzewienia olszowe, Cx – łąny *Carex* sp., Gl – łąny *Glyceria* sp., Ł – łąka, Pa – łąny *Phalaris arundinacea*, Ph – łąny *Phragmites australis*, Tp – łąny *Typha latifolia*, W – otwarte lustro wody.

Fig. 29. The number of sedge warbler records in a given type of landcover. One point represents a number of records of males in one pentad, standardized by the area of given landcover type (left Y axis) in all areas of the study plot. On the right Y axis there are mean values of given landcover types for all the years of study (ha). Ł – meadows, W – open water, other symbols represent vegetation types (see Latin names in the Polish explanation to this figure).

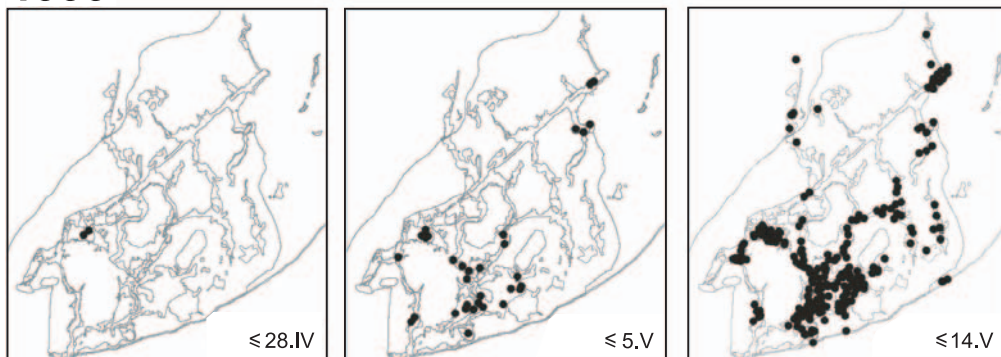
1997



1998



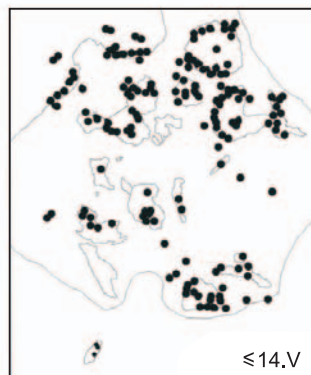
1999



Ryc. 30. Osiedlanie się samców rokitniczek w latach 1997–1999 na powierzchni HT. Jedna kropka odpowiada pojedynczemu stwierdzeniu śpiewającego samca.

Fig. 30. The settlement pattern of sedge warbler males from 1997–1999 in the HT plot. One dot represents a single record of a singing male.

ten był powtarzalny w kolejnych latach, wręcz uderzająco na powierzchni HT (Ryc. 30) warto zwrócić uwagę na tę samą w różnych latach kolejność zajmowania kępy trzciny wysuniętej na zachód powierzchni i głównego rozlewiska), w mniejszym stopniu na powierzchni HM (Ryc. 31). Analiza korelacji między datą osiedlania się samca a stopniem pokrycia wysokimi szuwarami zajmowanego przez niego terenu potwierdza

1999**2000****2001**

Ryc. 31. Osiedlanie się samców rokitniczek w latach 1999–2001 na powierzchni HM. Jedna kropka odpowiada pojedynczemu stwierdzeniu śpiewającego samca.

Fig. 31. The settlement pattern of sedge warbler males from 1997–1999 in the HM plot. One dot represents a single record of a singing male.

Tabela 7. Współczynniki korelacji rang Spearmana (r_s) między datą osiedlania się samca na danej powierzchni badawczej a proporcją wysokiej roślinności szuwarowej na obszarze jego aktywności w tym dniu.

Table 7. Spearman's rang correlation coefficients (r_s) between date of male settlement in given study plot and tall wetland vegetation cover in the area he occupies during his first day after arrival.

Rok	HT		HM	
	N	r_s	N	r_s
1996	44	-0,28 ~	–	–
1997	44	-0,64***	–	–
1998	47	-0,53***	28	-0,64***
1999	25	-0,54**	32	-0,74***
2000	27	-0,43*	36	-0,43**
2001	37	-0,40*	38	-0,51**
2002	31	-0,66***	25	-0,31 ns
2003	18	-0,01 ns	29	-0,18 ns
2004	24	-0,79***	27	-0,13 ns
2005	32	-0,26 ns	36	-0,57***

~ - 0,05 < p < 0,10, * - 0,01 p < 0,05, ** - 0,001 < p < 0,01, *** - p < 0,001

ten wzorzec (Tab. 7). Zależność ta utrzymywała się w różnych klasach wieku samców (Ryc. 32).

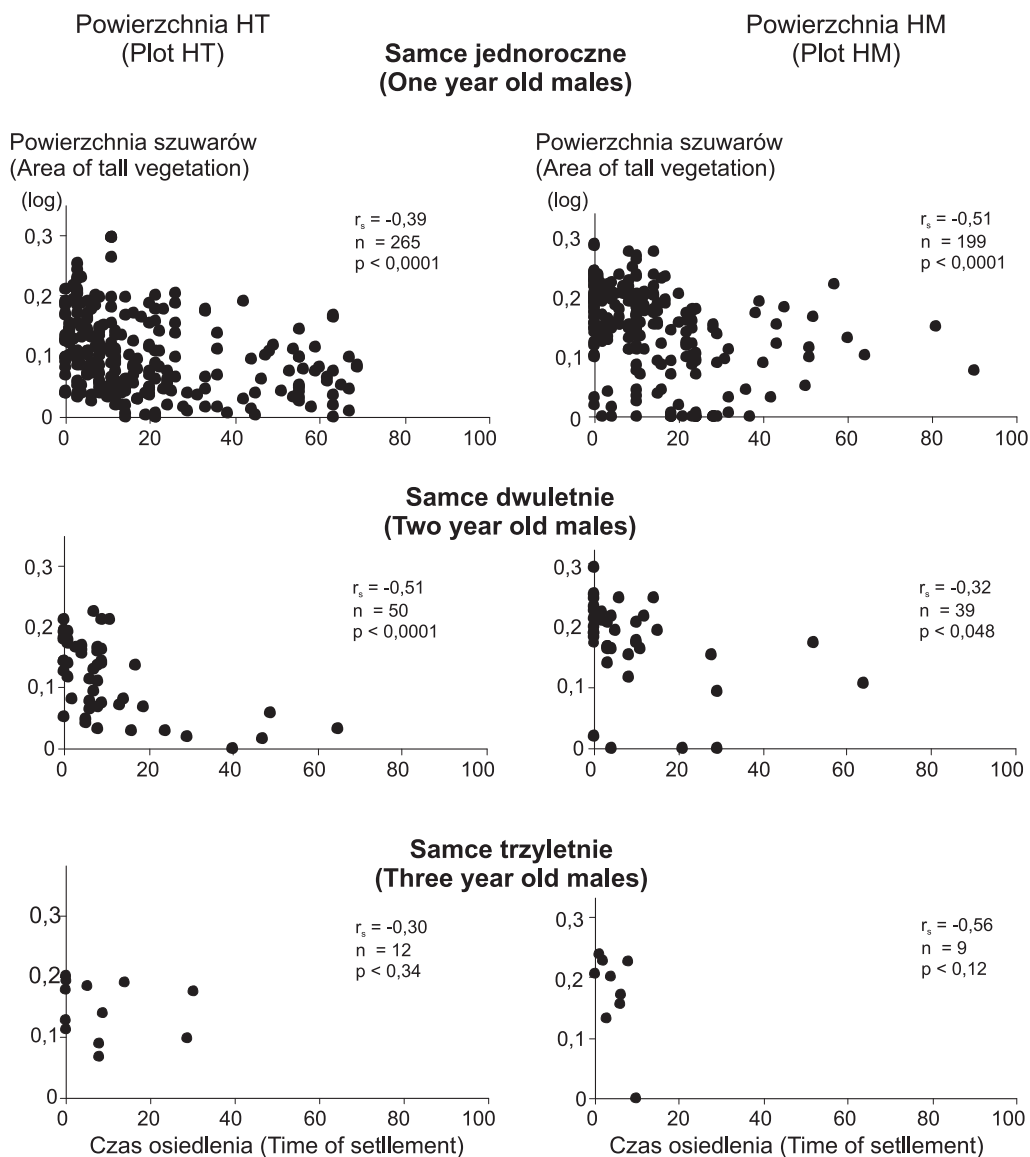
Interesujące jest, że pomimo istnienia wyraźnych różnic między głównymi powierzchniami w zagęszczeniu rokitniczek i ogólnym pokryciu wysokimi szuwarami, stopień pokrycia szuwarami pojedynczych stanowisk rozrodczych nie różnił się istotnie między powierzchniami (ANOVA między powierzchniami z kontrolowanym wpływem roku: $F_{2,338} = 1,74$, $p = 0,19$). Wskazuje to na fakt, że niezależnie od ogólnie ocenianej jakości powierzchni, każdy z samców nie zajmował stanowisk rozrodczych poniżej pewnej jakości, innymi słowy powierzchnie nie różniły się jakością stanowisk, a jedynie liczbą stanowisk akceptowalnych dla samców lub ich zagęszczeniem.

Warto zwrócić uwagę na fakt, że ogólna liczebność samców nie była skorelowana między powierzchniami. Wyjątkiem była powierzchnia SM, na której w badanym okresie liczebność wszystkich samców (lęgowych i niełgowych) była ujemnie skorelowana z analogiczną liczebnością na powierzchni HT ($r_s = -0,72$, $n = 8$, $p = 0,046$). Daty osiedlania się samców wskazują, że powierzchnia SM była powierzchnią złej jakości, zajmowaną w ostatniej kolejności, powinniśmy się zatem spodziewać, że będzie zajmowana tylko przy najwyższej liczebności populacji na lepszych powierzchniach, kiedy brak już tam miejsca. Istnienie tej ujemnej korelacji przeczy temu rozumowaniu.

5.4. Wpływ siedliska na zróżnicowanie dostosowania samców

Kojarzenia

Wyniki analiz sukcesu kojarzeniowego samca wskazują, że powierzchnia szuwarów miała przede wszystkim wpływ na prawdopodobieństwo skojarzenia się z samicą w cią-



Ryc. 32. Zależność między czasem osiedlenia się samca a powierzchnią wysokich szuwarów zajętych przez samce w 3 kolejnych klasach wieku, licząc od jego pierwszego sezonu rozrodczego na danej powierzchni. Osobników obserwowanych przez więcej niż 3 sezony nie analizowano ze względu na niską liczebność próby.

Fig. 32. The relationship between settlement time of males and area of tall wetland vegetation, in territory occupied by them during their first day after arrival in three consecutive age classes, starting from their first record in the study area. Males older than 3 seasons were not included in analysis due to their low number.

gu całego życia (Tab. 8). Wydaje się, że jakość terytorium samca nie miała wpływu na prawdopodobieństwo skojarzenia się poligynicznego. Natomiast w obydwu przypadkach zaznaczał się istotny wpływ długości życia samca.

Tabela 8. Wpływ przeciętnej powierzchni szuwarów w zajmowanym przez samca terytorium na jego sukces kojarzeniowy oraz liczbę wyprowadzanych lęgów. Regresja logistyczna, zmienne objaśniające: powierzchnia obszaru wysokich szuwarów na stanowisku samca oraz długość jego życia, zmienne objaśniane: model 1: liczba samic (od 0 do 5), model 2: 0 – samiec zawsze monogamiczny, 1 – samiec przynajmniej raz w ciągu życia poligyniczny, model 3: 0 – samiec, który ani razu nie wyprowadził drugiego lęgu, 1 – samiec, który przynajmniej raz wyprowadził drugi lęg, samce poligyniczne wykluczone zostały z tej analizy, model 4: 0 – samiec, który nigdy nie wyprowadził drugiego lęgu ani nie był poligyniczny, 1 – samiec, który przynajmniej raz wyprowadził drugi lęg i (lub) był poligyniczny. Wykluczono pierwszy i ostatni sezon badań, dla których dane z całego życia samców są nieznane. ORL – porządkowa regresja logistyczna, LR – regresja logistyczna. Znak estymatorów jest odwrócony.

Table 8. Male's mating success and number of broods per season in relation to tall wetland vegetation area in his territory, controlled for male longevity (lifetime data), analyzed with ordinal logistic regression. Response variables in consecutive models: model no 1: number of females (0-5) in male's lifetime, model 2: 0 – monogamous males, 1 – males at least once polygynous, model 3: 0 – males with no second broods, 1 – males with at least one second brood in lifetime, model 4: 0 – males with no second brood and never mated polygynously, 1 – male with at least one second brood and/or polygynous mating. For each study plot the 1st and the last breeding season were excluded from the analysis because of unknown lifetime data of males. ORL – ordinal logistic regression, LR – logistic regression. The sign of estimates reversed.

Pow. Plot	Mo- del	Zmienna objaśniana Response variable	Zmienne objaśniające Predictors	Test	Estymator	SE	Stat.	N Df	P
HT	1	Sukces kojarzeniowy Mating success	Szuwary	OLR	-2,16	0,88	6,01	193	0,014
			Długość życia		-2,79	0,34	65,2	1,3	<0,001
	2	Kojarzenia poligyniczne Polygynous matings	Szuwary	LR	1,90	2,588	0,54	193	0,463
			Długość życia				9,30	1,3	0,026
	3	Drugie lęgi Second broods	Szuwary	LR	-2,84	1,80	2,47	193	0,116
			Długość życia				3,60	1,3	0,308
	4	Poligynia + drugie lęgi Polygyny + second broods	Szuwary	LR	-1,48	1,49	0,98	193	0,321
			Długość życia				4,35	1,3	0,23
HM	1	Sukces kojarzeniowy Mating success	Szuwary	OLR	-1,21	0,81	2,23	142	0,13
			Długość życia		-2,65	0,39	45,2	1,4	<0,001
	2	Kojarzenia poligyniczne Polygynous matings	Szuwary	LR	8,34	6,46	1,67	142	0,196
			Długość życia				3,89	1,4	0,421
	3	Drugie lęgi Second broods	Szuwary	LR	3,27	2,39	1,87	142	0,172
			Długość życia				3,91	1,4	0,437
	4	Poligynia + drugie lęgi Polygyny + second broods	Szuwary	LR	2,84	1,74	2,66	142	0,103
			Długość życia				4,01	1,4	0,471

Szuwary – Tall wetland vegetation; Długość życia – Longevity

W celach porównawczych wykonano analizę tych samych zależności wyłącznie dla samców „naiwnych”, obecnych pierwszy raz na badanych powierzchniach. Uzyskano analogiczne wyniki (Tab. 9).

Z powyższych analiz wynika zatem, że jakość stanowiska rozrodczego wpływała głównie na częstość kojarzeń monogamicznych, nie miała natomiast wpływu na dodatkowe kojarzenia (poligynia), ani na liczbę wyprowadzanych lęgów.

Tabela 9. Analiza sukcesu kojarzeniowego wykonana dla samców „naiwnych”, wykonana analogicznie jak w tab. 8. Ponieważ wszystkie analizowane samce są z założenia w tym samym wieku, zmienne objaśniane są analizowane tylko w stosunku do jednej zmiennej objaśniającej – powierzchni szuwarów na stanowisku rozrodczym samca. Wszystkie analizy zostały wykonane przy użyciu regresji logistycznej (znak estymatorów odwrócony).

Table 9. The analysis of mating success for “naïve” males, analogous to table 8. Because all analyzed males are assumed to be at the same age, response variable is analyzed only in relation to one predictor – tall wetland vegetation cover in male site. All presented analyses done using logistic regression, the sign of estimates reversed.

Pow.	Model	Zmienna objaśniana	Estymator	SE	Stat.	N	P
HT	1	Sukces kojarzeniowy	-4,38	2,05	4,55	286	0,033
	2	Kojarzenia poligyn.	-7,28	5,80	1,58	159 [#]	0,21
	3	Drugie lęgi	-2,74	2,81	0,95	159 [#]	0,33
	4	Poligynia + drugie lęgi	-2,88	2,81	1,05	159 [#]	0,31
HM	1	Sukces kojarzeniowy	-1,48	0,31	4,53	148	0,033
	2	Kojarzenia poligyn.	-2,14	2,79	0,59	91 [#]	0,44
	3	Drugie lęgi	0,71	0,89	0,63	91 [#]	0,43
	4	Poligynia + drugie lęgi	0,70	0,89	0,62	91 [#]	0,43

– wykluczono samce nieskojarzone

Sukces kojarzeniowy – *Mating success*; Kojarzenia poligyn. – *Polygynous matings*; Drugie lęgi – *Second broods*; Poligynia + drugie lęgi – *Polygyny + second broods*

Sukces gniazdowy

Jak widać z tabeli 8 i 9, liczba wyprowadzanych lęgów drugich nie wykazywała powiązania z powierzchnią szuwarów. Podobnie, ani płodność samicy (wielkość zniesienia), ani proporcja wykluwających się piskląt, czy proporcja piskląt przeżywających do wylotu z gniazda również nie wykazywała związków z powierzchnią szuwarów (Tab. 10).

Tabela 10. Współczynniki korelacji rang Spearmana między wskaźnikami sukcesu gniazdowego samca (średnia liczba jaj w próbie lęgowej w ciągu całego życia samca, średnia proporcja wyklutych piskląt i średnia proporcja młodych przeżywających do 8. dnia życia), a średnim pokryciem wysokimi szuwarami jego terytorium w ciągu jego życia. Wykluczono lęgi z zerowym sukcesem, gdyż będą analizowane jako podlegające drapieżnictwu.

Table 10. Spearman's rank correlation coefficients between indices of male's nesting success (mean clutch size per breeding attempt in male lifetime, mean proportion of hatched young, and mean proportion of fledglings) in relation to mean coverage by tall wetland vegetation of male's site. Broods with zero success have been excluded from the analysis, because they will be analyzed separately in breeding failure analysis.

		HT	HM
N jaj w lęgu <i>N of eggs per brood</i>	r_s	0,01	-0,17
	N	103	70
	P	0,89	0,15
% wyklutych (<i>hatched</i>)	r_s	0,06	0,02
	N	86	61
	P	0,57	0,87
% wylotów (<i>fledglings</i>)		HT	HM
	r_s	-0,08	-0,10
	N	80	55
	P	0,45	0,36

Straty lęgów

Liczba lęgów utraconych przez samca w ciągu życia nie wykazywała istotnego związku z pokryciem roślinnością szuwarową (Tab. 11), a jedynie oczywisty związek z długością życia samca – im samiec dłużej żył, tym większa była liczba utraconych przez niego lęgów.

Tabela 11. Wpływ pokrycia stanowiska rozrodczego samca roślinnością szuwarową przy kontrolowanym wpływie długości życia samca (zmienne objaśniające) na utratę lęgu (zmienna objaśniana: liczba porządkowa odpowiadająca liczbie utraconych lęgów w ciągu życia). Samce, które w ciągu życia wyprowadziły wszystkie lęgi miały wartość 0 (brak strat). Związek ten był badany porządkową regresją logistyczną; znak estymatora odwrócony.

Table 11. The influence of tall wetland vegetation coverage of male site and male's lifetime (predictors) on breeding failure (ordinal response variable: number of broods lost during male's lifetime). Zero value was attributed to males, which were successful during all seasons of their life. Ordinal logistic regression, estimate sign reversed.

Powierzchnia <i>Plot</i>	Zmienne objaśniające <i>Predictors</i>	Estymator	SE	χ^2	N	P
HT	Szuwary	1,18	1,27	0,87	99	0,35
	Długość życia	-1,07	0,27	16,41		<0,0001
HM	Szuwary	-0,18	1,00	0,03	92	0,86
	Długość życia	-0,90	0,23	15,21		<0,0001

Szuwary – *Tall wetland vegetation*; Długość życia – *Longevity*

Rekrutacja młodych

Rekrutacja młodych do lokalnej populacji w następnym sezonie lęgowym pokazywała bardzo jednoznaczny związek między liczbą młodych rekrutujących się ze stanowiska rozrodczego danego samca a pokryciem tego stanowiska przez wysoką roślinność szuwarową (Tab. 12, chociaż wyniki dla samców „naiwnych” pozostają nieistotne – Tab. 13).

Tabela 12. Wpływ pokrycia terytorium samca roślinnością szuwarową (zmienne objaśniające: powierzchnia szuwarów oraz długość życia samca) na lokalną rekrutację młodych pochodzących z terytoriów samca (zmienna objaśniana: 0 – brak rekrutów, 1, 2, 3 – liczba osobników rekrutujących się w następnym sezonie do lokalnej populacji rozrodczej). Regresja logistyczna porządkowa dla dwu modeli: 1 – dla wszystkich samców, 2 – dla samców przynajmniej raz w życiu skojarzonych, których samice zniosły lęgi. Związek ten był badany porządkową regresją logistyczną; znak estymatora odwrócony.

Table 12. The influence of tall wetland vegetation coverage of male site and male's lifetime (predictors) on number of local recruits descending from his territories (ordinal response variable: number of recruits raised during male's lifetime). Data were analyzed in two model types: for all males and for only mated males, which females lied clutches. Ordinal logistic regression, estimate sign reversed.

Pow. <i>Plot</i>	Zmienna objaśniana <i>Response variable</i>	Zmienne objaśniająca <i>Predictors</i>	Estymator	SE	χ^2	N	P
1	2	3	4	5	6	7	8
HT	Wszystkie samce	Szuwary	-4,04	1,50	7,20	193	0,007
		Długość życia	-0,79	0,25	9,81		0,002
	Skojarzone	Szuwary	-3,63	1,71	4,49	84	0,034
		Długość życia	-0,29	0,27	1,21		0,271

1	2	3	4	5	6	7	8
HM	Wszystkie samce	Szuwary	-2,19	1,89	1,34	142	0,247
		Długość życia	-0,47	0,30	2,44		0,118
	Skojarzone	Szuwary	-2,70	2,04	1,75	61	0,186
		Długość życia	-0,03	0,31	0,01		0,930

Wszystkie samce – *All males*; Skojarzone – *Mated*; Szuwary – *Tall wetland vegetation*; Długość życia – *Longevity*

Tabela 13. Analiza wpływu pokrycia szuwarami terytorium samca na rekrutację jego młodych do lokalnej populacji lęgowej – analiza analogiczna jak w tabeli 12, wykonana dla samców „naiwnych”.

Table 13. The influence of tall wetland vegetation coverage of male breeding station (predictor) on number of local recruits descending from his territories (ordinal response variable: number of recruits raised during male's lifetime). Data were analyzed in analogous way as in table 12, but only for “naïve” males.

Rekrutacja <i>Recruitment</i>	Zmienna objaśniana <i>Response variable</i>	Zmienna objaśniająca <i>Predictors</i>	Estymator	SE	χ^2	N	P
HT	Wszystkie samce	Szuwary	-7,0	5,26	1,78	61	0,18
HM	Wszystkie samce	Szuwary	-1,73	1,69	1,04	42	0,31

Wszystkie samce – *All males*; Szuwary – *Tall wetland vegetation*

W oczywisty sposób zmienna ta zależała również od długości życia samca, bowiem im samiec dłużej żył, tym większa była liczba wyprowadzonych przez niego młodych i wyższe prawdopodobieństwo lokalnej rekrutacji któregoś z nich (większe prawdopodobieństwo rekrutacji młodych powinno występować również u starszych samców). Wpływ szuwarów na prawdopodobieństwo rekrutacji nie był związany wyłącznie z kojarzeniami, bowiem w obrębie grupy skojarzonych samców zależność ta również się utrzymała.

Prawdopodobieństwo przeżycia samca

Interesujące jest pytanie, czy wysoka jakość preferowanego stanowiska rozrodczego, wyrażona pokryciem wysokimi szuwarami, ma pozytywny wpływ na prawdopodobieństwo przeżycia samca do następnego sezonu. Takiego związku nie znaleziono (Tab. 14).

Tabela 14. Związek względnej powierzchni wysokich szuwarów pokrywających stanowisko rozrodcze samca (zmienna objaśniająca) z prawdopodobieństwem jego przeżycia do następnego sezonu (zmienna objaśniana: 0 – nie przeżył, 1 – przeżył), badany przy użyciu regresji logistycznej, osobno dla każdej klasy wieku samca (1–3). Ptaków starszych niż trzyletnie nie analizowano ze względu na niską liczebność próby.

Table 14. The influence of tall wetland vegetation coverage of male site (predictor) on probability of his survival till the next season (binary response variable: 0 – not survived, 1 – survived), separately for males' age classes (1–3). Logistic regression, estimate sign reversed.

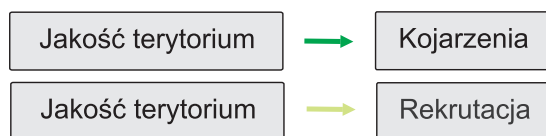
Powierzchnia <i>Plot</i>	Wiek <i>Year</i>	B	SE	Statystyka Walda	N	P
HT	1	0,12	0,74	0,02	265	0,875
	2	-1,54	1,73	0,79	50	0,373
	3	11,6	8,72	1,77	12	0,183
HM	1	0,24	0,72	0,11	199	0,737
	2	1,59	1,70	0,88	39	0,349
	3	-7,76	5,97	1,69	9	0,194

Model wpływu wyboru siedliska na dostosowanie

Na homogenicznej powierzchni HM wpływ jakości stanowiska rozrodczego na dostosowanie samca zaznaczał się słabo. Z tego względu dalsze analizy ograniczę do powierzchni HT (choć przedstawię dokumentację analiz statystycznych również dla powierzchni HM).

Na powierzchni HT wpływ jakości stanowiska rozrodczego na dostosowanie samca zaznaczał się najsilniej dla epizodów doboru związanych z kojarzeniami i przeżywalnością młodych do rozrodu (rekrutacją). Epizody te należały do zmiennych w najwyższym stopniu różnicujących dostosowanie samców. Epizody doboru występujące w okresie gniazdowym nie wykazywały istotnych związków z siedliskiem i nie powodowały również tak wysokiego zróżnicowania, jak kojarzenia i rekrutacja.

Mamy zatem wykazane dwie podstawowe relacje między siedliskiem a dostosowaniem (Ryc. 33):



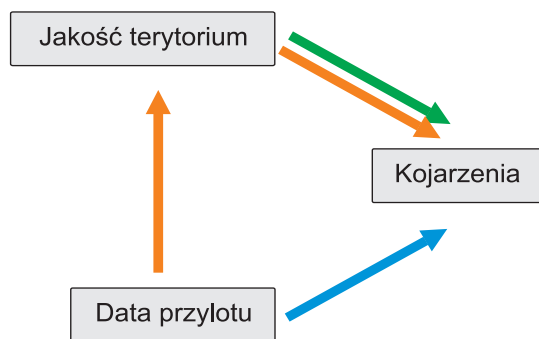
Ryc. 33. Wyjściowe relacje do badania mechanizmu wpływu jakości terytorium na dostosowanie samca: relacja 1 – statystycznie istotny wpływ powierzchni szuwarów na prawdopodobieństwo skojarzenia się samca (tab. 8 i 9), relacja 2 – statystycznie istotny wpływ powierzchni wysokich szuwarów na rekrutację młodych (Tab. 12).

Fig. 33. The basic relationships for studying the mechanism of influence of territory quality on male fitness: relation 1 – statistically significant relationship between tall wetland vegetation and mating success of the male (tab. 8 and 9); relation 2 – statistically significant relationship between tall wetland vegetation and local recruitment of young birds (Tab. 12).

Pierwszym epizodem, w którym różnicowało się dostosowanie samców, były kojarzenia. Jak wynika z Ryc. 32, samce przylatujące wcześniej zajmują stanowiska lęgowe o wyższym stopniu pokrycia wysokimi szuwarami. Można oczekiwać, że samce przylatujące wcześniej będą samcami o wyższej jakości osobniczej (np. starszymi, Ryc. 23, patrz także Møller i in. 2004). Nie jest zatem pewne, czy wyższy sukces kojarzeniowy niektórych samców wynika z faktu, że:

- zajęły lepsze terytoria, niezależnie od daty przylotu (Ryc. 34: ścieżka zielona),

Ryc. 34. Relacje między jakością terytorium, datą przylotu a sukcesem kojarzeń samca: sukces kojarzeń może zależeć bezpośrednio od jakości terytorium zajętego przez samca (ścieżka zielona), może zależeć bezpośrednio od jakości osobniczej samca (ścieżka niebieska), może być również pośrednią konsekwencją skorelowania daty przylotu samca z jakością stanowiska rozrodczego (ścieżka pomarańczowa).



bepośrednio od jakości osobniczej samca (ścieżka niebieska), może być również pośrednią konsekwencją skorelowania daty przylotu samca z jakością stanowiska rozrodczego (ścieżka pomarańczowa).

Fig. 34. Relationships between territory quality, male settlement date and his mating success: mating success may depend directly on a male's territory quality (green path), it may also depend directly on male individual quality (arrival date, blue path), and it may be an indirect consequence of a correlation between male settlement date and territory quality (orange path).

- zajęły lepsze terytoria, bo przyleciały wcześniej (Ryc. 34: ścieżka pomarańczowa),
- ich jakość osobnicza była wyższa niż pozostałych samców i ma to bezpośredni wpływ na ich sukces kojarzeniowy, niezależnie od jakości terytorium (Ryc. 34: ścieżka niebieska).

Możliwe jest również występowanie wszystkich zakładanych zależności.

Jeżeli zatem zbadamy w modelu regresji logistycznej zależność sukcesu kojarzeń samca od jakości terytorium przy kontrolowanej dacie przylotu i odwrotnie, to jeżeli sukces kojarzeniowy zależał tylko od terytorium, nie będzie wykazywał związku z datą przylotu (ścieżka zielona, Ryc. 34). Hipotetyczny brak związku z jakością terytorium, przy istotnym związku z datą przylotu sugerowałby, że mechanizm kojarzeń jest oparty tylko na jakości samca (ścieżka niebieska, Ryc. 34).

Analiza tego rodzaju modelu zarówno w odniesieniu do samców „naiwnych” (w pierwszym roku, Tab. 15, model 1), jak i w stosunku do danych całozyciowych wyka-

Tabela 15. Modele wpływu jakości terytorium na dostosowanie osobnika w jego pierwszym sezonie życia (wyrażone liczbą młodych rekrutujących się do populacji rozrodczej). Dla zachowania porównywalności analizowanych danych z danymi całozyciowymi wykluczono pierwszy i ostatni rok dla obu powierzchni; analiza modeli wykonana przy użyciu porządkowej regresji logistycznej (kierunki zależności w estymatorach odwrócone). Zmienna objaśniana: model 1 – sukces kojarzeniowy w pierwszym sezonie lęgowym samca (wartości zmiennej objaśnianej: 0, 1); model 2 – sukces rekrutacji młodych wyprowadzonych w pierwszym sezonie lęgowym samca – uwzględniono wszystkie samce (0, 1, 2); model 3 – sukces rekrutacji młodych wyprowadzonych w pierwszym sezonie życia – uwzględniono tylko samce skojarzone (0, 1, 2).

Table 15. Models of influence of territory quality on “naïve” male fitness, expressed as the number of young recruiting to breeding population. In order to secure comparativeness with lifetime data (tab. 16), the analysis was done for the same set of males (without first and the last season of study in both areas). Ordinal logistic regression, the signs of estimates reversed. Response variables in the following models were: model 1 – mating success (0 or 1) of naïve male; model 2 – recruitment success (0, 1, 2) of naïve males, all males analyzed; model 3 – recruitment success (0, 1, 2) of naïve males, only mated males analyzed.

	Model – zmienna objaśniana (R^2) <i>Model – response variable</i>	Zmienne objaśniające <i>Predictors</i>	Esty- mator	SE	χ^2	N	P
HT	1 – kojarzenia/mating (0,10)	Szuwary	-1,37	3,17	0,19	163	0,66
		Data przylotu	0,63	0,15	16,3		<0,0001
	2 – rekrutacja/recruitment (0,12)	Szuwary	-13,5	5,67	5,69	163	0,017
		Data przylotu	0,30	0,27	1,22		0,27
	3 – rekrutacja/recruitment (0,10)	Szuwary	-13,9	7,02	3,95	44	0,047
		Data przylotu	0,10	0,45	0,05		0,82
HM	1 – kojarzenia/mating (0,02)	Szuwary	-3,02	2,80	1,17	123	0,28
		Data przylotu	-0,02	0,17	0,02		0,90
	2 – rekrutacja/recruitment (0,01)	Szuwary	-4,34	6,61	0,43	123	0,51
		Data przylotu	0,04	0,36	0,01		0,92
	3 – rekrutacja/recruitment (0,02)	Szuwary	-4,82	7,02	0,47	35	0,49
		Data przylotu	0,04	0,30	0,02		0,88

Szuwary – Tall wetland vegetation; Data przylotu – Settlement date

zuje (Tab. 16, model 1), że sukces kojarzeń zależał wyłącznie od daty przylotu. Zatem możemy uznać, że stwierdzona relacja między sukcesem kojarzeń a jakością siedliska jest tylko konsekwencją istniejącej relacji między jakością samca (odzwierciedlaną jego datą przylotu, Møller i in. 2004), a jakością terytorium (pierwszy etap ścieżki pomarańczowej). Analiza analogicznego modelu wykonanego z użyciem danych całozyciowych wskazuje, że im samiec dłużej żył, tym miał większą szansę skojarzenia, nawet przy kontrolowanym wpływie długości życia i jakości terytorium i tak data przylotu miała w kojarzeniach znaczenie przeważające (Tab. 16, model 1).

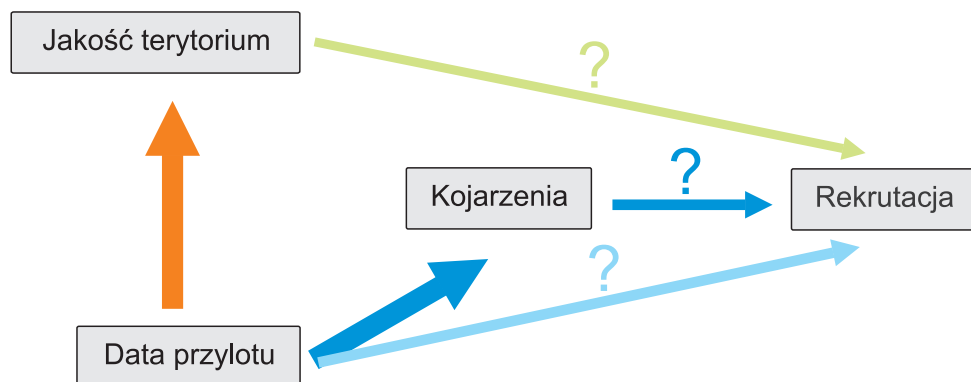
Tabela 16. Modele objaśniające mechanizm wpływu wyboru siedliska na całozyciowe dostosowanie osobnika (wyrażone liczbą młodych rekrutujących się do populacji rozrodowej w ciągu całego życia osobnika) z wykluczeniem pierwszego i ostatniego sezonu dla obu powierzchni. Porządkowa regresja logistyczna (kierunki zależności w estymatorach odwrócone): model 1 – liczba samic, z którymi samiec skojarzył się w ciągu życia; model 2 – liczba rekrutów wyprowadzonych przez samce w ciągu całego życia (analizowano wszystkie samce); model 3 – liczba rekrutów wyprowadzonych tylko przez skojarzone samce (te, które skojarzyły się przynajmniej z jedną samicą w ciągu życia).

Table 16. Models of influence of territory quality on lifetime fitness of males, expressed as the number of young recruiting to breeding population during the whole lifetime of the male. Data from 2005 for both study plots, and 1996 for HT and 1998 for HM, were excluded from analysis due to lack of knowledge on their previous or subsequent success. Ordinal logistic regression, the signs of estimates reversed. Response variables in the following models were: model 1 – number of females which male mated during lifetime; model 2 – number of recruits raised by male during lifetime, all males analyzed; model 3 – number of recruits raised by male during lifetime, analyzed only mated males (those which mated at least with one female during lifetime).

	Model – zmienna objaśniana (R ²) <i>Model – response variable</i>	Zmienne objaśniające <i>Predictors</i>	Esty- mator	SE	χ ²	N	P
HT	1 – kojarzenia/ <i>miting</i> (0,30)	Szuwary	–0,80	0,96	0,70		0,402
		Data przylotu	0,04	0,01	18,0	193	<0,0001
		Długość życia	–2,85	0,35	65		<0,0001
	2 – rekrutacja/ <i>recruitment</i> (0,16)	Szuwary	–2,57	1,66	2,41		0,121
		Data przylotu	0,07	0,03	4,53	193	0,033
		Długość życia	–0,77	0,27	8,26		0,004
	3 – rekrutacja/ <i>recruitment</i> (0,07)	Szuwary	–2,99	1,77	2,84		0,092
		Data przylotu	0,05	0,03	1,89	84	0,169
		Długość życia	–0,35	0,28	1,59		0,207
HM	1 – kojarzenia/ <i>miting</i> (0,44)	Szuwary	–0,97	0,86	1,29		0,255
		Data przylotu	0,01	0,01	0,78	142	0,378
		Długość życia	–2,65	0,39	44,9		<0,0001
	2 – rekrutacja/ <i>recruitment</i> (0,06)	Szuwary	–1,56	2,03	0,59		0,442
		Data przylotu	0,04	0,05	0,60	142	0,438
		Długość życia	–0,45	0,30	2,30		0,129
	3 – rekrutacja/ <i>recruitment</i> (0,05)	Szuwary	–2,21	2,06	1,15		0,283
		Data przylotu	0,031	0,04	0,59	61	0,443
		Długość życia	0,007	0,32	0,00		0,982

Szuwary – *Tall wetland vegetation*; Data przylotu – *Settlement date*; Długość życia – *Longevity*

Drugim epizodem, która najsilniej różnicował dostosowanie samców, była rekrutacja młodych. Występuje tutaj pewna trudność logiczna, mianowicie model, który się wyłania z dotychczasowych analiz powinien wyglądać następująco (Ryc. 35):

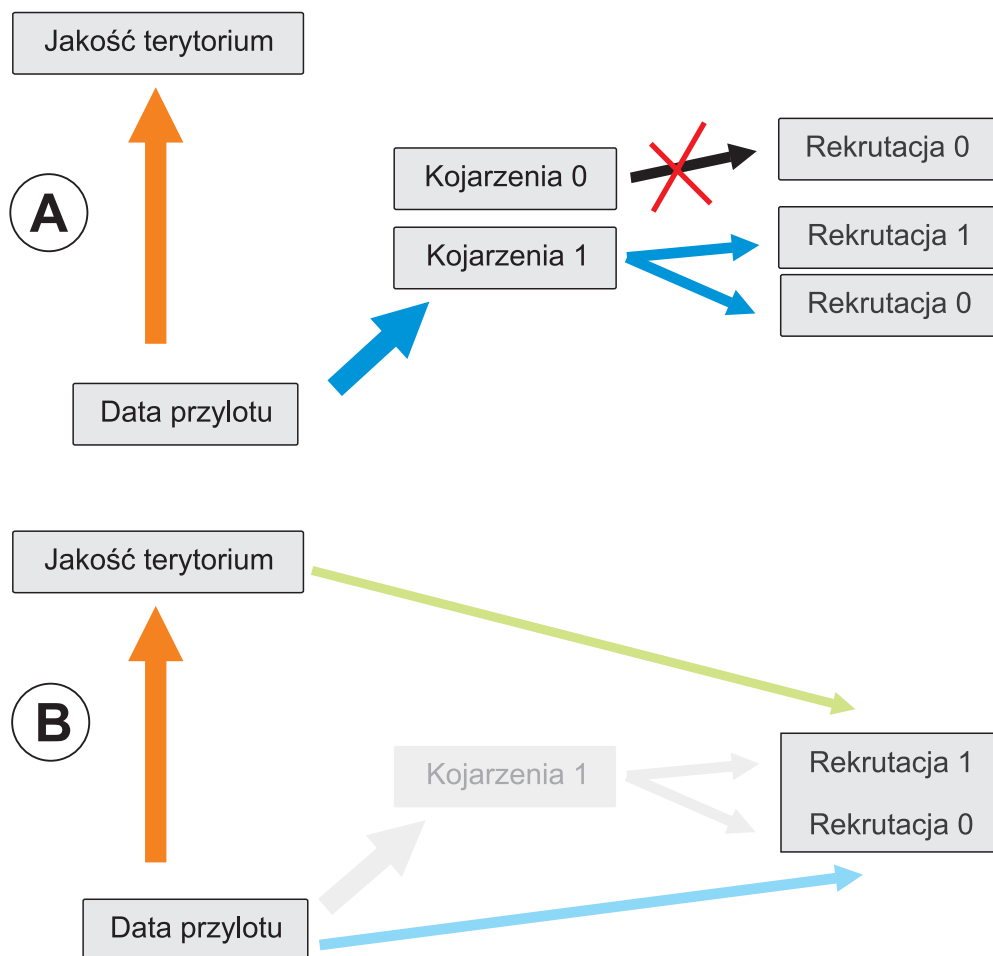


Ryc. 35. Oczekiwany model zależności między czynnikami determinującymi ostateczne dostosowanie samca rokitniczki (rekrutacja młodych). Stwierdzono mocne i istotne statystycznie relacje (grube strzałki) między datą przylotu a sukcesem kojarzeniowym (Tab. 15, 16), jak również między datą przylotu a jakością terytorium (Tab. 7). Natomiast jakość terytorium nie ma bezpośredniego wpływu na kojarzenia. Powstaje pytanie o ostateczny model wpływu analizowanych czynników na rekrutację.

Fig. 35. The expected model of relationships between factors determining the final fitness of the sedge warbler male in terms of young recruitment. Strong and statistically significant relationships (bold arrows) were found between the settlement date and mating success (Tab. 15, 16). Strong relationships were also found between the settlement date and territory quality (Tab. 7). However, territory quality did not show direct relationships with mating. The main relationships have separate directions, which raise questions about the final model of influence of analyzed factors on young recruitment.

Wiemy już, że o sukcesie kojarzeń decydowała data przylotu. Nie wiemy, dlaczego samce przylatujące wcześniej zajmowały większe płaty trzcin. Można przypuszczać, że robiły tak dlatego, gdyż ma to wpływ na przeżywalność młodych do rozrodu (jasnozielona ścieżka na Ryc. 35). Można również oczekiwać, że jakość samca (wiek, kondycja), opisana wczesną datą przylotu, mogła bezpośrednio przekładać się na jakość wychowywania młodych, a więc i przeżywalność rekrutów (jasnoniebieska ścieżka na Ryc. 35). Wydawałoby się, że oczywisty jest wpływ kojarzeń na rekrutację. Jednak tutaj napotykamy dość skomplikowaną sytuację, gdy analizujemy wydawałoby się oczywisty związek (skojarzony ma rekruty, nieskojarzony nie ma rekrutów). Mianowicie kojarzenia tak naprawdę nie wywierają wpływu na rekrutację, bowiem żaden ptak, który nie jest skojarzony nie może mieć rekrutów (Ryc. 36), zatem żadna ze zmiennych objaśniających nie może mieć wpływu na rekrutację poprzez nieskojarzone samce, bowiem z definicji nie mają one potomstwa. Skojarzenie się jest więc równoznaczne z uzyskaniem potencjalnej możliwości posiadania rekrutów, co z kolei jest już uzależnione bezpośrednio od czynników objaśniających model: daty przylotu samca i jakości terytorium.

Zatem sukces rekrutacji nie wymaga badania kojarzeń, bowiem z definicji może być badany tylko u samców skojarzonych. Tak więc badanie zależności rekrutacji od daty przylotu samca i jakości terytorium upraszcza się, jak przy redukcji zmiennych w równaniu matematycznym. Dzięki temu, wpływ zmiennych objaśniających na rekrutację możemy badać bezpośrednio, bowiem kojarzenia nie wprowadzają do tego związku żad-



Ryc. 36. Schematy analizy czynników wpływających na rekrutację z pominięciem kojarzeń: chociaż stwierdzono wpływ daty przylotu na sukces kojarzeń, to z definicji rekrutację można badać tylko w odniesieniu do skojarzonych osobników, bowiem osobniki nieskojarzone w żaden sposób nie mogą mieć rekrutów, nie można więc badać wpływu żadnych czynników ekologicznych na tę ścieżkę. Schemat A objaśnia logikę redukcji zmiennej „kojarzenia”, schemat B pokazuje ostateczny model powstający na skutek redukcji zmiennej „kojarzenia”.

Fig. 36. The scheme of analysis of factors influencing recruitment of the young with rationale standing, behind excluding the influence of mating: factors influencing recruitment related to territory or arrival date, can be studied only in mated males, because in unmated males no factors influencing recruitment should be studied as unmated males cannot influence recruitment in any way, and their path has ceased during mating (A). As a result, the recruitment should be analyzed only for mated males, directly in relation to territory quality and arrival date (B).

nej zmienności, wartość zmiennej „kojarzenia” mająca wpływ na rekrutację jest stała i równa „1”.

Względny wpływ czynników objaśniających rekrutację bezpośrednio i pośrednio poprzez kojarzenia możemy wykazać robiąc dwa porównania:

– w pierwszym analizujemy dla wszystkich samców, skojarzonych i nieskojarzonych, związek liczby rekrutów z jakością terytorium i datą przylotu samca; analiza ta uwzględnia kojarzenia jako zmienną ukrytą, która powinna spowodować, że rekrutacja będzie

zależała głównie od daty przylotu, bowiem tylko samce skojarzone (więc przylatujące najwcześniej) mają rekrutujące się potomstwo. Zmienność powodowana przez kojarzenia jest zerojedynkowa, dotyczy połowy samców przy dwukrotnie większej próbie niż w drugim porównaniu, więc jej wpływ na zmienną objaśnianą powinien być bardzo silny;

– w drugim bierzemy do analizy tylko samce skojarzone – w tym wypadku rekrutacja może podlegać tylko czynnikom oddziaływującym po kojarzeniach. Zmienność jest również w zasadzie zerojedynkowa, jednak związek powinien być trudniejszy do wykazania, ze względu na w przybliżeniu dwukrotnie mniejszą liczebność próby niż w poprzedniej analizie (brak samców nieskojarzonych).

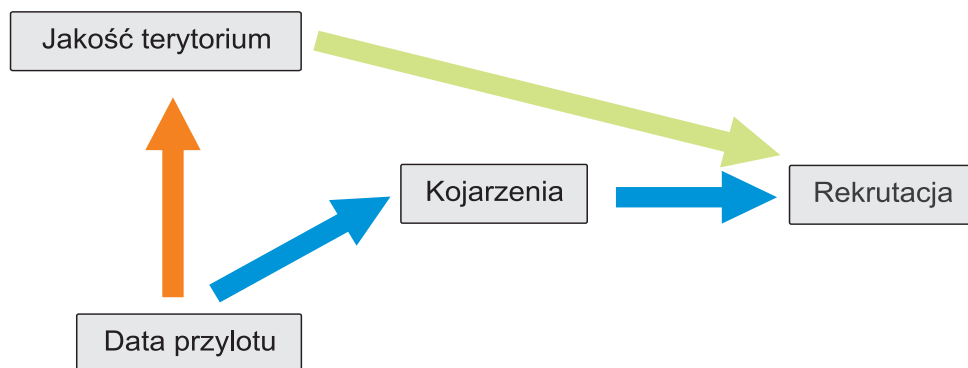
Jeżeli ostateczny sukces rozrodczy samców kształtowały kojarzenia, to znajdziemy istotne statystycznie zależności w pierwszym porównaniu, brak będzie istotnych zależności w drugim porównaniu (sukces kojarzeniowy nie będzie miał tam już wpływu na rekrutację). Jeżeli w drugim porównaniu znajdziemy istotny związek z datą przylotu, będzie to znaczyło, że rekrutację kształtuje jakość samca również bezpośrednio, obok wpływu przez kojarzenia. Jeżeli znajdziemy istotny związek z jakością terytorium, będzie to oznaczało, że jakość ta oddziałuje na rekrutację bezpośrednio. Wyniki analiz przedstawiają tabele 15 i 16.

Analiza sukcesu kojarzeniowego nie pozostawia żadnych wątpliwości – zarówno w przypadku analizy jednorodnej wiekowo grupy młodych samców („naiwnych”), jak i z analizy danych całorocznym jednoznacznie wynika, że sukces kojarzeniowy samca pozostaje w ścisłym związku z datą jego osiedlenia się. Sukces rekrutacji jego młodych jednoznacznie zależy od jakości terytorium w analizie samców „naiwnych”, a w przypadku analizy danych całorocznym wykazuje związek bliski statystycznej istotności.

Wyniki te można interpretować w sposób następujący (Ryc. 37): główną ścieżką różnicowania sukcesu rozrodczego samca są kojarzenia. Wybieranie przez samice terytoriów w większej części porośniętych wysokimi szuwarami jest konsekwencją wcześniejszego zajęcia ich przez samce – jest więc cechą skorelowaną, oddziałującą na kojarzenia dzięki korelacji daty przylotu z kojarzeniami. Analiza wpływu dwóch cech objaśniających na rekrutację młodych w obrębie par skojarzonych, wskazuje na bezpośrednie oddziaływanie jakości terytorium na rekrutację młodych. Ten związek tłumaczy, dlaczego samce tuż po przylocie zajmują przede wszystkim obszary o wyższym stopniu pokrycia wysokimi szuwarami.

Ciekawe jest, dlaczego w modelu dotyczącym rekrutacji wykonanym dla danych całorocznym wszystkich samców istotny wpływ na rekrutację wywiera data przylotu, zmienna związana z kojarzeniami, podczas gdy w modelu wykonanym dla jednorodnej grupy młodych samców uwidacznia się o wiele silniejszy wpływ jakości terytorium. Wydaje się to wskazywać, że sukces rekrutacji młodych w analizie całorocznej jest silniej różnicowany przez sukces kojarzeń niż przez sukces wynikający z jakości terytorium.

Oczywiście tego rodzaju analiza napotyka na wiele trudności metodycznych związanych ze stosowaniem aparatu statystycznego, stopniem generalizowania danych i kontrolowaniem wpływu różnych zmiennych nie uwzględnionych w modelach – może zatem być traktowana tylko z ograniczonym zaufaniem. Najlepszą procedurą weryfikującą tego rodzaju modele jest albo analiza ścieżkowa (Shipley 1997) albo analiza przy użyciu wskaźników wyprowadzonych z teorii informacji (AIC, Johnson i Omland 2004). W naszym przypadku analizy ścieżkowej nie można użyć ze względu na porządkowy charakter zmiennych



Ryc. 37. Ostateczny model zależności między datą przylotu, jakością terytorium a sukcesem kojarzeniowym i rekrutacją młodych w badanej populacji rokitniczki. Jak sugerują wyniki analiz statystycznych, sukces reprodukcyjny samców najpierw różnicuje się silnie na etapie kojarzeń, gdzie głównym czynnikiem regulującym dostosowanie samca jest data jego przylotu, odzwierciedlająca głównie jakość osobniczą, natomiast drugim etapem różnicowania dostosowania jest przeżywalność młodych do rozrodu, na co wpływ ma jakość terytorium, wyrażona powierzchnią pokrytą wysokimi szuwarami,

Fig. 37. The final model of relationships between settlement date, territory quality, mating success and recruitment in the studied population. The reproductive success of males differentiates at first during mating, where the main factor at play is the settlement date, reflecting the mainly individual quality of males. The other stage of fitness differentiation is the survival of the young to reproduction, which is influenced by territory quality (area covered by tall wetland vegetation).

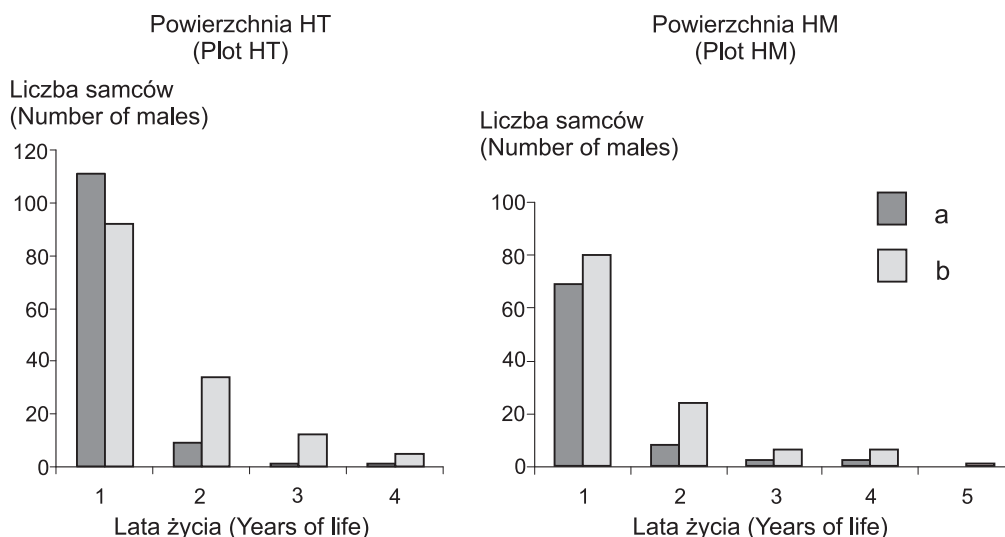
objaśnianych. Z kolei użycie metod weryfikacji modeli opartych na teorii informacji wyklucza „sieciowy” przebieg zależności, na trzech poziomach (poziom pierwszy: zmienne objaśniające; poziom drugi: kojarzenia; poziom trzeci: rekrutacja, dla której zmiennymi objaśniającymi są zarówno kojarzenia, jak i jakość terytorium oraz data przylotu).

5.5. Strategia uzyskiwania terytorium

Samce niełęgowe

Samce niełęgowe trudno uznać za samce przelotne, albowiem część z nich pojawiała się ponownie w następnych latach i pozostawała na badanych powierzchniach, w większości podejmując udane próby lęgowe. Ze 115 samców niełégowych na powierzchni HT w pierwszym sezonie lęgowym, w następnym roku powróciło 9 (7%), z czego tylko 3 ponownie nie uzyskało kojarzeń, a 5 skojarzyło się z samicą. W trzecim i czwartym sezonie życia powrócił tylko jeden samiec, za każdym razem kojarząc się z samicą. Na powierzchni HM spośród 69 niełégowych samców w następnym roku powróciło 8 (12%), z czego 2 nie uzyskały kojarzeń. W trzecim i czwartym sezonie powróciły po dwa samce, za każdym razem kojarząc się z samicą. Trzeba jednak podkreślić, że samce niełęgowe mają wyraźnie niższą powracalność na badany teren w porównaniu do samców lęgowych (Ryc. 38).

Sukces kojarzeniowy stanowi podstawowe kryterium lęgowego statusu samców. Jeżeli jako wskaźnik sukcesu kojarzeniowego i tym samym jakości samca przyjąć liczbę samic, z którymi samiec kojarzy się w ciągu życia (przy kontrolowanym wpływie jego długości), to jak wykazano już (Tab. 8 i 9), data przylotu miała znaczny wpływ na sukces kojarzeniowy samców na powierzchni HT, podczas gdy na powierzchni HM wpływ ten



Ryc. 38. Różnice w powracalności samców w zależności od ich statusu kojarzeniowego w pierwszym sezonie ich życia, na powierzchni HM i HT. Rozkład długości życia samców, stwierdzonych po raz pierwszy na badanym terenie jako nielegowe jest istotnie różny od rozkładu samców, które w pierwszym sezonie odniosły sukces kojarzeniowy (G test: HT: Chi sq. = 29,5, $p < 0,0001$; HM: Chi sq. = 8,17, $p = 0,085$).

Fig. 38. The differences in return frequency of “naïve” males in relation to their breeding status, on HT and HM plots. The distribution of males, which were recorded for the first time in study plots as non-breeding, is significantly different from the distribution of males, which mated at once in their first breeding season (G test: HT: Chi sq. = 29.5, $p < 0.0001$; HM: Chi sq. = 8.17, $p = 0.085$).

był znacznie mniej wyraźny. Jeżeli chodzi o różnice w dacie osiedlania się (Tab. 17), to na powierzchni HT samce, którym w ciągu całego życia nie udało się podjąć próby lęgowej, pojawiały się na wiosnę przeciętnie 10 dni później niż te, którym udało się przynajmniej raz skojarzyć z samicą. Na powierzchni HM samce nielegowe pojawiały się przeciętnie tylko 3 dni później od samców lęgowych.

Poza datą przylotu, samce różniące się statusem kojarzeniowym różniły się również zróżnicowaniem śpiewu. O ile jednak samce poligyniczne zdecydowanie różniły się większym zróżnicowaniem śpiewu od pozostałych, o tyle samce nielegowe i samce kojarzące się tylko z jedną partnerką nie różniły się pod tym względem w sposób statystycznie istotny (Tab. 18). Jeżeli za wskaźnik jakości osobniczej samca przyjąć wymiary ciała, to ta grupa cech nie wykazywała jakichkolwiek różnic między samcami lęgowymi i nielegowymi (Tab. 17).

Samce lęgowe w największej liczbie pojawiały się na terenach lęgowych i obejmowały terytoria głównie na początku okresu rozrodu, po czym ich liczba stopniowo spadała. W zasadzie można przyjąć, że po upływie miesiąca od przylotu pierwszego samca, inne samce pojawiające się na terenie badań nie były w stanie uzyskać statusu samca lęgowego, poza jednostkowymi przypadkami (Ryc. 30). Jednakże, co uderzające, najwięcej samców nielegowych również pojawiało się na początku sezonu i później ich liczba również stopniowo spadała. Zatem zarówno dla samców lęgowych, jak i nielegowych, wzorzec osiedlania się w ciągu wiosny był bardzo podobny (korelacja międzyw liczebnością samców nielegowych i lęgowych w pentadach dla HT równa się $r_s = 0,96$, $n = 14$, $p < 0,0001$; dla HM równa się $r_s = 0,87$, $n = 19$, $p < 0,0002$).

Tabela 17. Porównanie wymiarów ciała samców nie skojarzonych w ciągu całego życia, z samcami, które przynajmniej raz się skojarzyły. Dane (transformowane logarytmicznie) porównywano analizą wariancji stosując klasyfikację pojedynczą. W przypadku niejednorodnych wariancji użyto analizy wariancji Welcha. Średnie i odchylenia standardowe podano dla danych nietransformowanych. Zmienne dotyczą pomiarów liniowych wyrażonych w milimetrach, za wyjątkiem ciężaru ciała, który wyrażony jest w gramach. 0 – samce nieskojarzone w ciągu całego życia, 1 – samce, które w ciągu życia przynajmniej raz skojarzyły się z samicą, P – samce, które przynajmniej raz były poligyniczne (wszystkie grupy są rozłączne). Test średnich – w kolumnie nr 6 przedstawiono wyniki testów *post-hoc* dotyczących różnic między średnimi (test Tukeya-Kramera), w którym ta sama litera oznacza brak różnic między średnimi na poziomie $\alpha = 0,05$.

Table 17. The comparison of body measurements of males which have never mated with males which mated at least once. Data were transformed logarithmically and analyzed by one-way ANOVA (Welch ANOVA was used in case of unequal variances). Means and SD were shown for untransformed data. All measurements are in mm, except for body mass which was measured in grams. 0 – males never mated, 1 – males mated at least once during lifetime, P – males mated polygynously at least once during their lifetime. All groups were non-overlapping. In column no 6 there are results of post-hoc tests (Tukey-Kramer test), where the same letter means lack of differences between means ($\alpha = 0.05$).

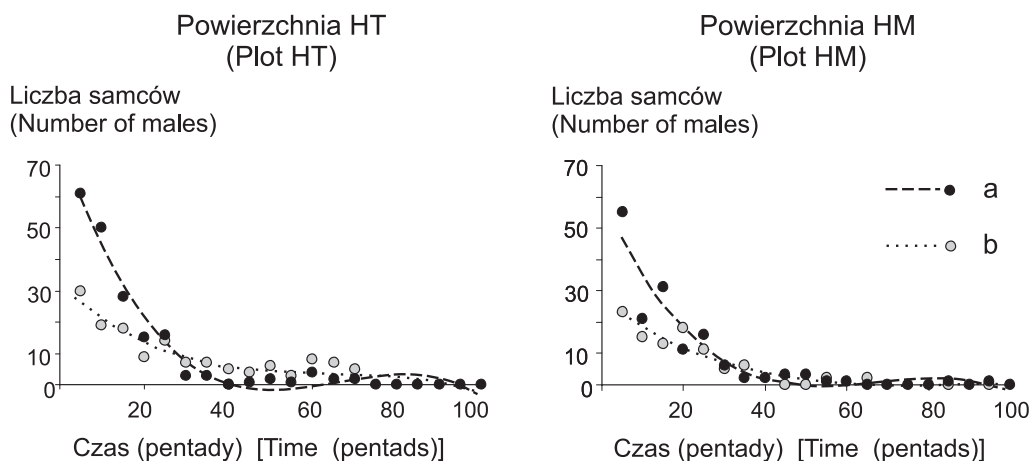
Powierz- chnia <i>Plot</i>	Cecha <i>Feature</i>	Status kojarzeniowy <i>Mating status</i>	Średnia <i>Mean</i>	SD	Test średnich	F	N	P
1	2	3	4	5	6	7	8	9
HT	Przylot [#] <i>Settlement date</i>	0	24,26	20,68	A	14,32	114	<0,0001
		1	13,80	15,18	B		141	
		P	14,8	14,63	B		10	
	Skok <i>Tarsus</i>	0	21,44	0,54	A		113	
		1	21,49	0,61	A	1,37	141	0,256
		P	21,75	0,61	A		10	
	Przedramię <i>Forearm</i>	0	17,34	0,40	A	0,842	114	
		1	17,39	0,34	A		141	0,432
		P	17,45	0,30	A		10	
	Dziób <i>Beak</i>	0	15,58	0,55	A		114	
		1	15,64	0,49	A	0,639	141	0,528
		P	15,51	0,37	A		10	
HM	Ciężar <i>Weight</i>	0	12,48	0,60	A		110	
		1	12,60	0,64	A	1,264	127	0,284
		P	12,40	0,62	A		10	
	Przylot [#] <i>Settlement date</i>	0	17,07	14,39	A		71	
		1	14,53	15,49	A	20,56	124	0,002
		P	1,00	1,00	B		3	
	Skok <i>Tarsus</i>	0	21,55	0,45	A		70	
		1	21,57	0,57	A	2,10	123	0,125
		P	20,93	0,25	A		3	
	Przedramię <i>Forearm</i>	0	17,34	0,37	A		70	
		1	17,34	0,33	A	0,116	122	0,891
		P	17,43	0,50	A		3	
	Dziób <i>Beak</i>	0	15,57	0,45	A		70	
		1	15,52	0,51	A	0,437	123	0,646
		P	15,37	0,15	A		3	
	Ciężar <i>Weight</i>	0	12,66	0,73	A		71	
		1	12,66	0,69	A	0,188	124	0,829
		P	12,92	1,01	A		3	

– cecha analizowana przy użyciu testu ANOVA Welcha

Tabela 18. Porównanie wielkości repertuaru sylab śpiewających samców o różnym statusie kojarzeniowym (0 – samiec nieskojarzony, 1 – samiec skojarzony monogamicznie, P – samiec poligyniczny) przy kontrolowanym wpływie powierzchni badawczej. Dane dla lat 2000–2003, $n = 84$, $R^2 = 0,09$, analizowane przy użyciu modelu *GLM*. Wyniki testu a posteriori Tukeya-Kramera dla porównań analizą wariancji, osobno dla każdego z efektów. Położenie średniej (przeciętnej liczby sylab w śpiewie ptaka) w tym samym wierszu tabeli, wskazuje na brak różnic na poziomie istotności 0,05.

Table 18. The comparison of song repertoire size between males of different mating status (0 – unmated males, 1 – monogamous males, P – polygynous males). The influence of study plots controlled, data for seasons 2000–2003, $n = 84$, $R^2 = 0.09$, analyzed with GLM. The result of test post-hoc (Tukey-Kramer test) are indicated by position of means: if they are in the same row, it indicates lack of differences at $\alpha = 0.05$.

Efekt <i>Effect</i>	Średnie i test Tukeya $\alpha = 0,050$ <i>Mean</i>					GLM	
	HT	HM	0	1	P	F	P
Powierzchnia <i>Plot</i>	37,8	35,4				0,67	0,417
Sukces kojarzeniowy <i>Mating success</i>			34,3	36,2		5,94	0,017
					52,7		
Powierzchnia/Sukces kojarzeniowy <i>Plot/Mating success</i>						0,68	0,413

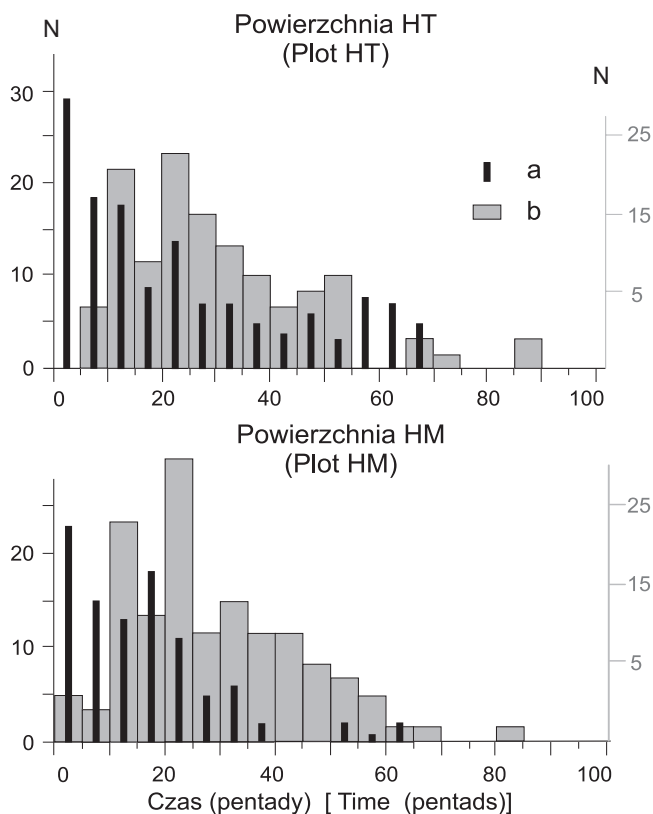


Ryc. 39. Liczebności samców lęgowych (czarne punkty) i niełgowych (szare punkty) pojawiających się na powierzchniach HT i HM w ciągu sezonu lęgowego (kolejne pentady). Przedstawiono linię trendu liczebności samców, opartą na wielomianie trzeciego stopnia.

Fig. 39. Number of males: mated (black dots) and unmated (grey dots), appearing on HT and HM plots during the breeding season (time expressed in pentads).

Warto wskazać na fakt, że najwięcej samców niełgowych pojawiało się wyraźnie przed osiedlaniem się i kojarzeniem się samic (Ryc. 40).

Samce przybywające na początku sezonu przebywały na swoich terytoriach najdłużej, zaś im samiec przybywał później w ciągu sezonu, tym krócej przebywał na terytorium (dla samców notowanych pierwszy raz: HT: $r_s = -0,37$, $n = 248$, $p < 0,0001$, HM: $r_s = -0,44$, $n = 176$, $p < 0,0001$). Wy tłumaczenie tego faktu wydaje się oczywiste – im póź-



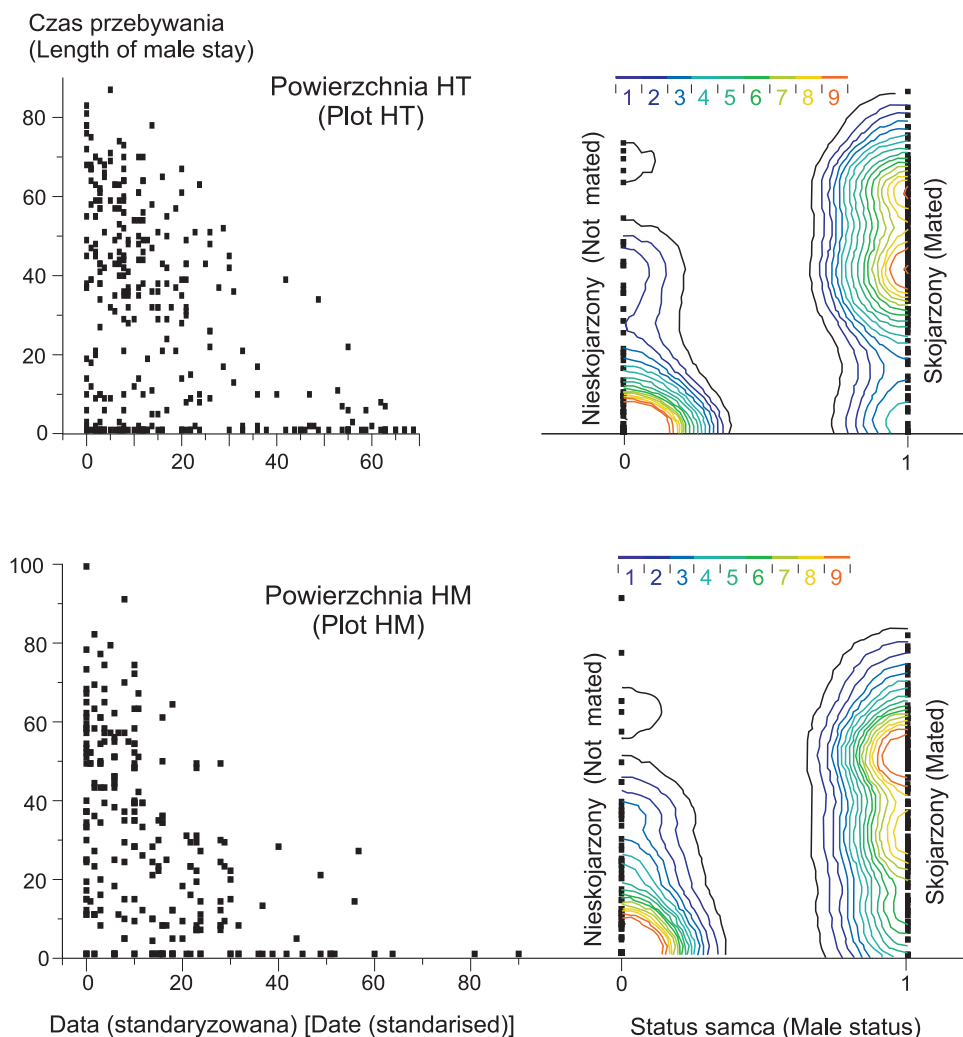
Ryc. 40. Osiedlanie się samców niełęgowych w ciągu sezonu w odniesieniu do receptywności samic: a – liczba osiedlających się samców niełęgowych (czarne słupki), b – liczba obserwacji samic pilnowanych przez samce i budujących gniazda (szare słupki). Czas wyrażono w pentadach (jeden słupek odpowiada jednej pentadzie).

Fig. 40. The distribution of settlement of unmated males against the distribution of records of females guarded by males or building nests: a – number of unmated males, b – number of observations of females. Time was expressed in pentads (one bar represents one pentad).

niej samiec przybywał, tym czas przebywania na powierzchni do jesiennego odlotu był krótszy. Jednakże szczegółowa analiza czasu przebywania samców wykonana osobno dla samców lęgowych i niełęgowych pokazała, że rozkład czasu przebywania samców niełęgowych bardzo różnił się od samców lęgowych. Samce lęgowe z reguły przebywały na obszarze badań ok. 40–60 dni, co obejmowało pełny cykl jednego lub dwu lęgów, podczas gdy czas przebywania samców niełęgowych był znacznie krótszy: większość z nich była notowana na terenie badań bardzo krótko (Ryc. 41), istotnie krócej niż w przypadku samców lęgowych (Tab. 19).

Czas przebywania ptaków na badanych powierzchniach był związany z prawdopodobieństwem ich powrotu: niełęgowe samce, które powróciły w następnym sezonie, w poprzednim przebywały dłużej na badanym terenie od tych niełęgowych samców, które tam już nie powróciły (Ryc. 42; test Kruskala-Wallisa: HT: $H = 4,62$, $n = 115$, $p = 0,032$; HM: $H = 7,4$, $n = 63$, $p = 0,006$).

Czas przebywania „naiwnych” samców niełęgowych nie wykazywał związku z jakością terytorium na HT (jakość roślinności, czyli suma powierzchni wysokich szuwarów



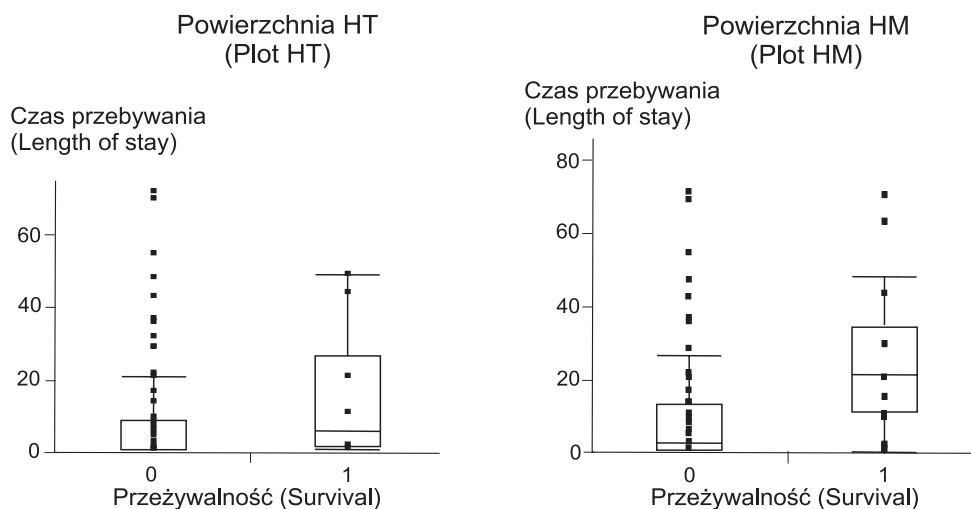
Ryc. 41. Zależność między czasem przebywania samca na powierzchni a standaryzowaną między sezonami datą osiedlenia się. Na rycinie zaznaczono (kolorowe izolinie w prawej części każdego wykresu) zagęszczenie punktów w zależności od statusu kojarzeniowego samca (skojarzony – 1, nieskojarzony – 0) przy użyciu nieparametrycznej metody obliczania gęstości punktów.

Fig. 41. The relationship between time of male presence in the study plot and standardized date of his settlement. Coloured isolines indicate the density of points, depending on the mating status of males.

Tabela 19. Porównanie liczby dni przebywania samca niełęgowego (0) i lęgowego (1) na badanych powierzchniach.

Table 19. Comparison of time of presence/stay of unmated male (0) and mated (1) in studied plots.

Powierzchnia <i>Plot</i>	Status lęgowy <i>Breeding status</i>	Średnia <i>Mean</i>	SD	H	N	P
HT	0	10,8	17,26	141,7	142	<0,0001
	1	44,8	20,36		188	
HM	0	15,2	19,95	68,00	98	<0,0001
	1	38,4	21,11		154	



Ryc. 42. Zależności czasu przebywania pierwszorocznych samców niełęgowych na badanych powierzchniach i ich powracalności w następnym sezonie rozrodczym (0 – nie przeżył, 1 – przeżył), dla badanych powierzchni HT i HM.

Fig. 42. The comparison of time of presence of naïve unmated males in studied plots in relation to their survival to the next breeding season (0 – not survived, 1 – survived).

transformowana logarytmicznie, $r = -0,04$, $n = 115$, $p = 0,67$), jednakże wykazywał dodatni związek z jakością terytorium na HM ($r = 0,25$, $n = 73$, $p = 0,036$).

Bezpośrednie porównanie jakości terytoriów „naiwnych” samców niełęgowych powracających w następnym sezonie, z tymi, które nie przeżyły, nie wykazało istotnych różnic ani na powierzchni HT (HT: ANOVA $F = 0,47$, $df = 1, 113$, $p = 0,49$), ani na HM (HM: ANOVA Welcha $F = 0,54$, $df_n = 1$, $df_d = 9$, $p = 0,49$). Podobnie dla samców lęgowych.

Chociaż czas przebywania na powierzchni w tak uderzający sposób zmieniał się w zależności od statusu lęgowego samców to – podobnie jak w przypadku wpływu wysokich szuwarów na sukces kojarzeniowy – mamy tu do czynienia ze zmiennymi skorelowanymi. Mianowicie jest możliwe, że ptaki przylatujące wcześniej pierwszej wiosny to ptaki charakteryzujące się wyższą jakością osobniczą, a ponieważ przyleciały wcześniej, zatem automatycznie, jak to już wyżej nadmieniałem, miały możliwość dłuższego przebywania na terenie badań niż ptaki, które przyleciały później. Ponieważ miały wyższą jakość osobniczą, prawdopodobieństwo ich przeżycia było większe i dlatego powracały w następnym roku. Ten scenariusz można łatwo zweryfikować badając prawdopodobieństwo powrotu w następnym sezonie względem czasu przebywania na powierzchni u pierwszorocznych samców niełęgowych, przy kontrolowanym wpływie czasu ich przylotu pierwszej wiosny. Wyniki takiej analizy (Tab. 20) wskazują, że data przylotu okazała się podstawową zmienną związaną z dostosowaniem, a relacje z czasem przebywania na powierzchniach były jedynie efektem wzajemnego skorelowania zmiennych.

Strategia awansu terytorialnego w ciągu życia osobnika

Jak pokazało porównanie procentu pokrycia terytorium samca przez wysokie szuwary w kolejnych latach jego życia (Tab. 21), istnieje statystycznie istotna różnica w jakości

Tabela 20. Związek między czasem przebywania na powierzchni a prawdopodobieństwem powrotu pierwszorocznego samca nielegowego w jego przyszłym sezonie rozrodczym (0 – nie wrócił, 1 – wrócił), analizowany regresją logistyczną względem dwóch zmiennych objaśniających: czasu przylotu i czasu przebywania na powierzchni podczas pierwszego sezonu.

Table 20. The relationship between time of presence/stay of yearling, nonbreeding male and probability of his return in next breeding season (0 – not returned, 1 – returned), analyzed with logistic regression in relation to two predictors: settlement date and length of time of presence during its first spring.

Powierzchnia (R^2) <i>Plot</i>	Zmienne objaśniające <i>Predictors</i>	B	SE	Statystyka Walda	N	P
HT (0,23)	Data przylotu/ <i>Settlement date</i>	0,06	0,031	3,86	27	<0,050 0,574
	Czas przebywania/ <i>Period of stay</i>	-0,02	0,035	0,31		
HM (0,01)	Data przylotu/ <i>Settlement date</i>	-0,01	0,028	0,16	25	0,690 0,989
	Czas przebywania/ <i>Period of stay</i>	0,003	0,023	0,02		

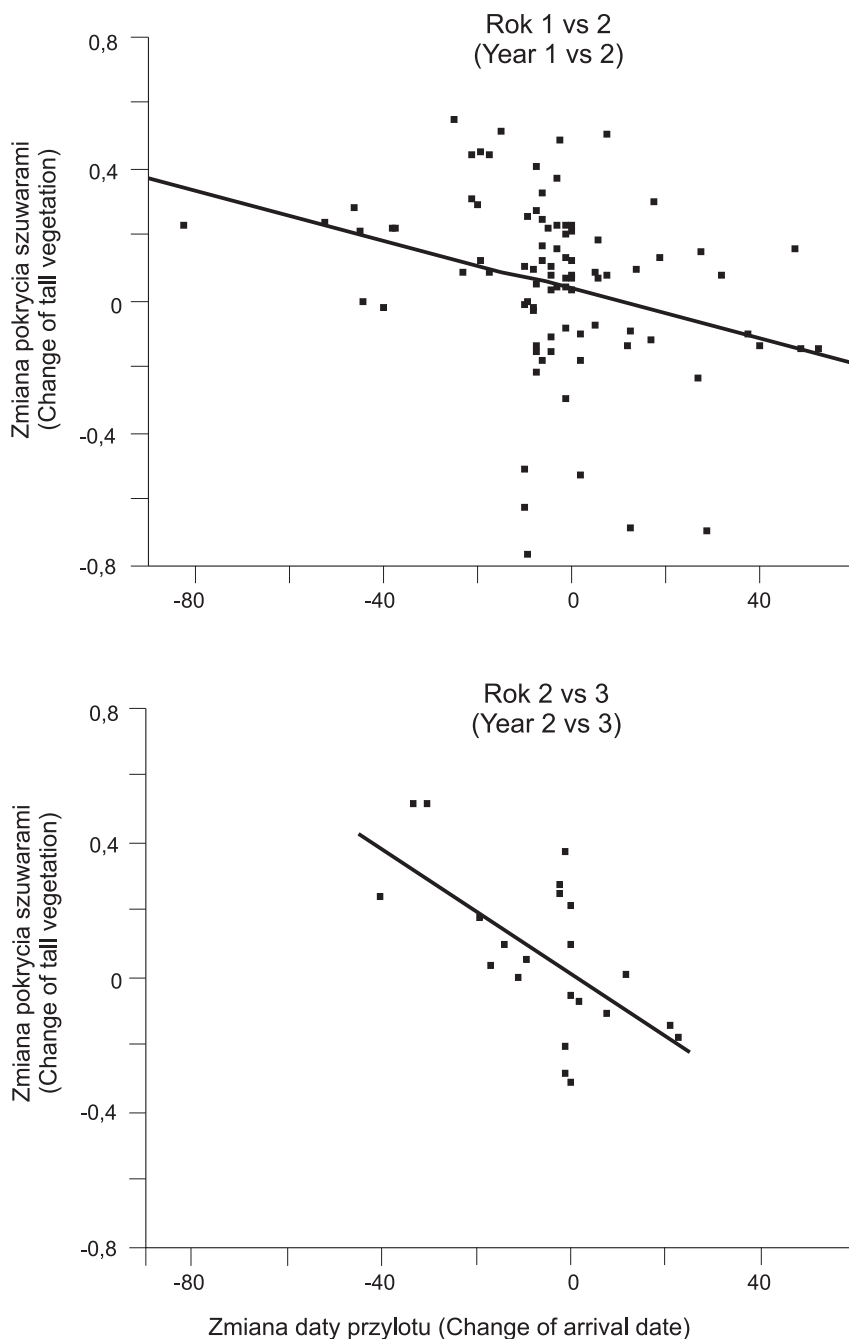
Tabela 21. Porównanie powierzchni zajętych przez wysokie szuwały na terytoriach samców w kolejnych latach życia przy użyciu testu t dla par wiązanych. Dane opisowe podano bez transformacji, testy przeprowadzono na danych transformowanych logarytmicznie. Dane połączono dla obu powierzchni, ze względu na zarejestrowane przypadki przenoszenia się między powierzchniami w kolejnych latach życia osobników.

Table 21. Comparison of area covered by tall wetland vegetation in males' territories in subsequent years of their lives, using t-test for matched pairs (data log-transformed). Means and SD for not transformed data. Data joined for both areas due to records of shift of male territories between study plots in subsequent years of their lives.

Kolejny sezon rozrodczy samca <i>Consecutive male's breeding seasons</i>	Wysokie szuwały [śr] <i>Tall wetland vegetation</i>	SD	t	N	P
1.	0,34	0,230	2,18	89	0,032
2.	0,40	0,218			
3.	0,45	0,185	1,36	22	0,19
4.	0,45	0,190	0,27	7	0,79

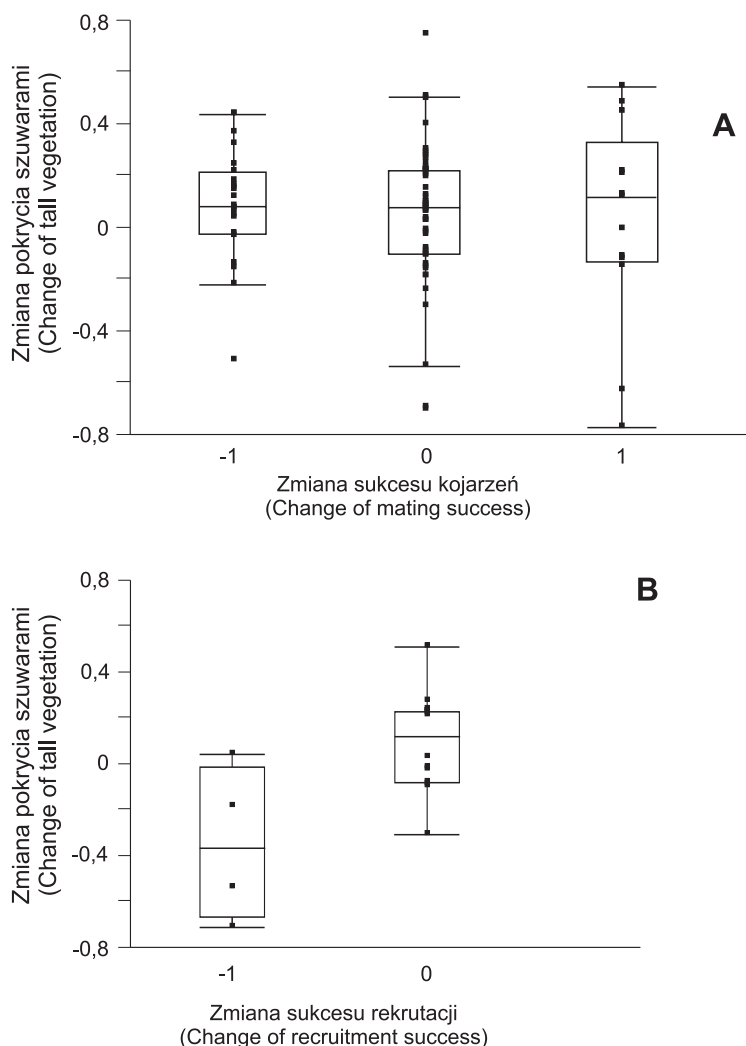
terytorium między pierwszym a drugim sezonem. Zaznaczała się ona również między 2. a 3. sezonem życia, aczkolwiek nie była już istotna statystycznie. Natomiast dla ptaków między 3. a 4. rokiem życia nie widać już żadnych różnic. Jest charakterystyczne, że rokitniczka wybiera terytorium, którego nie więcej niż połowa pokryta była wysokimi szuwałami. Optymalnym siedliskiem dla rokitniczki, z punktu widzenia jakości terytorium, jest zatem ekoton wysokich szuwarów lub niewielkie płyty szuwarów, mniejsze od rozmiarów jej terytorium.

Stopień poprawy jakości zajmowanego terytorium zależał od wcześniejszego przylotu. Im wcześniej dany samiec przylatywał w następnym roku w porównaniu do roku poprzedniego, tym bardziej znacząca była zmiana jego terytorium pod względem pokrycia wysokimi szuwałami. Pomiedzy zmianą daty przylotu między pierwszym a drugim sezonem życia a zmianą pokrycia wysokimi szuwałami w tym samym okresie istnieje istotna statystycznie ujemna korelacja ($r = -0,31$, $n = 87$, $p = 0,003$): im większa ujemna zmiana w dacie przylotu (wcześniejszy przylot), tym większy przyrost pokrycia wysokimi szuwałami (Ryc. 43). Podobny związek wykazuje porównanie zmiany daty przylotu i zmiany pokrycia wysokimi szuwałami terytorium samca między drugim a trzecim rokiem życia ($r = -0,66$, $n = 22$, $p < 0,001$). Natomiast analogiczna analiza dla zmian daty



Ryc. 43. Zmiana daty przylotu samca między kolejnymi latami jego życia (wartość ujemna obrazuje wcześniejszy przylot, wartość dodatnia późniejszy) i jej konsekwencje dla wyboru terytorium o większym pokryciu wysokimi szuwarami.

Fig. 43. Change of arrival dates of male between consecutive years of its life (negative value reflects earlier arrival, positive – delay in arrival) in relation to changes in the tall wetland vegetation of its territories in consecutive years.



Ryc. 44. Różnice w zmianie pokrycia terytorium wysokimi szuwarami w odniesieniu do zmiany sukcesu samca, w dwu głównych składowych dostosowania: A – kojarzenia i B – rekrutacja. „-1” – samiec z sukcesem w roku t a bez sukcesu w roku $t+1$, „0” – samiec mający taki sam sukces w roku t i roku $t+1$, „1” – samiec bez sukcesu w roku t , a mający sukces w roku $t+1$.

Fig. 44. The differences in tall wetland vegetation coverage of territory in relation to change of male success between given years. Analyses were completed for: A – mating, B – recruitment; “-1”: male successful in nesting in year “ t ” but unsuccessful in “ $t+1$ ”, “0”: male did not change success in year “ t ” and “ $t+1$ ”, “1” – male without success in year “ t ” but successful in “ $t+1$ ”.

przylotu i jakości terytorium dla samca między trzecim a czwartym rokiem życia nie pokazuje istotnej zależności ($r = -0,19$, $n = 7$, $p = 0,69$).

Jakie konsekwencje dla dostosowania osobników przynosi wybór lepszego terytorium w kolejnych latach życia samca? Jeżeli porównać pokrycie terytorium wysokimi szuwarami w odniesieniu do samców, których sukces spadł między pierwszym a drugim rokiem (-1), z samcami, których sukces się nie zmienił (0) i samcami, których sukces się

poprawił (1), to w przypadku sukcesu kojarzeniowego brak istotnych różnic między tymi grupami samców w zmianie pokrycia terytorium ($H_{2,88} = 0,12$, $p = 0,94$; Ryc. 44A). Gdy analogiczne porównanie wykonano dla rekrutacji młodych (niestety, tutaj w przypadku tylko jednego samca nastąpiła poprawa sukcesu, zatem, aby nie mnożyć stopni swobody, wykluczono go z analizy), to okazuje się, że samce, których sukces spadł między pierwszym a drugim rokiem (Ryc. 44B), zajęły w drugim roku terytoria o niższym stopniu pokrycia szuwarami, w porównaniu do samców, które w obydwu sezonach wyprowadziły młode rekrutujące się później do rozrodu ($H_{1,18} = 4,51$, $p = 0,034$).

Gdy analizowano zmiany w pokryciu terytorium samca wysokimi szuwarami w kolejnych latach jego życia z uwzględnieniem wpływu zeszłorocznego niepowodzenia w kojarzeniach lub utraty lęgu, to okazało się (Tab. 22), że ewentualne negatywne doświadczenia samca z poprzedniego sezonu nie wykazują żadnego związku ze zmianami w jakości jego terytorium. W przypadku kojarzeń nie stwierdzono ani istotnych zmian w jakości terytorium między latami, ani istotnej interakcji między tymi zmianami a sukcesem kojarzeniowym. W odniesieniu do utraty gniazda zmiany jakości terytorium były jedynie bliskie statystycznej istotności ($p = 0,088$), jednak interakcja utraty gniazda ze zmianą jakości terytorium w kolejnych latach życia samca nie wykazywała statystycznej istotności.

Tabela 22. Zmiany w powierzchni wysokich szuwarów w pierwszych dwóch sezonach rozrodczych samców, analizowane modelem GLM dla pomiarów powtarzanych. * – interakcja między zmienną ciągłą analizowaną dla par wiązanych a zmienną grupującą (kojarzenia – dwumianowa zmienna opisująca sukces lub brak sukcesu kojarzeniowego, sukces gniazdowy – dwumianowa zmienna opisująca wyprowadzenie przynajmniej jednego młodego z danego terytorium lub całkowite niepowodzenie prób lęgowych na danym terytorium).

Table 22. Changes in tall wetland vegetation coverage in two first breeding seasons of male. GLM model for repeated measures. * – interaction between continuous variable analyzed for matched pairs and grouping variable (binary variables describing mating or nesting success).

Model	Czynniki <i>Factors</i>	Estymator	F	NDF	DDF	P
1	Wiek <i>Age</i>	0,003	0,26	1	87	0,61
	Kojarzenia*wiek <i>Mating age</i>	0,003	0,27	1	87	0,60
2	Wiek <i>Age</i>	0,038	2,98	1	78	0,09
	Sukces gniazdowy*wiek <i>Nesting success*age</i>	0,002	0,14	1	78	0,70

6. DYSKUSJA

Siedlisko

Na podstawie masowego występowania rokitniczki w dolinach rzek można przypuszczać, że to doliny rzeczne i ich dynamicznie zmieniające się siedliska były głównymi obszarami, na których kształtowały się przystosowania rokitniczki. Analiza jej występowania w największej skali przestrzennej, skali krajobrazu ocałej doliny rzecznej, wskazuje mechanizm ekosystemowy, kształtujący siedlisko zajmowane przez rokitniczkę. Gatunek ten występuje jedynie w szerokich, a więc płaskich partiach doliny, gdzie – dzięki zwolnieniu tempa przepływu wody – w naturalny sposób pojawia się zróżnicowanie sieci wód i powstają obszary podmokłe. W mniejszej skali dokładnie ten sam mechanizm (aktywność hydrogeologiczna zwalniającego cieku, w tym wypadku tylko zamierającej gałęzi rzeki – Starej Nidy), dzięki tworzeniu lokalnych skupisk starorzeczy i rozlewisk, odpowiada za występowanie lokalnych subpopulacji rokitniczek. Miejsca takie zachowały się w dolinie Nidy, pomimo jej długiej historii zagospodarowania (Zajac i Zajac 1998), dzięki oczywistym trudnościom w wykorzystaniu rolniczym części doliny charakteryzujących się wysoką aktywnością morfologiczną rzeki (Zajac i in. 2002).

Ponieważ siedlisko rokitniczki występuje w „zgrupowaniach” starorzeczy i rozlewisk, a takie grupy różnią się obszarem i jakością, to nasuwa się pytanie, czy u tego gatunku może występować osiedlanie się według modelu bufora populacyjnego (Brown 1969). Jeżeli weźmiemy pod uwagę preferowaną cechę (powierzchnia wysokich szuwarów), to rokitniczki powinny najwcześniej osiedlać się na powierzchni HM, po jej zasiedleniu na HT, na końcu zaś na SM. Tymczasem między HM a HT brak jakichkolwiek różnic w czasie osiedlania się. Jakość stanowisk nie różni się między powierzchniami, a jedynie obszary różnią się liczbą i rozmieszczeniem w przestrzeni (zagęszczeniem) akceptowalnych stanowisk rozrodczych. Dla obserwatora taki wzorzec występowania stanowi wyraźną różnicę – pewne obszary są znacznie gęściej zasiedlone niż inne. Jednak trzeba pamiętać, że samce rokitniczek zajmują terytoria na wyłączność. Obecność granic terytorium sąsiada w odległości 100 m, czy 10 m nie powinna stanowić istotnego czynnika wpływającego na decyzję o osiedleniu się; tę samiec powinien podejmować w oparciu o jakość stanowiska, bowiem sezon lęgowy spędzi w granicach własnego terytorium. Huxley (1934) opisywał terytorium jako rodzaj gumowego dysku, który kurczy się pod naciskiem z zewnątrz, jednak dysk stawia coraz większy opór w miarę, jak staje się coraz mniejszy, zatem z zasady terytorializm jest przystosowaniem prowadzącym do minimalizacji efektów zagęszczenia. W badanych populacjach wielkość terytorium wydaje się być uwarunkowana jedynie rozmieszczeniem wysokiej roślinności szuwarowej w przestrzeni (im bardziej jest ona rozproszona tym większe terytorium, np. Ryc. 17, także Bielański – dane niepubl.) lub specyficzną aktywnością samców polegającą na zakładaniu dodatkowych terytoriów (politerytorializm, Zajac i in. 2008a).

Trudno znaleźć argumenty przemawiające za sygnałami siedliska w dużej skali, kierującymi osiedlaniem się rokitniczek. Wydaje się, że zasiedlanie, zgodnie z zasadą brzytwy Okhama, wystarczy tłumaczyć jakością indywidualnych terytoriów, a kwestię relacji osiedlania się z cechami krajobrazu można wyjaśnić rozmieszczeniem zasobów w przestrzeni – tam, gdzie jest ich więcej lub są lepsze (np. powierzchnia HM), osiedli się więcej

ptaków, jednak ich decyzja będzie oparta na zasobach ocenianych na poziomie osobnika. Oczywiście, wnioskowanie tego rodzaju oparte jest na wynikach uzyskanych z porównywania powierzchni HM, HT i SM przy równoczesnym założeniu, że są one reprezentatywne. Dla w pełni miarodajnych wniosków liczebność porównywanych powierzchni w każdej kategorii powinna wynosić więcej niż 1, niestety wykonanie badań na większej liczbie powierzchni wymaga zaangażowania tak znacznych sił i środków, że rozstrzygnięcie tego problemu w oparciu o badania w tak dużej skali jest na razie niewykonalne.

Zebrane wyniki są zgodne zarówno z modelem *IFD/IDD* Fretwella i Lucasa (1969), dotyczącym kolejności zajmowania siedlisk, jak również modelem *IPD* Pulliama i Danielsona (1991). Samce osiedlają się równocześnie na HM i HT, zatem, gdyby rozumować w oparciu o *IFD/IDD*, prawdopodobnie rozmieszczają się między siedliskami proporcjonalnie do przewidywanego sukcesu. Jednak by wytłumaczyć ten wzorec osiedlania się, wcale nie trzeba odwoływać się do rozumowania w kategoriach, na których oparto te modele: jakości całych siedlisk, osiąganego w nich średniego sukcesu i spodziewanej zasobności całego siedliska. Równie dobrze taki wzorec osiedlania się tłumaczy model *IPD*, oparty na indywidualnym sukcesie każdego osobnika, oczekiwanym na podstawie jego indywidualnego stanowiska rozrodczego, bez potrzeby odwoływania się do interakcji z innymi osobnikami i homogenności siedliska. Założenie homogenności siedliska trudno zresztą w przypadku tego gatunku obronić (Zajac i in. 2006, 2008b). Unika się również, tak gnębiącego Fretwella i Lucasa, problemu oceny sygnałów od innych osobników świadczących o zagęszczeniu i przewidywanym sukcesie. Tego rodzaju droga rozumowania, dość rozpowszechniona w ówczesnych czasach, doprowadziła Wynn-Edwardsa (1962) do sformułowania teorii doboru grupowego (A. Łomnicki – inf. ustna).

O ile sytuację na dwóch dużych powierzchniach dość łatwo zinterpretować, trudności nastręcza powierzchnia SM. Teoretycznie czas osiedlania się na powierzchni SM jest zgodny z modelem bufora populacyjnego (Brown 1969). Warto jednakże zwrócić uwagę na fakt, że powierzchnia SM jest zasiedlana niezwykle późno, dopiero wtedy, kiedy na innych powierzchniach niektóre pary potraciły już lęgi, wyprowadziły je lub nawet przystępują do drugich. Poza tym, osobniki osiedlają się tam sporadycznie, w pojedynczych parach, a w niektórych latach w ogóle brak zajętych terytoriów. Powierzchnia SM nie gra roli buforu – osiedlanie się tam nie ma związku z wysoką liczebnością sąsiadujących dużych populacji, samce osiedlają się tam w okresach niskiej (sic!) liczebności populacji. Na obecnym etapie badań nie można rozstrzygnąć, jaki mechanizm tłumaczy ten sposób osiedlania się, jednak niewątpliwie nie ma on związku z efektem bufora populacyjnego opisanym przez Browna (1969). Być może zjawisko to jest związane z mechanizmem tzw. przeglądu (ang. *prospecting*), czyli wyszukiwania terytoriów do zajęcia w przyszłym sezonie lęgowym (Arlt i Part 2007).

Ważna jest odpowiedź na pytanie dotyczące występowania stanowisk rozrodczych. Czy stanowiska zajmowane przez samce są stabilne między latami? Czy można powiedzieć, że występują specyficzne „jednostki” siedliskowe zajmowane przez zupełnie różne samce w sposób preferencyjny, które mogłyby stanowić owo jądro najlepszych stanowisk, zawsze zajętych i odpowiedzialnych za odbudowę pogłowia populacji w przypadku spadku liczebności (Rhodenhouse i in. 1997)?

Analizując rozmieszczenie rokitniczek w przestrzeni można wyróżnić bardzo niewielkie rozmiarami miejsca koncentracji ich aktywności (Ryc. 28, 30, 31). Wydaje się, że pre-

ferencja do zajmowania wysokich szuwarów jest dziedziczna, lub warunkowana bardzo wcześnie, albowiem młode osobniki opuszczające gniazdo już wykazują przywiązanie do wysokich szuwarów, w których się wyraźnie koncentrują, pomimo zdolności do dyspersji i zajmowania innych rodzajów roślinności (Nowak 2007). Według Zajaca i in. (2008b), różne samce rokitniczki, w różnych latach potrafią zająć prawie dokładnie to samo miejsce (stanowisko rozrodcze) z dokładnością do kilku metrów. Często wykorzystują niemal to samo miejsce do śpiewu, nawet w przypadku, gdy nie ma tam łatwo wyróżnialnych stanowisk do śpiewania (np. krzewów wierzby, uschniętych młodych olsz), a jedynie śpiewają w tym samym miejscu w jednorodnej kępie trzciny. Warto zwrócić uwagę na Ryc. 30, na której zaznaczono pierwsze miejsce osiedlania się samców na powierzchni HT. Podobnie jak w pokazanych na tej rycinie przykładowych trzech latach, w każdym z dziesięciu analizowanych sezonów pierwsze samce zawsze pojawiały się w samotnej kępie trzciny położonej w zachodniej części powierzchni. Podobne miejsca można wskazać również na HM, chociaż tutaj powtarzalność obserwacji wydaje się mniej wyraźna. Niestety, tego rodzaju analiza przestrzenna powtarzalności lokalizacji terytoriów w zasadzie nie poddaje się analizie statystycznej: wykazanie w sposób ilościowy tego rodzaju powtarzalności będzie wymagało opracowania nowej metodyki (Bielański W., w przygotowaniu). Występowanie takich miejsc koncentracji aktywności terytorialnej samców niewątpliwie jest związane z pokryciem terenu – obecność wyraźnie wyodrębnialnych płatów wysokich szuwarów narzuca osiedlającym się samcom powtarzalny sposób rozmieszczania się w terenie.

Najważniejszym wynikiem analizy siedliska i preferencji samców jest zidentyfikowanie wysokich szuwarów jako ważnego, wręcz podstawowego sygnału środowiskowego, według którego rokitniczki zasiedlają stanowiska rozrodcze. Znalezienie takiej łatwo mierzalnej cechy środowiskowej umożliwia określenie jakości siedliska w sposób niezależny od sukcesu, jaki osiągają poszczególne osobniki. Umożliwia to wyeliminowanie największego metodycznego problemu w tego rodzaju badaniach – tautologii, polegającej na uznawaniu, że terytoria dobre to te, na których ptaki osiągają największy sukces. Przy takiej metodyce niemożliwe jest zidentyfikowanie pomyłki w ocenie jakości środowiska, tj. osiedlenie się ptaka w miejscu o atrakcyjnych sygnałach środowiskowych, które jednak nie zapewnia wysokiego sukcesu lęgowego. Dzięki zidentyfikowaniu sygnału środowiskowego, taki obiekt badań naukowych jak rokitniczka, stwarza nowe możliwości badania procesu wyboru siedliska, nieznane jak dotąd u innych gatunków.

Należy również pamiętać, że siedlisko doliny rzecznej jest siedliskiem dynamicznym. Naturalne okresowe wahania poziomu wody powodują zmiany w zasięgu różnych elementów szaty roślinnej. Czasowe osuszenie terenu może spowodować wycofanie się silnie hydrofilnych zbiorowisk (np. szuwarów pałki wodnej) i wkroczenie krzewów i drzew. Tego rodzaju zmiany, często eliminujące lokalnie siedlisko rokitniczki, mogą zająć nawet w ciągu życia pojedynczego osobnika (Bielański i in. 2005). Dno doliny może być okresowo niedostępne dla rokitniczek, na przykład na skutek powodzi. Gatunek ten najczęściej jest spotykany w tych rejonach doliny rzecznej, gdzie występuje najwyższa aktywność hydrogeologiczna rzeki – rzeka często odcina starorzecza i przerzuca koryta. To powoduje powstawanie nowych miejsc lęgowych, być może często atrakcyjniejszych od dotychczasowo zajmowanych, co sprzyja zmianie obszaru aktywności rokitniczki. W okresie badań powódzie kilkakrotnie w istotny sposób wpłynęły na zachowania tery-

torialne rokitniczek – opóźniając zajmowanie terytoriów (powodzie roztopowe) lub skracając wykorzystywanie (powodzie „świętojańskie”; Król i in. 2002).

Tego rodzaju zjawiska sprzyjały i sprzyjają rozwinięciu się dużej plastyczności w wyborze siedliska u tego gatunku. Jego zasięg geograficzny należy do największych wśród przedstawicieli rodzaju *Acrocephalus*. Skala siedlisk, w których notowano rokitniczki, jest bardzo duża (Cramp 1992), obejmuje również szereg siedlisk antropogenicznych, nieraz dość dalekich od pierwotnego, np. młode plantacje sosnowe (Cramp *l.c.*). O plastyczności może świadczyć ekspansja rokitniczki w Finlandii, na wyspach Morza Północnego i w Norwegii, przypisywana datowanemu od XIX w. rozwojowi żwirowni i eutrofizacji wód (Borowiec i Peach 1997). Proces kształtowania plastyczności tego gatunku w wyborze siedliska niewątpliwie powinien się nasilać od czasu intensywnego wpływu człowieka na doliny rzeczne, przejawiającego się ich osuszaniem i zagospodarowywaniem jako użytki zielone, w mniejszej skali także wypalaniem lub wykaszaniem zeszłorocznych trzcinowisk.

Na wędrówkach rokitniczka spotykana jest w bardzo różnych warunkach. Biorąc pod uwagę niską przewidywalność zasobów na trasie wędrówki, gatunek ten szybko by wyginął bez szerokiej skali przystosowań siedliskowych i pokarmowych. U gatunku żyjącego w dynamicznym siedlisku i do tego wędrownego, należy spodziewać się silnego doboru na plastyczność fenotypową (szerzej piszą o tym Kingsolver i in. 2002). Warto podkreślić, że coraz więcej modeli teoretycznych i danych wskazuje, że stopień plastyczności fenotypowej jest cechą podlegającą doborowi (Pigliucci 2005).

Prawdziwym testem plastyczności fenotypowej rokitniczki mogą być inwazje obcych gatunków roślin, zachodzące obecnie w dolinach rzecznych na ogromną skalę. Porównanie podwrocławskiej populacji badanej przez Borowiec (1999), zajmującej sztuczne środowisko opanowane przez obcy gatunek inwazyjnej nawłoci (*Solidago* sp.), z populacją nidziańską wskazuje, że rokitniczka zajmuje tego rodzaju nowe środowisko i osiąga tam bardzo wysoki sukces lęgowy, chociaż zauważalne są różnice w biologii – mniejsze terytoria, wyższa częstość poliginii, odmienne zachowania terytorialne (Borowiec 1999 i inf. ustne).

Nadnidziańska populacja rokitniczki, zarówno w okresie lęgowym, jak i poza nim, jest związana w uderzający sposób z wysokimi szuwarami (trzciną, pałką szerokolistną) – aktywność tokowa samców jest prawie wyłącznie ograniczona do obszaru wysokich szuwarów. Kształt terytorium, jak łatwo sobie wyobrazić na podstawie Ryc. 14, czy Ryc. 28, wydaje się być prostą konsekwencją kształtu płatu wysokich szuwarów. Terytoria rokitniczek są niewielkie i wydają się w dużej mierze zależeć od cech lokalnej szaty roślinnej (np. różnią się wyraźnie wielkością między powierzchniami badawczymi, Ryc. 17). Tego rodzaju zależności wskazują na występowanie jakiegoś istotnego czynnika środowiskowego, odpowiedzialnego za tak ścisły związek. Jak przedstawiano w rozdz. II, wielu autorów zajmujących się wędrówkami ptaków podkreślało ważną rolę trzcinowisk w czasie przelotów, jako miejsca występowania bardzo ważnego dla rokitniczki źródła pokarmu – mszycy *Hyalopterus pruni*. Ta zależność mogłaby tłumaczyć przywiązanie rokitniczek do trzcin. Jednak obserwacje wydają się wskazywać, że rokitniczka jest oportunistą pokarmowym (podobnie Cramp 1992, Borowiec 1999). Wykorzystuje ona masowe występowanie mszyc w trzcinach, jednak prawdopodobnie równie chętnie korzystałaby z innych, równie obfitych źródeł pokarmu. Interesujące jest, że rokitniczka korzysta głównie z pozornie niezbyt efektywnego rodzaju pokarmu jakim są małe uskrzydłone

owady (w tym zapewne spory udział mszyc). W badanej populacji niewątpliwie najlepszym dostępnym rodzajem pokarmu są gąsienice, żyjące w palce szerokolistej, mające dużą biomasę i częstość (Ryc. 20), zatem spełniające idealnie kryteria wymagane przez teorię optymalnego żerowania (Stephen i Krebs 1986). W zestawieniu opartym na biomacie widać (Ryc. 20), że wagowo dominują obydwa rodzaje pokarmu – drobne owady uskrzydłone i gąsienice. Wybór wysokich szuwarów przez rokitniczki wydaje się zatem nieprzypadkowy – jako źródła obfitego pokarmu (trzcina – mszyce, pałka – gąsienice), szuwary mają znaczenie nie tylko w okresie gniazdowym, ale również (o ile nie przede wszystkim) w okresie pogniazdowym.

Samce wyraźnie preferują jak największe płaty szuwarów. Ważny wydaje się udział ekotonu (brzegu łąnu) – samce zajmują małe płaty w całości, w dużych zajmują terytoria po brzegach. Być może jest to związane z niską częstością mszyc we wnętrzu łąnu (rozd. II), ale biorąc pod uwagę rolę śpiewu w kojarzeniu się tych ptaków w pary wydaje się, że również propagacja śpiewu może mieć tutaj duże znaczenie (Mathevon i Aubin 1997, Borowiec 1999, Zajac i in. 2006).

Pokarmowa zasobność stanowiska lęgowego musi być dla rokitniczki szczególnie ważna, bowiem jej pisklęta należą do najszybciej rosnących spośród wszystkich gatunków z rodzaju *Acrocephalus* (Dyrz i in. 1994). Młode powinny jak najszybciej uzyskać mobilność, gdyż skraca to okres przebywania w gnieździe i związanego z tym narażenia na drapieżnictwo. Presja drapieżników na gniazda tego gatunku jest wysoka (ok. 40%), co sprawia, że aparat lokomocji pieszej rozwija się u piskląt rokitniczek o wiele szybciej niż aparat służący do lotu (Król i in. 2002), umożliwiając opuszczenie podlotom gniazda i pieszą ucieczkę w gęstej roślinności. Związek roślinności z pokarmem tłumaczyłoby modele z Ryc. 34–37, i wyjaśniałyby, dlaczego samce zajmują duże płaty trzcin, pomimo że nie przynosi to od razu korzyści.

Rolę wielkości trzcinowisk w wyborze siedliska potwierdzają ciekawe obserwacje Baldiego (2004). Badał on awifaunę zamieszkującą 109 wysp szuwarowych, które tworzą archipelagi na jeziorze Velence na Węgrzech. Jak wykazał, rokitniczka należy do gatunków, które zajmują największe wyspy, o powierzchni przekraczającej nawet kilkunastokrotnie wielkość jej terytorium.

Warto podkreślić, że termin przylotu i związane z nim pierwszeństwo osiedlenia się jest tak ważnym elementem systemu rozrodu rokitniczki, że tłumaczy niezwykle szybkie tempo wiosennej wędrówki (rozd. II). Jakiegokolwiek opóźnienie wiosennej wędrówki (nawet o kilka dni) może bowiem oznaczać brak rozrodu w danym sezonie, co przy niewielkiej przeciętnej długości życia tego ptaka (1.05 roku, Literak i Pikula 1996) może oznaczać brak rozrodu w ogóle. Zatem konsekwencje pierwszeństwa w osiedlaniu się rozciągają się na cały sezon lęgowy i wpływają na funkcjonowanie systemu rozrodu u tego gatunku.

6.1. System rozrodu

Jednym z ciekawszych aspektów badań systemów rozrodu jest analiza zmienności dostosowania. Wykorzystanie metodyki umożliwiającej tego rodzaju analizę (Arnold i Wade 1984a,b) daje odpowiedź na niezmiernie ważne i podstawowe dla badacza ptaków

pytanie, kiedy, na którym etapie rozwoju, różnicuje się dostosowanie osobników. Fakt, że różnicowanie to wiąże się właśnie z kojarzeniami, jest zgodne ze wszystkim, co wiemy o biologii rozrodu rokitniczki (doniosła rola śpiewu i tokowania, dość częsta poligynia i wiarołomstwo) oraz tłumaczy bardzo dużą intensywność działania doboru płciowego u tego gatunku (rozd. II).

Patrząc z innej strony, większość ornitologów jest przywiązana do narzucającego się schematu badań, opartego na ocenie sukcesu gniazdowego. Podejście to wydaje się być mało adekwatne do sytuacji występującej u rokitniczki. Sukces gniazdowy tego gatunku jest bardzo mało zróżnicowany, a pisklęta pozostają długo uzależnione od opieki rodziców również poza gniazdem. W badanej populacji, bardzo dokładne obserwacje losu piskląt w okresie gniazdowym i tuż po nim (Nowak 2007, oraz własne dane niepublikowane) wskazują, że do mniej więcej 20. dnia po wykluciu młode przebywają w bezpośrednim sąsiedztwie gniazda. Po opuszczeniu gniazda często na nie wracają i nocują w nim. Młode usamodzielniają się pokarmowo dopiero po prawie miesiącu od wyklucia (podobnie oceniają Redfern i Alker 1996) i również w tym okresie stabilizuje się długość ich skrzydła (Nowak 2007, Król i in. 2002). Pozostawanie podlotów w sąsiedztwie gniazda jest tłumaczone niską mobilnością młodych i w związku z tym ich wysoką podatnością na drapieżnictwo (Naef-Daenzer 2001) oraz dużym kosztem energetycznym wytwarzania upierzenia (Lindstrom i in. 1993). Zatem ewentualna ocena przeżywalności młodych w okresie gniazdowym obejmuje zaledwie 1/3 okresu ich dojrzewania – powstaje zatem pytanie, czy mierząc sukces gniazdowy rzeczywiście zyskujemy miarodajny wskaźnik dostosowania tego gatunku.

Miar sukcesu rozrodczego związanych z gniazdem używa się zazwyczaj dla dziuplaków, u których zróżnicowanie wielkości lęgów i osiąganego sukcesu gniazdowego jest bez porównania większe niż u rokitniczki. W badanej populacji rokitniczek niemal regułą jest 5 jaj i 5 wyprowadzonych młodych, więc śmiertelność gniazdowa, różnicująca liczebność piskląt w obrębie gniazda jest na przykład w porównaniu do sikor naprawdę znikoma (por. Zajac 1995, 1999). Zatem sukces samca rokitniczki nie różnicuje się śmiertelnością jakiejś proporcji jaj lub młodych w obrębie lęgu, ale dużymi „modułami”: liczbą samic i liczbą lęgów.

Drugim czynnikiem wyraźnie różnicującym dostosowanie osobników rokitniczki jest rekrutacja; wydaje się ona miernikiem najbliższym rzeczywistemu dostosowaniu – liczbie osobników potomnych dożywających do rozrodu. Jednak miara ta posiada dość istotne a słabo zbadane ograniczenia, dotyczące zwłaszcza zjawisk związanych z rekrutacją, zachodzących w większej skali przestrzennej (Lambrechts i in. 1999, Dale i in. 2006). Trudno bowiem stwierdzić, czy wśród młodych opuszczających gniazda w badanej populacji nie ma osobników, które w trakcie rozprzestrzeniania się nie przeniosą się do innej, nieraz bardzo odległej populacji. Zasięg dyspersji rekrutów w stosunku do miejsca urodzenia dość często obejmuje sąsiednie subpopulacje (Foppen i in. 1999). Jeżeli populacje te nie zostaną objęte badaniami, młode które przystąpią tam do rozrodu, pozostaną nie wykryte, co zaniży ocenę dostosowania ich rodziców. W badanej populacji rokitniczki regularnie wykonywano kontrole przyległych części doliny Nidy, w celu wykrycia ewentualnych rekrutów, jednak jak dotąd były one wykrywane tylko na obszarze badań, jedynie sporadycznie w ich bezpośrednim otoczeniu. Z drugiej strony, notujemy pojedyncze osobniki dorosłe, które „znikają” na jakiś czas z populacji, po

czym pojawiają się ponownie, co wskazuje, że mogą podejmować w tym czasie lęgi poza badanym obszarem. Zjawisko dalekiej zmiany w lokalizacji terytorium nie jest zbyt częste, co potwierdzają badania rokitniczki na Węgrzech (większość osobników powraca na terytorium w odległości do 200 m od zajmowanego w poprzednim roku – Vadasz i in. 2008). W badaniach Prochaski i Reifa (2002), na 1655 wiadomości powrotnych z terenu Czech i Słowacji, 96% lęgowych ptaków dorosłych stwierdzano ponownie w tym samym miejscu, co poprzedniego roku. W przypadku osobników młodocianych liczba obserwacji z tych krajów była niewielka i trudno uznać jej reprezentatywność, jednak wskazywała na możliwość dalekiej dyspersji (na 9 notowań ptaków obrączkowanych w gniazdach, 8 gnieździło się w miejscu wygłędu, natomiast jeden osobnik został stwierdzony w odległości 26 km od miejsca wylęgu).

Wpływ zmienności wewnątrz siedliska na dostosowanie osobników przejawia się najsilniej w zróżnicowanej rekrutacji młodych – młode pochodzące z lepszych stanowisk lęgowych, w roku następnym pojawiają się częściej w badanej populacji. Jednak w ciągu dość długiego czasu (od pierwszej jesiennej wędrówki, po początek pierwszego sezonu lęgowego) osobniki młodociane podlegają różnorodnym czynnikom ekologicznym, działającym na nie daleko poza obszarem, na którym się urodziły i do którego powracają. Czynniki tego rodzaju powinny zaciemniać, rozmywać wszelkie związki między młodym osobnikiem a stanowiskiem rozrodczym, z którego pochodzi. Jeżeli zatem u długodystansowego migranta, jakim jest rokitniczka, takie związki mimo wszystko są wykrywalne, świadczy to o ich dużej sile. Jeżeli obserwujemy związek między jakością stanowiska lęgowego, z którego podlot pochodzi, a jego późniejszą rekrutacją, to znaczy, że przeżywalność młodego osobnika musi pozostawać pod niezwykle silnym wpływem rodzinnego terytorium. Biorąc pod uwagę fakt, że większość młodych osobników zachowuje upierzenie juwenilne aż do pierzenia się na zimowisku (ocenia się, że tylko 11–19% młodocianych osobników pierzy się częściowo przed migracją, Redfern i Alker 1996), wpływ jakości miejsca urodzenia na perspektywy przeżycia migracji staje się bardzo prawdopodobny.

Jednak samo przeżycie okresów migracji i zimowania nie jest jedynym warunkiem rekrutacji – istnieją na pewno czynniki populacyjne określające prawdopodobieństwo zajęcia terytorium i przystąpienia do rozrodu. Niestety, niewiele wiadomo o procesie przejścia młodocianych osobników do statusu osobnika lęgowego. Niewątpliwie, duży wpływ modyfikujący rekrutację lokalną powinien być związany z liczebnością populacji i wielkością imigracji do badanej populacji (Watkinson i Sutherland 1995).

System lęgowy rokitniczki w odniesieniu do dostosowania samca to mechanizm oparty na dwu wyraźnych modułach:

- ✓ siedliskowym, w którym jakość siedliska jest silnie zróżnicowana na poziomie osobników, a jakość osobniczych stanowisk lęgowych może różnić się wielokrotnie,
- ✓ płciowym, w którym sukces kojarzeniowy samców jest silnie zróżnicowany ze względu na liczną frakcję osobników niełgowych, poliginię i wiarołomstwo,

Moduły te funkcjonują w sezonowym układzie środowiska, co ma doniosłe konsekwencje. Mianowicie, co roku osobniki muszą opuścić swoje stanowiska lęgowe, wyruszyć na daleką wędrówkę i w następnym roku proces zasiedlania siedliska rozpocząć na nowo, co zapewnia samcom całkowicie nowe „rozdanie” stanowisk lęgowych. W takiej sytuacji kluczowy wydaje się trzeci, chyba najważniejszy moduł, uruchamiający cały mechanizm systemu rozrodczego rokitniczki:

✓ jakość osobnicza, wyrażająca się głównie datą przylotu, która ma wpływ na wszystkie pozostałe elementy, bowiem wcześniejszy przylot umożliwia zajęcie lepszego terytorium, gwarantuje wysoki sukces kojarzeniowy, zaś kojarzenia i dobre terytorium zapewniają ostatecznie wysoki sukces rekrutacji.

Jak już wspomniano, data przylotu uzależniona jest głównie od indywidualnej jakości osobnika i/lub jego wieku. Wędrówka, zwłaszcza składająca się z długich etapów, znakomicie weryfikuje fizjologiczną wydolność organizmu ptaka (Klaassen 1996). Jak wykazał Møller i in. (2004) poziom infekcji i odporność immunologiczna osobnika to cechy wyraźnie powiązane z czasem przylotu. Warto podkreślić, że dokładnie te same cechy są powiązane z wielkością repertuaru samca rokitniczki (rozdz. II), co ma bezpośrednie przełożenie na zachowania godowe i sukces kojarzeniowy, głównie poligynię. Wcześniejszy przylot osobników ze starszych klas wieku umożliwia również „awans” terytorialny – zajmowanie lepszych stanowisk osobnikom starszym.

Czy jednak model ten można uznać za wyczerpujący? Istnieją przynajmniej dwa obszary, w których wymaga on dalszych badań. Na podstawie dotychczasowych rozważań można przyjąć, że wcześniejsza data przylotu oznacza, że młode, które przetrwały do rozrodu, dziedziczą wysoką jakość rodzica i to jest przyczyna ich wyższej przeżywalności. Warto jednakże zauważyć, że oprócz wpływu dziedziczenia model ten może być silnie komplikowany lub zakłócany przez czynniki środowiska i wzajemne korelacje między zmiennymi.

Jakość wybieranego terytorium bardzo zmienia się z wiekiem ptaka. Zatem, po pierwsze, wybór terytorium dokonywany przez młodociane samce nie jest optymalny, bowiem często zajmują one terytoria o marginalnej jakości, często są też nielegowe. Po drugie, lepsza jakość terytorium wynika nie tylko z wyższej jakości genetycznej samca, jak możnaby wnosić z większej przeżywalności osobników o wysokiej genetycznej jakości (Mauck i in. 2004), ale i z nabytego doświadczenia, które się nie dziedziczy, a które może pomóc osiągnąć wyższy sukces rozrodczy (Cichon 2003, Sendecka i in. 2007). Ponadto wczesne zajęcie terytorium, nawet niskiej jakości, daje dużo czasu wyprowadzonym z niego młodym na zdobycie wzorców zachowania (dominacja) i doświadczenia oraz na zgromadzenie dużej ilości zapasów przed jesienną wędrówką (Matthysen 1990, Harris 1992, 1994, Velando 2000).

Jedną z przyczyn, dla jakich niektóre samce nie osiedlają się pomimo istnienia wolnych stanowisk lęgowych, może być właśnie kwestia wieku i różnych związanych z tym, trudno wymiernych „wartości dodanych”. Skoro w młodym wieku wybór terytorium jest i tak ograniczony do gorszych stanowisk i obciążony błędem, a spodziewany sukces niewielki, to warto podjąć grę o jak najlepsze terytorium, nawet ponosząc ryzyko, że osobnik poświęcający czas na szukanie najlepszego terytorium nie osiedli się w danym sezonie w ogóle. Zasiedlenie w przyszłości, w starszym wieku, bardzo dobrego miejsca może mu to z powodzeniem zrekompensować (Zack i Stutchbury 1992, Ens i in. 1992, 1995). Oczywiście wielu osobnikom nie uda się to, ale dobór naturalny powinien tutaj optymalizować prawdopodobieństwo takiego wydarzenia. Dobór naturalny będzie zatem wywierał częstotliwość dwu strategii: 1. dochowania się rozradzającego się potomstwa z suboptymalnego terytorium (duże prawdopodobieństwo zajęcia terenu, małe prawdopodobieństwo przeżycia młodych), w porównaniu do 2. dochowania się rozradzającego się potomstwa z bardzo dobrego terytorium (małe prawdopodobieństwo zajęcia takiego terytorium, ale duże prawdopodobieństwo przeżycia pochodzących z niego młodych).

Kluczowe jest tutaj istnienie różnic między stanowiskami lęgowymi w dostosowaniu. Opierając się na metodyce wyznaczania stanowisk lęgowych (Zajac i in. 2008b), można je zwaloryzować, a następnie porównać ich produktywność. Według Zajaca i in. (2008b) tylko około 1/5 stanowisk lęgowych w ogóle produkuje rekruty, a nawet wśród nich zmienność może sięgać od 1 do 6 rekrutów. Zatem warto zauważyć, że na większości stanowisk raczej nie opłaca się podejmować rozrodu. Zaś dla zdobycia najlepszych stanowisk można z powodzeniem opóźnić rozród, aby osiągnąć bardzo wysoki sukces lęgowy. Taki mechanizm tłumaczy z dużym prawdopodobieństwem tak wysoką liczbę niełgowych samców.

Oczywiście relacja między siedliskiem a osiedlaniem się nie jest idealna. Wpływ różnych powiązań środowiskowych prawdopodobnie jest odpowiedzialny za brak relacji między jakością terytorium a datą osiedlania się, stwierdzany w niektórych latach (Tab. 7). Liczba samców osiedlających się w różnych latach jest bardzo zmienna, co może wynikać z ogólnych wahań populacji tego gatunku. W przypadku stanowisk lęgowych, nie każde może być takie samo co roku, jakość niektórych z nich może spadać poniżej poziomu gwarantującego jakikolwiek sukces na skutek działania lokalnych czynników środowiskowych. Na przykład, kolonizacja mszyc nie musi być powtarzalna z roku na rok i między stanowiskami lęgowymi. W niektórych latach stanowiska o podobnym pokryciu trziną mogą się różnić ilością mszyc na skutek zupełnie losowych przyczyn – zmiany kierunku wiatru, który zniósł kolonizujące formy mszyc zamiast z zachodu na wschód, w kierunku odwrotnym. Zatem jakość danego stanowiska lęgowego nie zawsze jest powtarzalna, a jej wartość musi być oceniana przez osobniki w zależności od aktualnych warunków całego środowiska i aktualnych różnic między poszczególnymi stanowiskami lęgowymi.

Jest rzeczą udowodnioną, że stan odżywienia samicy wpływa na jej płodność i datę rozrodu (np. Davies i Lundberg 1985). W swojej bardzo ważnej pracy Price i in. (1988) zwracają uwagę na konsekwencje istnienia zmienności w tego rodzaju czysto środowiskowej cesze – dobrze odżywiona samica będzie gnieździła się wcześniej, osiągnie dzięki temu wyższy sukces rozrodczy, chociaż genetyczny zapis jej daty gnieźdzenia się może być daleki od optymalnego. Podobnie może być z jakością osobniczą, która może podlegać silnym zakłóceniom. Zakażenie pasożytem na wędrowce może mieć charakter czysto losowy i osobnik o wysokiej jakości może którejś wiosny przylecieć późno, ostatecznie zwalczyć infekcję, ale pozostać bez szans na uzyskanie terytorium. Następnej wiosny, przylatując wcześniej, bez trudu się osiedli.

Warto jednakże zwrócić uwagę również na inną konsekwencję występowania korelacji między omawianymi głównymi elementami systemu rozrodu rokitniczki. Mianowicie, w środowisku biologów toczy się od dawna spór (szczególnie zagorzały wśród psychologów i antropologów) dotyczący natury czynników determinujących zachowanie zwierząt, czy mają one podłoże genetyczne czy środowiskowe (ang. *nature vs nurture*). W modelu który opisują, cechy środowiskowe są tak ściśle współliniowe z cechami genetycznymi, że ich rozdzielanie nie ma żadnego uzasadnienia. W zasadzie, oprócz opisanych wyżej potencjalnych czynników zakłócających ten związek w niektórych latach, opisana relacja powoduje, że w statystycznie istotnej większości przypadków zawsze samiec lepszej jakości genetycznej przylatuje wcześniej, samiec przylatujący wcześniej będzie miał lepsze terytorium i w konsekwencji wyższe dostosowanie.

Przy omawianiu szczegółów systemu lęgowego rokitniczki nie sposób nie zauważyć, że znajomość szczegółów biologii ma ważne znaczenie w metodyce badań ekologicznych. Publikacja Svenssona (1978) opisuje występowanie konkurencji międzygatunkowej między rokitniczką a trzcinniczkiem i jest uważana za jeden z ważniejszych i nielicznych przykładów, w których dokładnie rozpoznano i opisano mechanizm działania konkurencji międzygatunkowej (np. Haila 1982, Moskat i in. 1992, Leisler i in. 1997, Honza i in. 1999). Mechanizm ten jednak, chociaż cytowany, w badaniach prowadzonych na innych gatunkach nie potwierdza się (np. Seather 1983, Martin i Thibault 1996).

Svensson na podstawie liczeń śpiewających, nieznakowanych ptaków stwierdził, że z chwilą przylotu trzcinniczek *Acrocephalus scirpaceus*, rokitniczki śpiewające dotąd w trzcinowiskach milkną i znikają, a jednocześnie śpiewające samce tego gatunku pojawiają się na terenach otaczających trzcinowiska. Na tej podstawie wysnuł wniosek, że trzcinniczek wygania lęgowe samce rokitniczki z trzcin, co jego zdaniem potwierdzał brak lęgów rokitniczki w trzcinach. Uznał te obserwacje za dowód ostrej konkurencji międzygatunkowej. Na bazie szczegółowych obserwacji obrączkowanych osobników łatwo ten wzorzec zachowania się wytłumaczyć inaczej. Moment przylotu trzcinniczek pokrywa się z końcem okresu kojarzeń rokitniczki, który objawia się zaprzestaniem śpiewu przez samce (Borowiec 1999). W trzcinowiskach nie widuje się już zatem śpiewających samców, a po złożeniu jaj i rozpoczęciu wysiadywania samce są dość skryte lub wznawiają śpiew poza trzcinowiskami, bowiem skojarzywszy się z samicą wiele samców zakłada dodatkowe drugie terytoria, z reguły poza najlepszymi łanami trzcin (Zajac i in. 2008a). Poza tym, samce późno gnieźdzące się i nielegowe pojawiają się przez cały sezon poza najlepszymi łanami trzcin. Wiele samców tokujących w trzcinowiskach zakłada gniazda poza nimi, wręcz z reguły są lokowane na ich obrzeżach w turzycach, rzadko w samym litym łanie trzcin (Król i in. 2002). Dodatkowo, dokonując tysięcy obserwacji konfliktów między rokitniczkami, nie udało nam się zaobserwować konfliktów między rokitniczką a trzcinniczkiem, których częstość i intensywność przy tak dramatycznym wpływie trzcinniczka na dostosowanie rokitniczki powinna być ogromna. Wydaje się więc, że w świetle najnowszej wiedzy, hipotezę o intensywnej antagonistycznej konkurencji trzcinniczka wobec rokitniczki należy odrzucić.

6.2. Dobór płciowy

Czy system rozrodu rokitniczki w opisywanej formie mógł wpłynąć na ewolucję tak nadzwyczajnego sygnału socjalnego, jakim jest śpiew rokitniczki? Jak wynika z prezentowanych danych, samce są wybierane przez samice na podstawie daty przylotu i jakości śpiewu, zatem w oderwaniu od jakości siedliska. Do podobnych konstatacji prowadzą badania nad zróżnicowaniem repertuaru śpiewu w brytyjskiej populacji rokitniczki (rozdz. II). Wydaje się, że śpiew jest manifestacją jakości samca, jednak istnieje pewna rozbieżność między badaniami, jeżeli chodzi o to, co tak naprawdę samiec otrzymuje w zamian za swoją jakość. Z pracy Catchpole'a (1980) oraz Buchanan i Catchpole'a (1997) wynika, że śpiew wpływa na przyspieszenie kojarzeń. Czyli skutkiem bogatego repertuaru nie jest zmiana systemu kojarzeń np. na poligyniczny, a jedynie przyspieszenie kojarzenia monogamicznego, co wydawałoby się zgodne z przeważającym monogamicznym systemem

kojarzeń tego gatunku (Zajac i Solarz 2004). Z drugiej strony, wyniki badań Bella i in. (1997) oraz wyniki referowane w tym opracowaniu wskazują raczej na poligynię jako główny zysk z utrzymywania bogatego repertuaru śpiewu. Borowiec (1999) bezspornie wykazała zależność między wcześniejszym przylotem samca a występowaniem poligynii, co potwierdziły później badania Zajaca i in. (2008a), którzy wykazali, że typowe zachowania prowadzące do poligynii, czyli wznawianie śpiewu, związane są z datą przylotu – im wcześniej samiec przybywa na lęgowisko, tym częściej wznawia śpiew.

Trudno nie zauważyć, że wszystkie te obserwacje mają jeden wspólny mianownik – wcześniejsze przybycie samców o bogatszym repertuarze śpiewu. Możliwe jest zatem, że Catchpole (1980) pomylił skutek z przyczyną (na co zresztą wskazuje praca Buchanan i Catchpole'a, 1997) – nie wydaje mi się, by to śpiew wyzwalał szybsze kojarzenia, lecz raczej samce o wyższej jakości, starsze, mniej zapasożyczone, przybywające wcześniej mają bogatszy śpiew, co ostatecznie potwierdza najnowsza publikacja tego zespołu (Nicholson i in. 2007). Samice przybywają później, zatem nie mogą zauważyć momentu przylotu samca, nie mogą go na tej podstawie ocenić, mogą natomiast dowiedzieć się czegoś o jego kondycji słuchając jego śpiewu; mogą również ocenić jego jakość na podstawie jakości jego terytorium. Samiec o bogatym śpiewie i dobrym terytorium jest wyższej jakości osobniczej, zatem jest częściej wybierany przez kolejno osiedlające się samice także z tego względu, że daje nadzieję na ukończenie lęgu w sezonie; samce, które przyleciały późno, nie przywabiają drugiej samicy, bowiem samica nie zdecyduje się ona na lęg, którego nie zdąży ukończyć.

Jak siedlisko mogło wpłynąć na ewolucję tak bardzo zróżnicowanego sygnału socjalnego? Możliwe, że w rozległych łańcuchach szuwarów jakość każdego terytorium jest podobna, niewiele cech mogło różnicować jakościowo samce, poza rodzajem mechanicznego zwrócenia uwagi samicy na siebie, odróżnienia się od innych przez wplecenie w swój śpiew odmiennego sygnału (ang. *passive attraction*, Parker 1982, 1983). Im wartościowszy samiec tym wcześniej przylatywał i zajmował lepsze siedlisko – większy łańcuch wysokich szuwarów. Jednak im większy łańcuch, tym więcej podobnych samców obniżających jego prawdopodobieństwo skojarzenia się. W takiej sytuacji, samce odróżniające się nietypowym sygnałem od innych samców, podobnych wielkością ciała więc i zapewne natężeniem dźwięku miały przewagę selekcyjną – kojarzyły się wcześniej i zapewne z większym prawdopodobieństwem.

Samo natężenie dźwięku z punktu widzenia samca nie jest, moim zdaniem, istotnym sygnałem, bo pod tym względem zawsze będzie miał przewagę samiec, który, być może przypadkowo, znajdzie się bliżej samicy. Poza tym natężenie dźwięku zwiększane na skutek działania doboru płciowego dość szybko może napotkać na ograniczenia konstrukcyjne (Arnold 1992), np. tzw. *design limits*. Również nakłady energetyczne na emisję dźwięku będą ograniczały dalsze zwiększanie jego nasilenia. Zatem wkrótce wszystkie osobniki w populacji osiągnęłyby górny pułap wartości tej cechy. Natomiast wplecenie dziwnego dźwięku do znanej samicy frazy mogło zwracać jej uwagę. I jak widać ze śpiewu rokitniczki i innych gatunków, ta droga zwiększania atrakcyjności samca nie ma ograniczeń konstrukcyjnych, poza wydolnością mózgu samca, zatem bogactwo dźwięków może być zwiększane w zasadzie w nieskończoność. Taki system pasywnego przywabiania mógł być wkrótce wzmocniony przez mechanizm genetyczny, bowiem samce będące w stanie wprowadzać nowe dźwięki, tworząc je na nowo lub naśladując inne gatunki, powinny

charakteryzować się większą przestrzenią mózgową, zaś większa przestrzeń mózgowa powinna być sprzężona z generalnie wyższą jakością osobniczą, a zatem i odpornością na pasożyty i heterozygotycznością (Buchanan i in. 1999, Marshall i in. 2003, MacDougall-Shackleton i in. 2005).

Wydaje się, że wbrew założeniom modelu prognozy poligynii, siedlisko nie ma wpływu na częstość tego zjawiska u rokitniczki. Można to wnosić z jakości polityterytoriów – drugie samice osiedlają się na znacznie gorszych terytoriach niż pierwsze, chociaż jakość pierwszego i drugiego terytorium jest skorelowana (Zajac i in. 2008a). Biorąc pod uwagę ogromne różnice w jakości terytoriów monogamicznych samców oraz ewidentną wyższość jakości terytoriów pierwszych w porównaniu do terytoriów zakładanych przez samce jako kolejne (Zajac i in. *l.c.*), wydaje się, że cele poligynii są wyłącznie niebezpośrednie, związane ze spodziewaną wysoką jakością genetyczną potomstwa. System polityterytorialny sprzyja właśnie kojarzeniom podnoszącym jakość potomstwa, również poprzez wiarołomstwo, jak to sugerowano u *Acrocephalus bistrigiceps*, gatunku należącego do tego samego rodzaju (Hamao i Saito 2005). U rokitniczki stwierdzono występowanie wiarołomstwa (Lanfors i in. 1998, Buchanan i Catchpole 2000, K. Śnigórska i W. Bielański – dane niepubl.), zatem być może polityterytorialny behawior służy tylko zdobywaniu dodatkowych kojarzeń przez samice i z tego względu kolejne terytoria są tak niskiej jakości (Zajac i in. 2008a). Najnowsze badania (Marshall i in. 2007) wydają się nie potwierdzać tej hipotezy, jednak biorąc pod uwagę wyniki Hamao i Saito (2005; *A. bistrigiceps*), czy Hasselquista i in. (1996; *A. arundinaceus*) powstaje pytanie, dlaczego rokitniczki miałyby zachowywać się odmiennie od blisko spokrewnionych gatunków?

Odpowiedź wydaje mi się leżeć w niewłaściwym przeprowadzeniu porównania jakości samców pierwszych i samców spoza pary przez Marshall i in. (2007). Jak widać z ich rycin 1a praktycznie w każdym z 10 analizowanych przypadków jakość samca spoza pary jest jedynie nieznacznie mniejsza od samca pierwszego. Porównywanie jakości samców w parach wiązanych testem znaków prowadzi do wniosku, że samce spoza pary są gorsze. Tymczasem można założyć, że samce spoza pary są samcami przylatującymi później od samców pierwszych, a wtedy ich jakość jest zawsze niższa, ale wielkość tej różnicy może być niewielka. Ważne jest to, że samce dopuszczane przez samice do kopulacji poza parą mogą być aktualnie najlepsze spośród dostępnych i wtedy zachowanie samicy staje się zgodne z hipotezą „dobrych genów” (Hamilton 1990), jak również z hipotezą unikania konsekwencji skojarzenia się z nieplodnym samcem (Sheldon 1994).

Biorąc pod uwagę, że jakość samca decyduje o dacie przylotu, zaś w badanej populacji data przylotu decyduje w znacznym stopniu o sukcesie samca, wydaje się, że inwestowanie przez samice w datę przylotu swojego potomstwa (zakładając wysoką odziedziczalność tej cechy – Moller 2001) może bardzo skutecznie zwiększać jej dostosowanie łączne (ang. *inclusive fitness*), nawet przy przeważającym monogamicznym systemie kojarzeń. Przy ogromnym zróżnicowaniu jakości terytoriów, dzięki wczesnej dacie przylotu potomek może uzyskać znaczną przewagę w wyższej jakości wcześniej zajętego terytorium i w wyższej liczbie wychowanych na nim rekrutów. Zatem w ten pośredni sposób, jakość siedliska może mieć związek z działaniem doboru płciowego i ewolucją tak skomplikowanego sygnału, jakim jest śpiew. Myślę, że ten schemat rozumowania potwierdza silna konkurencja samców o terytoria i występowanie wiarołomstwa, podczas gdy częstość po-

ligynii pozostaje niewielka (Zając i Solarz 2004). Model ten potwierdzają również badania Langefors i in. (1998), którzy stwierdzili, że samce osiedlające się wcześniej, częściej osiągały potomstwo na drodze wiarołomstwa. Badania Catchpole (1980) oraz Buchanan i Catchpole (1997) z kolei sugerują związek urozmaiconego śpiewu z wcześniejszymi kojarzeniami monogamicznymi.

Inwestowanie przez samicę w niebezpośrednie korzyści – genetyczną jakość potomstwa – akurat w odniesieniu do daty przylotu, więc i efektywności migracji, ma jeszcze jeden dodatkowy aspekt. W wielu badaniach donoszono, że osobniki przystępujące do rozrodu wcześniej w sezonie osiągają wyższy sukces reprodukcyjny (Hochachka 1990, Rowe i in. 1994, Wiggins i in. 1994, Verhulst i in. 1995, Naef-Daenzer i in. 2001).

Czy różnicowanie śpiewu ma również funkcję terytorialną? Według Catchpole'a (1988) samce, w przeciwieństwie do samic, nie wykazują żadnych szczególnych reakcji na śpiew o różnym bogactwie repertuaru. Abstrahując od wyników Catchpole'a (*l.c.*), skoro samica na podstawie różnicowania śpiewu ocenia jakość samca, czemu nie miałaby tego robić również samiec konkurujący o terytorium? Przecież informacja o wyższej jakości potencjalnego przeciwnika jest nie do przecenienia dla osobnika angażującego się w konflikt. Wiadomo, że tak dzieje się u nura lodowca *Gavia immer*, gdzie samce oceniają swoją jakość na podstawie siły głosu (Mager III i in. 2007). Ponadto, w badanej populacji rokitniczek bardzo częste i intensywne są konflikty terytorialne w okresie śpiewu i toków, a nie w okresie receptywności samic (Tab. 2). Biorąc pod uwagę wzorzec występowania nielegowych samców o wysokiej jakości pojawiających się na samym początku sezonu, duża częstość konfliktów występuje w okresie konkurencji o terytoria. Przy tak znacznej częstości pojawiania się na powierzchniach badawczych samców nielegowych na początku sezonu, liczebność konfliktów musi być wysoka, bowiem każdy pojawiający się nowy samiec najprawdopodobniej przynajmniej raz sprawdza rezydenta (Mager III i in. 2007). Wydaje się zatem, że kwestia ta wymaga dalszych badań.

6.3. Siedlisko, dostosowanie osobników i regulacja liczebności populacji

W dotychczasowych badaniach (Zając i in. 2008b) udało się nam wykazać, że w badanej populacji istnieją warunki dla potencjalnego wpływu mechanizmów regulacji zależnej od stanowiska (ang. *site-dependence* – Rodenhouse i in. 1997, McPeck i in. 2001). Biorąc pod uwagę bardzo duże różnicowanie jakości stanowisk lęgowych, od kilku bardzo dobrych po kilkadziesiąt w zasadzie nie przynoszących żadnego sukcesu reprodukcyjnego, zmiany zasięgu przestrzennego populacji w zależności od liczebności populacji i budowy siedliska, oraz różnicowaną rekrutację młodych, badana populacja spełnia podstawowe wymagania takiego mechanizmu. Ten mechanizm regulacji liczebności populacji jest łatwiejszy do zaobserwowania przy wysokich jej wahaniami. W polskiej populacji rokitniczki wahania te wynikają najprawdopodobniej z tych samych uwarunkowań środowiskowych na przelotach i na zimowiskach, co w populacjach zachodnioeuropejskich (rozdz. II).

Powstaje pytanie, na ile mechanizm *site-dependence* to mechanizm regulacji liczebności populacji, a na ile tylko ograniczania jej wzrostu (*sensu* Krebs 2002). Pozostawiając tę kontrowersję nierozstrzygniętą w odniesieniu do badanej populacji, zwrócę jed-

nak uwagę, że im mniejsza liczebność populacji, tym częściej samce nie są ograniczane przestrzenią i mogą być politerytoriałne (Zajac i in. 2008b). Jest to więc mechanizm sprzyjający „sprężystości” populacji, czyli zdolności do szybkiej odbudowy w przypadku zmniejszenia jej liczebności, co jest argumentem świadczącym za działaniem regulacji liczebności.

Pomimo potwierdzenia wpływu zróżnicowania wewnątrzsiedliskowego na dostosowanie osobników, na podstawie zebranego dotychczas materiału jest jasne, że badana populacja nie podlega regulacji na bazie własnej reprodukcji i śmiertelności. Przede wszystkim poziom lokalnej rekrutacji jest tutaj zbyt niski by uzupełniać braki wynikające ze śmiertelności (Zajac i in. 2008b), populacja ma charakter otwarty, a imigracja jest wysoka. Co prawda, rekrutacja jest ujemnie skorelowana z liczebnością w roku poprzednim, ale przy krótkich okresach obserwowania liczebności populacji niewiele o regulacji da się powiedzieć. Przyjmowana czasem metoda, jedyna możliwa do zastosowania na materiale pochodzącym z tak krótkiego okresu, sprawdzania ujemnego sprzężenia zwrotnego liczebności na podstawie przyrostu liczebności w roku bieżącym w stosunku do liczebności w roku poprzednim (N_{t+1}/N_t), która powinna ujemnie korelować z liczebnością populacji, nie jest miarodajna ze względu na brak niezależności statystycznej korelowanych prób (Lebreton i Clobert 1991). W zasadzie jedyną miarodajną techniką jest analiza szeregów czasowych z dłuższego okresu, uwzględniającym dodatkowe aspekty (przeżywalność, rozrodczość, cechy środowiskowe).

Liczebność nidziańskiej populacji, a raczej jej struktura, wydaje się bardzo interesująca ze względu na dużą liczbę niełęgowych samców. Dolina Nidy jest niewątpliwie jednym z atrakcyjniejszych terenów dla tego gatunku na północ od Karpat. Potwierdzają to wyniki dotyczące siedliska, wysokie zagęszczenie osobników, dość wysoka w porównaniu do innych polskich populacji powracalność osobników dorosłych (ok. 30%) i ok. 10% lokalna rekrutacja w przeliczeniu na parę łęgową. Potwierdzają to również stwierdzenia dalekich migrantów (z Czech, Węgier, Chorwacji, Egiptu). Czy zatem to atrakcyjność tego terenu jest odpowiedzialna za tę ciekawą strukturę populacji samców?

Jeżeli przyjmujemy słuszność mechanizmu Zacka-Ensa oraz modelu Kokko-Sutherlanda (1998), to obecność tak licznej grupy niełęgowych samców wskazuje na ogromnie wysoką jakość stanowisk łęgowych nad Nidą (im wyższa jakość stanowisk łęgowych do objęcia, tym więcej samców niełęgowych stara się o nie – Kokko i Sutherland 1998), jak i na zróżnicowanie jakości stanowisk łęgowych obecnych na badanych powierzchniach. Dodatkowo wzorzec ich osiedlania się w czasie, wzorzec występowania konfliktów terytorialnych wydaje się być najlepiej wytłumaczalny przez mechanizm Zacka-Ensa. Powierzchnia HT jest najbardziej zmienna z trzech badanych pod względem środowiska i na tej powierzchni również wariancja populacji niełęgowych samców jest największa. Ale, co wydaje się ważne, samce niełęgowe, nawet jeżeli usiłują zdobyć terytorium w oparciu o mechanizm Zacka-Ensa, to w całości funkcjonują jako bufor liczebnościowy dla populacji.

Nasuwa się hipoteza, że samce niełęgowe mogą pojawiać się w tak dużej liczbie ponieważ są nastawione na kopulacje poza parą. Wstępne wyniki badań genetycznych (K. Śnigórska, W. Bielański – inf. ustne) wskazują, że ojcami potomstwa pochodzącego z kopulacji poza parą (ang. *extra pair copulations EPC*) są sąsiedzi – samce na przylegających terytoriach. Dodatkowo warto wskazać na fakt, że najwięcej samców niełęgo-

wych pojawia się w pierwszych dniach po przylocie pierwszego samca, równocześnie z samcami lęgowymi, wyraźnie przed osiedlaniem się i kojarzeniem się samic. Jeżeli samce te byłyby nastawione przede wszystkim na wiarołomne samice, nie powinny wtedy tokować, aż do momentu pojawienia się samic. Powinny osiedlać się gdziekolwiek, bowiem ich sukces kojarzeniowy nie byłby uzależniony od jakości siedliska. Niewątpliwie ta ogromnie interesująca kwestia wymaga dalszych badań, które będą kontynuowane w naszym zespole.

Liczebność całej populacji rokitniczki na badanych powierzchniach wykazuje istotny związek nie z liczbą lęgowych samców, ale z liczbą samców niełgowych – to ich liczebność głównie znacznie różni się w różnych latach i one właśnie generują zmienność w liczebności ogólnej populacji. Niewątpliwie na obszarze badań brak kierunkowych zmian w pojemności siedliska – cała badana nidziańska populacja nie rośnie, ani nie maleje, zatem zmiany w liczebności niełgowych samców muszą wynikać z czegoś innego. Można postawić pytanie, na ile ta zmienność liczebności wynika z bezwzględnych wahań liczebności całej populacji związanych z mechanizmami ograniczającymi liczebność na wędrowkach i na zimowiskach, a na ile jest związana z jakością terytoriów nad Nidą. Warunki na lęgowiskach powinny mieć wpływ na zainteresowanie osiedlających się tam samców, zatem również, a nawet przede wszystkim, kształtować liczebność niełgowych samców, jak to przewiduje model Kokko i Sutherlanda (1998). Model ten przewiduje również, że jakiegokolwiek zmiany w jakości siedlisk odbijają się najszybciej na liczebności niełgowych samców, a to ma już bezpośrednie implikacje dla ochrony przyrody.

6.4. Wnioski dla ochrony przyrody

Obecnie w ochronie przyrody zdajemy sobie sprawę z roli niewielkich, ale bogatych przyrodniczo obszarów dla zachowania różnorodności biologicznej (tzw. *biodiversity hotspots*⁹, Myers 1988). Podobnie, cały dorobek klasycznej ekologii populacyjnej zwraca uwagę na wpływ wewnętrznej zmienności siedliska na dynamikę populacji. Ciągłość istnienia populacji o dużym zasięgu przestrzennym, której liczebność podlega ogromnym wahaniom pod wpływem silnych i niezależnych od zagęszczenia czynników środowiska, jest gwarantowana istnieniem refugium, z których populacja może się rozprzestrzenić po ustąpieniu niekorzystnych warunków (Andrewartha i Birch 1954). Podobnie jest w przypadku czynników środowiska zależnych od zagęszczenia, na przykład presji drapieżnictwa (Huffaker 1958, 1991). Również bardzo ostatnio popularny model „źródło-ujęcie” zwraca uwagę na możliwość istnienia niewielkiego źródła odpowiedzialnego za podtrzymywanie całych systemów populacji (Pulliam 1988). Model metapopulacji w jego oryginalnym ujęciu zwraca uwagę na wewnętrzną heterogeniczność siedliska w czasie i przestrzeni (Levins 1969), a niektóre modele uwydatniają rolę jakości stanowisk poszczególnych osobników (Pulliam i Danielson 1991, Rhodenhouse i in. 1997).

Tego rodzaju modele mają podstawowe znaczenie dla ochrony i zarządzania populacjami, szczególnie w przypadku zagrożonych gatunków. Podobnie jak ma to miejsce w modelu „źródło-ujęcie” Pulliama (1988), likwidacja niewielkich mikrosiedlisk, odpo-

⁹ – patrz: <http://www.biodiversityhotspots.org>

wiadających za podtrzymywanie istotnej części populacji, lub miejsc refugialnych, gwarantujących przeżycie w trudnych warunkach sezonowego środowiska, stanowi ogromne zagrożenie dla chronionego gatunku. Wnioski wypływające z tych modeli są wdrażane do praktyki, jednak – takie jest moje odczucie jako praktyka ochrony przyrody – wdrażane są głównie w odniesieniu do zagrożeń wypływających z fragmentacji i izolacji. Zagadnienie wyjątkowej wartości niektórych, niewielkich płatów siedlisk, nie istnieje w praktyce ochrony przyrody, bowiem problemem pozostaje przede wszystkim rozpoznawanie takich miejsc.

Nawet na podstawie omawianych tutaj wyników można podać pewne proste rozwiązania, pozwalające na identyfikację fragmentów siedliska o wyjątkowej wartości. Przede wszystkim bardzo czytelnym sygnałem odzwierciedlającym jakość siedliska jest wzorzec osiedlania się osobników. Według zasady pierwszeństwa (Pulliam i Danielson 1991) najlepsze stanowiska rozrodcze będą zawsze zajmowane na początku sezonu. Dodatkowo wzorzec ten można potwierdzić analizując stopień zajmowania stanowisk rozrodczych w różnych latach (Sergio i Newton 2003, Zajac i in. 2008b). Stopień zajmowania stanowisk ma jednak wadę jako metoda, bowiem wymaga prowadzenia co najmniej kilku lat obserwacji (Sergio i Newton 2003).

Występowanie niełęgowych samców w pewnych miejscach, dotąd uważane było za przejaw raczej niskiej jakości lokalnego siedliska, gdyż ich obecność wskazywała na taką jakość środowiska, która nie pozwala nawet na przystąpienie do rozrodu. Tymczasem według Kokko i Sutherlanda (1998) obecność licznych niełęgowych samców może wskazywać na wzmogoną konkurencję o stanowiska rozrodcze o najwyższej jakości. Wśród praktyków ochrony przyrody powinna zostać upowszechniona wiedza, że liczne występowanie niełęgowych samców niekoniecznie świadczy o tym, że dany obszar (stanowisko) jest bezwartościowy.

Na podstawie obserwacji czasu osiedlania się osobników w ciągu sezonu można wykryć cechę środowiskową, która niezależnie od pory roku może być używana do oceny jakości siedliska. Cechą taką w omawianym przypadku rokitniczki, są wysokie szuwary. Z punktu widzenia praktyki ochrony przyrody, zwłaszcza obecnie, kiedy harmonogramy inwestorów są tak bardzo napięte, ogromnie ważna jest możliwość oceny jakości siedliska, dokonana poza sezonem lęgowym, na podstawie odpowiedniej jego cechy, na przykład roślinności. Jednakże należy pamiętać o dość dużym prawdopodobieństwie zerwania powiązania między sygnałem środowiskowym, a dostosowaniem osobników, występującym w anatrofogenicznych siedliskach (mechanizm pułapki ekologicznej; Misenhelter and Rotenberry 2000; Kokko and Sutherland 2001; Shochat i in. 2005).

Opisanie przestrzennej struktury jakości stanowisk lęgowych umożliwia lepsze zarządzanie przestrzenią. Zakładając, że warunki siedliska charakterystyczne dla powierzchni HT, występowałyby w populacji rzadkiego gatunku, to wielkie obszary pokryte ubogimi stanowiskami lęgowymi mogłyby być dość swobodnie zmienione bez istotnego naruszania kondycji tej populacji. Jednak przekształcenie siedliska w południowej części tej powierzchni, gdzie powtarzalność zajmowania terytoriów (Zajac i in. 2008b) oraz produkcja młodych jest największa, byłoby katastrofalne dla tej populacji (Pulliam and Danielson 1991, Watkinson and Sutherland 1995).

Warto również pamiętać o ujemnych stronach tak silnego zróżnicowania jakości stanowisk lęgowych. Może ono być dla populacji niezwykle niebezpieczne, ze względu na

mechanizm awansu terytorialnego. Jeżeli rokitniczka byłaby gatunkiem łownym, to odstrzelenie samca na powierzchni HT w najbardziej wysuniętym na zachód płacie trzcin (Ryc. 30) spowodowałoby, że kolejne samce osiedlałyby się tam, bezpośrednio po opróżnieniu tego terytorium. Kontynuowanie odstrzału w tym miejscu, wkrótce doprowadziłoby do likwidacji najlepszych samców i w końcu całej populacji. Podobnie może działać na przykład ulokowanie drogi w pobliżu najlepszego terytorium. Chociaż zasadniczo nie zmieni to liczby stanowisk lęgowych, ani być może ich jakości, przejeżdżające samochody będą zabijać samce zajmujące kolejno to terytorium. Taki mechanizm od dawna był podejrzewany o negatywny wpływ na populacje łownych gatunków kuraków (polowanie na tzw. *zapiewajkę*, czyli pierwszego samca pojawiającego się na tokowisku). Wiadomo, że u gatunków tokowiskowych wszystkie samce dążą do zajęcia centralnego miejsca na tokowisku (Kokko i in. 1998), zatem strzelanie do pierwszego ptaka powoduje nie tylko spłoszenie tokowiska, ale także oddziałują na jakość osobników i liczebność całej populacji. Wyniki uzyskane dla rokitniczki są dodatkowym potwierdzeniem tego niebezpiecznego mechanizmu.

SUMMARY

Habitat selection still remains far from being understood. One of the main reasons for that might be the inappropriate scale of habitat selection analysis. Instead of analyzing large scale processes it seems that much better understanding might be reached through analysis of small scale behavioral decisions of single individuals. Much depends on the spatial patterns of distribution of resources. Older models, like famous Ideal Free Distribution model (Fretwell and Lucas 1969) assume even distribution of resources within habitat, newer approach (Individual Preemptive Distribution, Pulliam and Danielson 1991) tries to explain settlement decisions of individuals on the individual basis, assuming that differences between habitats can be explained on the basis of within-habitat, small scale heterogeneity in distribution of resources.

This thesis will analyze whether magnitude of variation in resources on individual level may have serious consequences to individual strategies of territory acquisition, evolution of breeding systems and population regulation. Heterogeneous character of resources also rise an important question on environmental signals, which might be used by individuals for proper assessment of their breeding sites quality, also on a relationship between quality of the individual and quality of the resources he can monopolize.

I will try to describe a breeding system of sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*, small insectivorous, migrant passerine (Fig. 1), very well known from the strong sexual selection on song diversity (Fig. 2), moderate level of extrapair fertilizations and opportunistic polygyny. However, the details of its breeding system and relationship of its breeding system to environment still remain obscure.

Together with my collaborators I studied a sedge warbler population inhabiting natural wetlands in the Nida valley (Fig. 3–12). We were mist netting and marking with colour rings a 3 subpopulations of sedge warblers inhabiting three neighboring wetlands (Fig. 4): two large areas with reedbeds (called HT and HM) and one small (called SM). The HT plot (Fig. 5–6) was very heterogeneous with regard to relief, which resulted in many concentrated or dispersed small patches of wetland vegetation of different species composition, whereas the HM area (Fig. 7) was composed of few extensive reedbeds. The SM plot was composed of few, fragmented small water bodies (Fig. 8), with large coverage of trees and bushes. The details of the area and used field methods are also described in Zajac i in. (2006, 2008b). Additionally we recorded song of the males (10min), which was subsequently analyzed with regard to repertoire size (Fig. 2). We also measured some morphological traits (details in Zajac 1998).

Sedge warbler seems to be foraging opportunist, however many writers stress its relationship with plum aphid *Hyalopterus pruni*, which inhabits tall wetland vegetation, mainly common reed *Phragmites australis*, in very large numbers. The aphid seems to be important source of food especially during migrations, as the sedge warbler is long distant migrant known from fast migration and large fattening. The strategy of fast migration can be costly as the number of sedge warbler population may vary substantially, due to conditions met by individuals during migration.

Habitat most intensively occupied by sedge warbler is mainly wetlands in river valleys. The whole valley of lower Nida river course was surveyed in 60 cross-valley transects in search of sedge warbler. The survey revealed that occurrence of the species is related to some

of the measured traits of river valley morphology (Fig. 13), i.e. occurrence of old river beds and river valley width (Tab. 5, Fig. 25). However, the analysis of density of the species on three sample sites (HM, HT i SM, Fig. 26) suggests that warblers seems to be more related to reed than to water areas. Analysis of settlement patterns of individual males (fig. 28) show that they choose for settlement territories with high cover of tall wetland vegetation (reed *Phragmites australis* and cattail *Typha latifolia*, Fig. 28–32, Tab. 7). What is important, that both settlement dates and reed cover in particular territories do not differ between two large study plots (HM and HT, Fig. 27, Tab. 6) – that suggests that both sites so different with regard to landcover, are occupied on individual basis – individuals first occupy the best sites in all study plots, filling remaining worse breeding stations gradually as they arrive from winter quarters (Fig. 30–31).

Arrival pattern of individuals (Fig. 15) suggests strong competition for territories. The number of individual conflicts recorded in study plot seems to be more related to territorial conflicts than to the number of receptive females (Fig. 16, Tab. 1 and 2). Territory size seems to be under strong influence of environment – it differs much between study plots (Fig. 17). In all the area during 10 years of study only 14 polygynous matings were recorded (Fig. 18), with no relationship to the study sites. Polygynous mating significantly increased breeding success of males in HT, whereas not significantly in HM (Tab. 3). Polygyny was always sequential – after the mating with the first female, male started to sing and attracted second female. There was no polyandry, however, the change of male between subsequent broods of the same female was observed.

Although female incubates eggs, also one case of incubating male was observed. Both parents share young feeding, however females attend their nests twice as frequently as males do. Food was dominated by small winged insects (probably aphids) and large caterpillars (Fig. 20). Young can fledge even in 12 day after hatching, however they stay dependent on parental feeding until ca 1 month since hatching date, which coincide with the end of wing growth (Fig. 19). The main cause of brood failure is predation and changes of water level (Fig. 21).

Population of studied plots was fairly stable, composed of ca 43 mated males and 31 unmated males (Tab. 4). Their return rate was ca 0.3 between their first and second breeding season. Recruitment per HM plot was ca 1.6 (0.12 per breeding pair) and 2.3 per HT plot (0.008 per breeding pair). No recruit was produced in SM plot. Variation in number of males was much higher among nonbreeding males than among breeding ones (Tab. 4).

In order to find out which part of the breeding cycle has biggest influence upon fitness of the parents, the selection episodes method was used (Arnold and Wade 1984a, b). For each of the selection episodes the opportunity for selection (I) was estimated. Selection episodes included: male survival (Fig. 22), mating success, number of raised broods, clutch size, clutch survival, hatching success, brood survival, proportion of fledged young, local recruitment. The analysis of opportunities for selection reveals (Fig. 23–24), that highest variance of fitness between individuals resulted from episodes related to mating and with recruitment. Episodes related to nest have almost no influence on differences in fitness between individuals.

In the studied population habitat quality in individual territory had significant influence on the lifetime mating success of male, holding it. It was found that area of territory covered by reed and cattail positively influences monogamous mating success of males, however,

reedbed has no significant influence on polygyny or second brood probability (Tab. 8–9). No relationship of landcover to number of fledged young (Tab. 10) or nest predation (Tab. 11) or male survival (Tab. 14) was found. However, tall wetland vegetation had significant influence on probability of local recruitment of young – males with territories with higher cover of tall wetland vegetation has significantly more recruits (Tab. 12–13). Thus the final fitness of the male is influenced by two relationships: territory-mating and territory-recruitment (Fig. 33).

The first relationship may result from direct influence of territory quality, or direct influence of higher individual quality of earlier arriving male (Fig. 34). It is also possible indirect relationship, when earlier arrival allows for occupation of better territory. Results indicate that mating success depends first of all on arrival date (Tab. 15,16), however, this relationship allows also for occupying territories with larger reed cover.

The second relationship (territory-recruitment) should be shaped both by male quality, its territory and mating success, all-over generating quite complicated pattern (Fig. 35). However, mating success cannot influence recruitment because by definition unmated males cannot have recruits, thus only mated males should be studied when searching for ecological factors shaping recruitment (Fig. 36). Analysis of relationship between local recruitment and territory and male quality (arrival date) reveals, that local recruitment more depends on territory quality than male quality (Tab. 15–16).

The final model of breeding system in sedge warbler males predicts that arrival date (male quality) influences mating success directly and through this path influences also final success, whereas among mated males territory quality determines recruitment success (Fig. 37).

There were large number of unmated males in studied population. Their presence in studied population could be explained by attempts of extra-pair copulations. Although analysis of extrapair copulations were not completed before publishing this thesis, thus this possibility cannot be excluded, there is an alternative explanation, that unmated males are males interested in overtaking best territories. These males cannot be regarded as birds passing during migration as substantial part of them is recorded every year (Fig. 38) and most of them breed in study site, when older. They do not differ from breeding male with regard to body traits (Tab. 17). Their song repertoire is not different in relation to monogamous males, both these classes differ in repertoire size only in relation to polygynous males (Tab. 18). With regard to extra-pair fertilizations it should be noticed that, although they arrive slightly later than breeding males (3–10 days, Fig. 39), still they arrive before females become fertile (Fig. 40). The number of conflicts between males is the largest during territory establishment period, not during egg laying. Earlier arriving non-breeding males do not wait for females receptivity, because they stay only for short period of time (Fig. 41, Tab. 19). Time of presence in study plot do not influence their survival (Fig. 42). Those which stay for longer, more frequently come back in next season, however this relationship is not independent from arrival date (Tab. 20), which may suggest that males of higher quality, may stay longer due to earlier arrival, and they come back next year because of their higher individual quality, not prolonged stay.

There is a scheme of territorial “carrier” of males. Usually males in their first breeding season occupy very poor territories, which quality is subsequently improved during next breeding seasons (Tab. 21). Improvement depends on arrival date (Fig. 43), earlier arrivals

improve territory more. Territorial improvement is related to increased recruitment of young (Fig. 44). It seems that breeding success in their first breeding season does not influence territorial improvement in next season (Tab. 22).

In conclusion: it seems, that two keys are needed to understand breeding system of sedge warbler: the first is very diversified breeding success of males, based on within-habitat diversification of resources, the second is pre-emption principle during settlement of arriving males. Breeding success of sedge warbler males diversify in two stages: matings (mainly monogamous, polygynous matings has marginal influence in our population) and local recruitment of young. Both stages are directly or indirectly related to territory quality. If one takes into account also such elements of the sedge warbler breeding system like extremely intensive competition for territories, no territory tenacity during males' lives with stable improvement of territory quality during subsequent seasons, then it seems clear, that other features of its breeding system are also related to above constituent elements:

- fast rate of migration in sedge warbler, with long migration leaps, allows for earlier coming on breeding ground, which allows for occupying the best territories,
- tall wetland vegetation is not only a rich source of food, but also equally important and readable environmental signal, reflecting quality of occupied territory, shortening time of settlement decisions and guaranteeing also high quality of habitat late in the season in period important for young feeding and safety,
- within the sedge warbler breeding system there is a strong collinearity of most important features: early arriving males have high individual quality, occupy the best territories and they have enough time during the season for rising second broods or for polygynous matings,
- heterogenous habitat structure together with pre-emption of territories creates a conditions for site-dependent population regulation.

LITERATURA

1. Alker P.J., Redfern C.P.F. 1996. Double brooding and polygyny in Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* breeding in north-west England. *Bird Study* 43: 356–363.
2. Amrhein V., Kunc H.P., Schmidt R., Naguib M. 2007. Temporal patterns of territory settlement and detectability in mated and unmated Nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 149: 237–244.
3. Andren H. 1990. Despotic distribution, unequal reproductive success, and population regulation in the Jay *Garrulus glandarius* L. *Ecology* 71: 1796–1803.
4. Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, Chicago.
5. Anselin A., Meire P.M. 1989. Habitat selection of sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* (Linne, 1758) and Reed Warbler *A. scirpaceus* (Hermann, 1804) in small reedbeds. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.* 119: 121–136.
6. Arlt D., Part T. 2007. Post-breeding information gathering and breeding territory shifts in northern wheatears. *J. Anim. Ecol.* 77: 211–219.
7. Arnold S.J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *Am. Nat.* 140: 85–107.
8. Arnold S.J., Wade M.J. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38: 709–719.
9. Arnold S.J., Wade M.J. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* 38: 720–734.
10. Baggott G.K. 1986. The fat contents and flight ranges of four warbler species on migration in North Wales. *Ring. and Migr.* 7: 25–36.
11. Baldi A. 2004. Area requirements of passerine birds in the reed Archipelago of Lake Velence, Hungary. *Acta Zool. Acad. Scient. Hungaricae* 50: 1–8.
12. Baldi A., Kisbenedek T. 1999. Species-specific distribution of reed-nesting passerine birds across reed-bed edges: Effects of spatial scale and edge type. *Acta Zool. Acad. Scient. Hungaricae* 45: 97–114.
13. Bartnik W., Deńko S., Strużyński A., Zając T. 2004. Renaturyzacja rzeki Nidy dla potrzeb ochrony przyrody w związku z programem „Natura 2000”. Monografia. Drukrol s.c., Kraków. Pp. 200 + 18 map.
14. Bayly N.J. 2006. Optimality in avian migratory fuelling behaviour: a study of a trans-Saharan migrant. *Anim. Behav.* 71: 173–182.
15. Bayly N.J. 2007. Extreme fattening by sedge warblers, *Acrocephalus schoenobaenus*, not triggered by food availability alone. *Anim. Behav.* 74: 471–479.
16. Bell B.D., Borowiec M., McConkey K.R., Ranoszek E. 1997. Settlement, breeding success and song repertoires of monogamous and polygynous Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*). *Vogelwarte* 39: 87–94.
17. Bensch S., Hasselquist D. 1991. Territory infidelity in the polygynous Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *J. Anim. Ecol.* 60: 857–871.
18. Bensch S., Nielsen B. 1999. Autumn migration speed of juvenile Reed and Sedge Warblers in relation to date and fat loads. *Condor* 101: 153–156.

19. Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. 1992. Bird census techniques. Academic Press. London.
20. Bibby C.J., Green R.E. 1981. Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scand.* 12: 1–12.
21. Bibby C.J., Green R.E. 1983. Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands. *Ring. and Migr.* 4: 175–184.
22. Bibby C.J., Green R.E., Pepler G.R.M., Pepler P.A. 1976. Sedge warbler migration and reed aphids. *Brit. Birds* 69: 384–399.
23. Bibby C.J., Thomas D.K. 1985. Breeding and diets of the Reed Warbler at a rich and poor site. *Bird Study* 32: 19–31.
24. Bielański W., Solarz W., Zając T. 2005. Patch size effect on habitat loss in sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in middle Nida Wetlands (Southern Poland). *Nat. Conserv.* 61: 23–29.
25. Birch L.C., Browning T.O. 1993. Andewartha, Herbert George. Historical Records of Australian Science vol. 9, no. 3.
26. Birkhead T.R., Buchanan K.L., Devoogd T.J., Pellatt E.J., Szekely T., Catchpole C.K. 1997. Song, sperm quality and tests asymmetry in the sedge warbler. *Anim. Behav.* 53: 965–971.
27. Birkhead T.R., Fletcher F. 1995. Male phenotype and ejaculate quality in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 329–334.
28. Bolshakov C.V., Buljuk V.N., Mukhin A., Chernetsov N. 2003. Body mass and fat reserves of Sedge Warblers during vernal nocturnal migration: departure versus arrival. *J. Field Ornithol.* 74: 81–89.
29. Borowiec M. 1992. Breeding ethology and ecology of the Reed Warbler, *Acrocephalus scirpaceus* (HERMANN, 1804) at Milicz, SW Poland. *Acta Zool. Cracov.* 35: 315–350.
30. Borowiec M. 1999. Biologia i ekologia lęgowa podwrocławskiej populacji rokitniczki (*Acrocephalus schoenobaenus*). Zachowanie rozrodcze i strategie ewolucyjne samców i samic. *Prace Zoologiczne* 33: 1–92.
31. Borowiec M. Peach W. 1997. *Acrocephalus schoenobaenus* Sedge Warbler. W: E.J.M. Hagemeyer and M.J. Blair, The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their distribution and abundance. T&AD Poyser, London.
32. Borowiec M., Lontkowski J. 1988. Polygyny in the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *Vogelwelt* 109: 222–226.
33. Borowiec M., Lontkowski J. 2000. Sexual selection and the evolution of song in birds of the genus *Acrocephalus*. *Biological Bulletin of Poznań University* 37: 69–78.
34. Bried J., Jouventin P. 1998. Why do Lesser Sheathbills *Chionis minor* switch territory? *J. Avian Biol.* 29: 257–265.
35. Brown J.L. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds. A review and re-evaluation. *Wilson Bull.* 81: 293–329.
36. Brown P. E., Davies M. G. 1949. Reed-Warblers: an introduction to their breeding-biology and behaviour. Foy Publications, East Molesey, Surrey.
37. Buchanan K.L., Catchpole C. K. 1997. Female choice in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 521–526.

38. Buchanan K.L., Catchpole C.K. 2000. Extra-pair paternity in the socially monogamous Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* as revealed by multilocus DNA fingerprinting. *Ibis* 142: 12–20.
39. Buchanan K.L., Catchpole C.K., Lewis J.W., Lodge A. 1999. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Anim. Behav.* 57: 307–314.
40. Busse P. 1984. Key to sexing and ageing of European Passerines, *Beitr. Naturk. Niedersachsen* 37 (suppl.).
41. Catchpole C.K. 1972. A comparative study of territory in the Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge warbler (*A. schoenobaenus*). *J. Zool. Lond.* 166: 213–231.
42. Catchpole C.K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74: 149–166.
43. Catchpole C.K. 1988. Responses of male Sedge Warblers to playback of different repertoire sizes. *Anim. Behav.* 37: 1046–1047.
44. Catchpole C.K. 1996. Song and female choice: good genes and big brains? *Trends Ecol. Evol.* 11: 358–360.
45. Catchpole C. K. 1973. The functions of advertising song in the sedge warbler and reed warbler. *Behaviour* 46: 300–320.
46. Catchpole C.K., Dittami J., Leisler B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* 312: 563–564.
47. Chernetsov N. 1998a. On the direction of postnesting dispersal in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) (*Passeriformes, Sylviidae*). *Russ. J. Zool.* 2: 626–628.
48. Chernetsov N. 1998b. Habitat distribution during the post-breeding and post-hedging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance. *Ornis Svecica* 8: 77–82.
49. Chernetsov N., Titov N. 2001. Movement patterns of European Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *A. schoenobaenus* before and during autumn migration. *Ardea* 89: 509–515.
50. Cichoń M. 2003. Does prior breeding experience improve reproductive success in collared flycatcher females? *Oecologia* 134: 78–81.
51. Cody M.L. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience* 31: 107–113.
52. Cramp S. (red.) 1992. The birds of the western palaeartic. Vol. VI. Oxford University Press, Oxford.
53. Crow J. F. 1958. Some possibilities for measuring selection intensities in man. *Hum. Biol.* 30: 1–13.
54. Dale S., Steifetten Ø., Osiejuk T.S., Losak K., Cygan J.P. 2006. How do birds search for breeding areas at the landscape level? Interpatch movements of ortolan buntings. *Ecography* 29: 886–898.
55. Davies J.M., Stamps J.A. 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends Ecol. Evol.* 19: 411–416.
56. Davies N.B. 1985. Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. *Anim. Behav.* 33: 628–648.
57. Davies N.B. 1986. Reproductive success of dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. I. Factors influencing provisioning rate, nestling weight and fledging success. *J. Anim. Ecol.* 55: 123–138.

58. Davies N.B. and Lundberg A. 1984. Food distribution and a variable mating system in the dunnoek, *Prunella modularis*. J. Anim. Ecol. 53: 895–912.
59. Dhondt A.A., Kempenaers B., Adriaensen F. 1992. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. J. Anim. Ecol. 61: 643–648.
60. Długość i kilometraż rzek Polski. IMGW. 1978, Warszawa.
61. Doligez B., Danchin E., Clobert J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. Science 297: 1168–1170.
62. Dyrz A. 1988. Mating systems in European marsh-nesting passeriformes, W: Quillet, H. (red.), Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici. Ottawa: 2613–2623.
63. Dyrz A., Borowiec M., Czapulak A. 1994. Nestling growth and mating system in four *Acrocephalus* species. Vogelwarte 37: 179–182.
64. Dyrz A., Kupczyk M. 2007. Rokitniczka *Acrocephalus schoenobaenus*, W: A. Sikora, Z. Rohde, M. Gromadzki, G. Neubauer, P. Chylarecki (red.). Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski, 1985–2004. Bogucki Wyd. Nauk., Poznań.
65. Ekner A., Tryjanowski P. 2008. Do small hole nesting passerines detect cues left by a predator? A test on winter roosting sites. Acta Ornithol. 43: 107–111.
66. Emlen S.T., Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of animal mating systems. Science 197: 215–223.
67. Ens B.J., Kersten J.M., Brenninkmeijer A., Hulscher J.B. 1992. Territory quality, parental effort, and reproductive success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*), J. Anim. Ecol. 61: 703–715.
68. Ens B.J., Weissing F.J., Drent R.H. 1995. The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. Am. Nat. 146: 625–650.
69. Foppen R., ter Braak C.J.F., Verboom J., Reijnen R. 1999. Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* and African rainfall, a low population resilience in fragmented landscape. Ardea 87: 113–127.
70. Fretwell S., Lucas H.L. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. Acta Biotheor. 19: 45–52.
71. Garamszegi L.Z. 2005. Bird song and parasites. Behav. Ecol. Sociobiol. 59: 167–180.
72. Gates J.E., Gysel L.W. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. Ecology 59: 871–883.
73. Gill J.A., Norris K., Potts P.M., Gunnarssons T.G., Atkinson P.W., Sutherland W.J. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. Nature 412: 436–438.
74. Gilroy J.J., Sutherland W.J. 2007. Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. Trends Ecol. Evol. 22: 351–356.
75. Graham M.H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. Ecology 84: 2809–2815.
76. Gray E.M. 1997. Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. Anim. Behav. 53: 625–639.
77. Greenberg R., Gradwohl J. 1997. Territoriality, adult survival, and dispersal in the Checker-throated Antwren in Panama. J. Avian Biol. 28: 103–110.
78. Griffith S.C., Owens I.P.F., Thuman K.A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. Molec. Ecol. 11: 2195–2212.

79. Grinnell J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *Am. Nat.* 51: 115–128.
80. Haas C.A. 1998. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach. *Auk* 115: 929–936.
81. Haila Y. 1982. Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology. *Ann. Zool. Fennici* 19: 255–263.
82. Halupka L. 1996. Breeding ecology of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in the Biebrza marshes (NE Poland). *Ornis. Hung.* 6: 9–14.
83. Hamao S., Saito D.S. 2005. Extrapair fertilization in the Black-browed Reed Warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*): effects of mating status and nesting cycle of cuckolded and cuckold males. *Auk* 122: 1086–1096.
84. Hamilton W.D. 1990. Mate choice near or far. *Amer. Zool.* 30: 341–352.
85. Hanski I. 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Phil. Trans. R-Soc. Lond. B* 330: 141–150.
86. Hanski I., Woiwod I.P. 1993. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations. *J. Anim. Ecol.* 62: 656–668.
87. 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.
88. Harris M.P., Halley D.J., Wanless S. 1992. The postfledging survival of young guillemots *Uria aalge* in relation to hatching date and growth. *Ibis* 134: 335–339.
89. Hasselquist D., Langefors A. 1998. Variable social mating system in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*. *Ethology* 104: 759–769.
90. Hasselquist D., Bensch S., Schantz T.V. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229–232.
91. Hilden O. 1965. Habitat selection in birds. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 53–75.
92. Hochachka W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71: 1279–1288.
93. Holt R.D. 1985. Population-dynamics in 2-patch environments – some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theor. Popul. Biol.* 28: 181–208.
94. Honza M., Moksnes A., Roskaft E., Oien I.J. 1999. Effect of great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* on the reproductive tactics of the reed warbler *A. scirpaceus*. *Ibis* 141: 489–493.
95. Hoover J.P. 2003. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the Prothonotary warbler. *Ecology* 84: 416–430.
96. Horvath G., Malik P., Kriska G., Wildermuth H. 2007. Ecological traps for dragonflies in a cemetery: the attraction of *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. *Freshwater Biol.* 52: 1700–1709.
97. Howard H.E. 1920. Territory in bird life. John Murray, London.
98. Huffaker C.B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343–383.
99. Huffaker C.B. 1991. Continuity in natural environments. *Curr. Cont.* 1991(2): 8.
100. Huxley J. S. 1934. A natural experiment on the territorial instinct. *British Birds* 27: 270–277.

101. Johnson J.B., Omland K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecol. Evol.* 19: 101–108.
102. Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118: 557–562.
103. Kempenaers B. 1995. Polygyny in the blue tit: intra- and intersexual conflicts. *Anim. Behav.* 49: 1047–1064.
104. Kiestner A.R. 1979. Conspecifics as cues: a mechanism for habitat selection in the Panamanian grass anole (*Anolis aeneus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 323–330.
105. Kingsolver J.G., Pfennig D.W., Servedio M.R. 2002. Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. *Trends in Ecol. Evol.* 17: 540–541.
106. Klaassen M. 1996. Metabolic constraints on long-distance migration in birds. *J. Exp. Biol.* 199: 57–64.
107. Kluyver H.N., Tinbergen L. 1953. Territory and the regulation of density in titmice. *Arch. Neerl. Zool.* 10: 265–273, 278–287.
108. Kokko H., Lindstrom J., Alatalo R.V., Rintamäki P.T. 1998. Queuing for territory positions in the lekking black grouse (*Tetrao tetrix*). *Behav. Ecol.* 9: 376–383.
109. Kokko H., Sutherland W. J. 1998. Optimal floating and queuing strategies: consequences for density dependence and habitat loss. *Am. Nat.* 152: 354–366.
110. Kokko H., Sutherland W. J. 2001. Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evol. Ecol. Res.* 3: 537–551.
111. Komdeur J., Edelaar P. 2001. Male Seychelles warblers use territory budding to maximize lifetime fitness in a saturated environment. *Behav. Ecol.* 12: 706–715.
112. Korpimäki E. 1993. Does nest-hole quality, poor breeding success or food depletion drive the breeding dispersal of Tengmalm's owls? *J. Anim. Ecol.* 62: 606–613.
113. Koskimies P., Saurola P. 1985. Autumn migration strategies of the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in Finland: a preliminary report. *Orn. Fenn.* 62: 145–152.
114. Krebs C.J. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildl. Res.* 29: 1–10.
115. Krebs J.R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecology* 52: 2–21.
116. Kriska G., Horváth G., Andrikovics S. 1998. Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts *Ephemeroptera*. *J. Exp. Biol.* 201: 2273–2286.
117. Król W., Solarz W., Zając T. 2002. Breeding biology of sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in the river Nida wetlands (Poland). *Biologia, Bratisl.* 57: 617–625.
118. Lambrechts M.M., Blondel J., Caizergues A., Dias P.C., Pradel R., Thomas D.W. 1999. Will estimates of lifetime recruitment of breeding offspring on small scale study plots help us to quantify processes underlying adaptation? *Oikos* 86: 147–151.
119. Langefors A., Hasselquist D., von Schantz T. 1998. Extra-pair fertilizations in the Sedge Warbler. *J. Avian Biol.* 29: 134–144.
120. Lanyon S.M., Thompson C.F. 1986. Site-fidelity and habitat quality as determinants of settlement pattern in male Painted buntings. *Condor* 88: 206–210.
121. Lebreton J.D., Clobert J. 1991. Bird population dynamics, management and conservation: the role of mathematical modelling. W: C.M. Perrins, J.D. Lebreton, G.J.M. Hiron

- (Eds), Bird population studies. Relevance to Conservation and Management. Oxford University Press, Oxford: 104–125.
122. Leisler B., Catchpole C.K. 1992. The evolution of polygamy in European reed warblers of the genus *Acrocephalus*: a comparative approach. *Ethol. Ecol. Evol.* 4: 225–243.
123. Leisler B., Heidrich P., Schulze-Hagen K., Wink M. 1997. Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. *J. Orn.* 138: 469–496.
124. Leisler B., Ley H.W., Winkler H., 1989. Habitat, behaviour and morphology of *Acrocephalus* warblers: an integrated analysis. *Ornis Scand.* 20: 181–186.
125. Leisler B., Winkler H., Wink M. 2002. Evolution of breeding systems in acrocephaline warblers. *Auk* 119: 379–390.
126. Leitner S., Nicholson J., Leisler B., DeVoogd T.J., and Catchpole C.K. 2002. Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in the sedge warbler. *Proc. Royal Soc. Biol. Sci.* 269: 2519–24.
127. Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. of America* 15: 237–240.
128. Lewartowski Z., Piotrowska M. 1987. Breeding birds in the valley of the Narew river, Poland. *Acta Orn.* 23: 215–272 (in Polish).
129. Lindstrom A., Visser G.H., Daan S. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiol. Zool.* 66: 490–510.
130. Literak I., Honza M., Kondelka D. 1994. Postbreeding migration of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in the Czech Republic. *Ornis Fenn.* 71: 151–155.
131. Literak I., Pikula J. 1996. The age structures of reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) populations in the postbreeding period. *Folia Zool.* 45: 43–47.
132. Łomnicki A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.* 47: 461–475.
133. Łomnicki A. 1980. Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos* 35: 185–193.
134. Lundberg A., Alatalo R.V., Carlson A., Ulfstrand S. 1981. Biometry, habitat distribution, and breeding success in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 12: 68–79.
135. MacDougall-Shackleton E.A., Derryberry E.P., Foutopoulos J., Dobson A.P., Hahn T.P. 2005. Parasite-mediated heterozygote advantage in an outbred songbird population. *Biol. Lett.* 1: 105–107.
136. Mager III J.N., Walcott C., Piper W.H. 2007. Male common loons, *Gavia immer*, communicate body mass and condition through dominant frequencies of territorial yodels. *Anim. Behav.* 73: 683–690.
137. Malthus T. 1798. An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other writers. J. Johnson, London.
138. Marshall R.C., Buchanan K.L., Catchpole C.K. 2003. Sexual selection and individual genetic diversity in a songbird. *Proc. R. Soc. Lond. B (suppl.)* 270: 248–250.
139. Marshall R.C., Buchanan K.L., Catchpole C.K. 2007. Song and female choice for extrapair copulations in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*. *Anim. Behav.* 73: 629–635.

140. Martin J.L., Thibault J.C. 1996. Coexistence in Mediterranean warblers: Ecological differences or interspecific territorialism? *J. Biogeography* 23: 169–178.
141. Mathevon N., Aubin T. 1997. Reaction to conspecific degraded song by the wren *Troglodytes troglodytes*: Territorial response and choice of song post. *Behav. Process.* 39: 77–84.
142. Matthysen E. 1990. Nonbreeding social organization in *Parus*. *Current Ornithology* 7: 209–249.
143. Mauck R.A., Huntington C.E., Grubb T.C.Jr. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58: 880–885.
144. McPeck M.A., Rodenhouse N.L., Holmes R.T., Sherry T.W. 2001. A general model of the site-dependent population regulation: population level regulation without individual level interaction. *Oikos* 94: 417–424.
145. Myers N. 1988. Threatened biotas: Hot spots in tropical forests. *Environmentalist* 8: 187–208.
146. Misenhelter M.D., Rotenberry J.T. 2000. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in sage sparrows. *Ecology* 81: 2892–2901.
147. Moffat C.B. 1903. The spring rivalry of birds: some views on the limit to multiplication. *Irish Nat.* 12: 152–166.
148. Møller A.P. 2001. Heritability of arrival date in a migratory bird. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 203–206.
149. Møller A.P., De Lope F., Saino N. 2004. Parasitism, immunity and arrival date in migratory bird, the barn swallow. *Ecology* 85: 206–219.
150. Mook J. H., Wiegiers J. 1999. Distribution of the aphid *Hyalopterus pruni* GEOFFR. within and between habitats of common reed *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex STEUDEL as a result of migration and population growth. *Limnologica* 29: 64–70.
151. Morton E.S., Derrickson K.C., Stutchbury B.J.M. 2000. Territory switching behaviour in a sedentary tropical passerine, the dusky antbird (*Cercomacra tyrannina*). *Behav. Ecol.* 11: 648–653.
152. Moskat C., Waliczky Z., Baldi A. 1992. Dispersion and association of some marshland-nesting birds: a matter of scale. *Acta Zool. Hungarica* 38: 47–62.
153. Murray B.J.Jr. 1999. Can the population regulation controversy be buried and forgotten? *Oikos* 84: 148–152.
154. Naef-Daenzer B. 2000. Patch time allocation and patch sampling by foraging great and blue tits. *Anim. Behav.* 59: 989–999.
155. Naef-Daenzer B., Widmer F., Nuber M. 2001. Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.* 70: 730–738.
156. Nettleship D.N. 1972. Breeding success of the common puffin (*Fratercula arctica* L.) on different habitats at Great Island, Newfoundland. *Ecol. Monogr.* 42: 239–268.
157. Newton I. 1991. Habitat variation and population regulation in Sparrowhawks. *Ibis* 133 (suppl.): 76–88.
158. Newton I. 1998. Population limitation in birds. Elsevier Acad. Press, London.
159. Newton I. 2004. Population limitation in migrants. *Ibis* 146: 197–226.
160. Newton I. 2006. Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *J. Ornithol.* 147:146–166.

161. Nicholson A.J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2: 132–178.
162. Nicholson A.J. 1954. An outline of the dynamics of animal population. *Austr. J. Zool.* 2: 551–98.
163. Nicholson J.S., Buchanan K.L., Marshall R.C., Catchpole C.K. 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Anim. Behav.* 74: 1585–1592.
164. Nowak K. 2007. Dyspersja podlotów rokitniczki *Acrocephalus schoenobaenus* w zależności od struktury roślinności na rozlewiskach środkowej Nidy. Praca magisterska, INOŚ UJ, Kraków.
165. Oberweger K., Goller F. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *J. Exp. Biol.* 204: 3379–3385.
166. Orians G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.* 103: 589–603.
167. Orians G.H., Wittenberger J.F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *Am. Nat.* 137 (suppl.): 29–49.
168. Panov E.N., Nepomnyashchikh V.A., Rubtsov A.S. 2004. Organization of song in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus* (Aves, Sylviidae). *Zool. Zhurnal* 83: 464–479.
169. Parker G. A. 1982. Phenotype limited evolutionary stable strategy. In: King's College Sociobiology Group (eds.). *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge University Press, Cambridge: 173–201.
170. Parker G.A. 1983. Mate quality and mating decision. W: Bateson P. (ed.). *Mate choice*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 141–166.
171. Peach W.J., Baillie S. R., Underhill L. 1991. Survival of British sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis* 113: 300–305.
172. Pearl R. 1925. *The Biology of Population Growth*. A.A. Knopf, R. Pearl – Inc., New York, USA.
173. Petit L.J., Petit D.R. 1996. Factors governing habitat selection by prothonotary warblers: field tests of the Fretwell-Lucas models. *Ecol. Monogr.* 66: 367–387.
174. Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecol. Evol.* 20: 481–486.
175. Pinowski J., Pinowska B., Barkowska M., Jerzak L., Zduniak P., Tryjanowski P. 2006. Significance of the breeding season for autumnal nest-site selection by Tree Sparrows *Passer montanus*. *Acta Ornithol.* 41: 83–87.
176. Piper W.H., Tischler K.B., Klich M. 2000. Territory acquisition in loons: the importance of take-over. *Anim. Behav.* 59: 385–394.
177. Podział hydrograficzny Polski. 1983. IMGW, Warszawa.
178. Pribil S. 2000. Experimental evidence for the cost of polygyny in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Behaviour* 137: 1153–1173.
179. Pribil S., Searcy W. A. 2001. Experimental confirmation of the polygyny threshold model for red-winged blackbirds. *Proc. Royal Soc. Lond. B* 268: 1643–1646.
180. Price T., Kirkpatrick M., Arnold S. J. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798–799.
181. Procházka P., Reif J. 2002. Movements and settling patterns of Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in the Czech Republic and Slovakia – an analysis of ringing recoveries. *Ring* 24: 3–13.

182. Pulliam H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 132: 652–661.
183. Pulliam H. R., Danielson B. J. 1991. Sources, sinks, and habitat selection – a landscape perspective on population-dynamics. *Am. Nat.* 137: 50–66.
184. Redfern C.P.F., Alker P.J. 1996. Plumage development and post-juvenile moult in the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *J. Avian Biol.* 27: 157–163.
185. Reynolds J.D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecol. Evol.* 11: 68–72.
186. Rodenhouse N.L., Sherry T.W., Holmes R.T. 1997. Site-dependent regulation of population size – a new synthesis. *Ecology* 78: 2025–2042.
187. Rowe L., Ludwig D., Schluter D. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *Am. Nat.* 143: 698–722.
188. Schaub M., Jenni L. 2000. Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia* 122: 306–317.
189. Seather B.E. 1983. Mechanism of interspecific spacing out in a territorial system of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* and the Willow Warbler *P. trochilus*. *Ornis Scand.* 14: 154–160.
190. Sendecka J., Cichoń M., Gustafsson L. 2007. Age-dependent reproductive costs and the role of breeding skills in the Collared flycatcher. *Acta Zool.* 88: 95–100.
191. Sergio F., Newton I. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *J. Anim. Ecol.* 72: 857–865.
192. Sheldon B.C. 1994. Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 257: 25–30.
193. Shennan N.M. 1985. Relationships between morphology and habitat selection by male Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*. *Ring. Migr.* 6: 97–101.
194. Shennan N.M. 1986. Habitat and its influence on pairing in the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *Bird Study* 33: 109.
195. Shipley B. 1997. Exploratory path analysis with applications in ecology and evolution. *Am. Nat.* 149: 1113–1138.
196. Shochat E., Patten M.A., Morris D.W., Reinking D.L., Wolfe D.H., Sherrod S.K. 2005. Ecological traps in isodars: effects of tallgrass prairie management on bird nest success. *Oikos* 111: 159–169.
197. Smith C.C. 1968. The adaptive nature of social organization in the genus of tree squirrel, *Tamiasciurus*. *Ecol. Monogr.* 38: 31–63.
198. Spencer K.A., Buchanan K.L., Leitner S., Goldsmith A.R., Catchpole C.K. 2005. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proc. R. Soc. B* 272: 2037–2043.
199. Spina F., Bezzi E.M. 1990. Autumn Migration and Orientation of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Northern Italy. *J. Orn.* 131: 429–438.
200. Stephens D.W., Krebs J.R. 1986. Foraging theory. *Monographs in behavior and ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton.
201. Surmacki A. 2005. Habitat use by three *Acrocephalus* warblers in an intensively used farmland area: the influence of breeding patch and its surroundings. *J. Ornithol.* 146: 160–166.
202. Svardson G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1: 157–174.
203. Svensson S.E. 1978. Territorial exclusion of *Acrocephalus schoenobaenus* by *A. scirpaceus* in reed beds. *Oikos* 30: 467–474.

204. Switzer P.V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evol. Ecol.* 7: 533–555.
205. Szekely T., Catchpole C.K., Devoogd A., Marchl Z., Devoogd T.J. 1996. Evolutionary changes in a song control area of the brain (HVC) are associated with evolutionary changes in song repertoire among European warblers (*Sylviidae*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 607–610.
206. Thomas D.K. 1984. Aspects of habitat selection in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *Bird Study* 31: 187–194.
207. Thorpe W.H. 1958. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis* 100: 535–570.
208. Tobias J. 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement costs. *Anim. Behav.* 54: 9–21.
209. Tomiałojć L., Stawarczyk T. 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność, zmiany. PTOP „pro Natura”, Wrocław.
210. Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. W: B. Campbell (ed.). *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*, Chicago: 136–179.
211. Trombulak S.C. 1990. Assessment of territory value by a tropical hummingbird (*Amazilia saucerottii*). *Biotropica* 22: 9–15.
212. Turchin P. 1995. Population regulation: old arguments and a new synthesis. W: N. Cappuccino and P.W. Price. (Eds.). *Population dynamics: new applications and synthesis*. Academic Press, New York: 19–40.
213. Turchin P. 1999. Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84: 153–159.
214. Tye A. 1992. Assessment of territory quality and its effects on breeding success in a migrant passerine, the Weatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* 134: 273–285.
215. Vadasz C., Nemet A., Karcza Z., Lorant M., Biro C., Csorgo T. 2008. Study on breeding site fidelity of *Acrocephalus* warblers in central Hungary. *Acta Zool. Ac. Sci. Hun.* 54: 167–175.
216. Van der Berg L.J.L., Bullock J.M., Clarke R.T., Langston R.H.W., Rose R.J. 2001. Territory selection by the Dartford warbler (*Sylvia undata*) in Dorset, England: the role of vegetation type, habitat fragmentation and population size. *Biol. Conserv.* 101: 217–228.
217. Velando A. 2000. The importance of hatching date for dominance in young shags. *Anim. Behav.* 60: 181–185.
218. Verhulst P.F. 1838. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondance mathematique et physique* 10: 113–121.
219. Verhulst S., van 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.
220. Verner J., Willson M.F. 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47: 143 – 147.
221. von Haartman L. 1951. Successive polygamy. *Behaviour* 3: 256–274.
222. von Haartman L. 1956. Territory in the pied flycatcher *Muscicapa hypoleuca*. *Ibis* 98: 460–475.
223. Watkinson A.R., Sutherland W.J. 1995. Sources, sinks and pseudosinks. *J. Anim. Ecol.* 64: 126–130.

224. Wesołowski T. 2002. Antipredator adaptations in nesting marsh tits *Parus palustris* – the role of nest site security. *Ibis* 144: 593–601.
225. Wesołowski T., Czeszczewik D., Rowiński P., Walankiewicz W. 2002. Nest soaking in natural holes – a serious cause of breeding failure? *Ornis Fennica* 79: 132–138.
226. Wiggins D.A., Pärt T., Gustafsson L. 1994. Seasonal decline in Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* reproductive success: an experimental approach. *Oikos* 70: 359–364.
227. Wolda H. 1995. The demise of the population regulation controversy? *Res. Popul. Ecol.* 37: 91–93.
228. Wolf L.L. 1975. Prostitution behavior in a tropical humming-bird. *Condor* 77: 140–144.
229. Woolfenden G.E., Fitzpatrick J.W. 1984. The Florida scrub jay, demography of a cooperative-breeding bird. Princeton Univ. Press, Princeton.
230. Wynne-Edwards V.C. 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behavior. Oliver & Boyd, London.
231. Yosef R., Chernetsov N. 2004. Stopover ecology of migratory Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) at Eliat, Israel. *Ostrich* 75: 52–56.
232. Zack S., Stutchbury B.J. 1992. Delayed breeding in avian social systems: the role of territory quality and „floater” tactics. *Behaviour* 123: 194–219.
233. Zając K., Zając T. 1998. Zespół Parków Krajobrazowych Ponidzia. Informator przyrodniczo-krajoznawczy. Wyd. Zarz. Świętokrzyskich i Nadnidziańskich Parków Krajoobr., Kielce.
234. Zając T. 1991. Wiarołomstwo u ptaków i metody oceny jego częstości, czyli o mariażu ekologii behawioralnej z biochemią. *Wiad. Ecol.* 37: 169–180.
235. Zając T. 1995. Selection on laying date in the Blue Tit *Parus caeruleus* and the Great Tit *Parus major* caused by weather condition. *Acta Ornithol.* 30: 145–151.
236. Zając T. 1997a. Pomiar intensywności doboru kierunkowego cech ilościowych w warunkach naturalnych. *Wiadomości Ekologiczne* 43 (1): 3–21.
237. Zając T. 1997b. Pomiar i mechanizm działania krótkoterminowych nacisków selekcji na cechy ilościowe u sikory bogatki *Parus major*. Rozprawa doktorska, IBŚ UJ, Kraków.
238. Zając T. 1998. Małopolska. W: J. Krogulec (Red.). Ptaki łąk i mokradeł Polski (stan populacji, zagrożenia i perspektywy ochrony). IUCN-Poland, Warszawa: 283–319.
239. Zając T. 1999. Phenotypic selection in the Great Tit in Niepołomice Forest. *Acta Ornithol.* 34: 219–226.
240. Zając T., Korzeniak J., Solarz W., Zając K., Król W., Krzyściak-Kosińska R. 2002. Geomorphic structure and land cover of extensively managed floodplains of the Nida river. *Nature Conservation* 59: 91–97.
241. Zając T., Solarz W. 2004. Low incidence of polygyny revealed in a long term study of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in natural wetlands (the Nida river valley, S Poland). *Acta Ornithol.* 39: 47–50.
242. Zając T., Solarz W. and Bielański W. 2006. Adaptive settlement in sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* – focus on the scale of individuals. *Acta Oecol.* 29: 123–134.

- 243. Zajac T., Solarz W., Bielański W. 2008a. On the song resumption, polyterritorial behaviour and their population context in sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. J. Ornithol. 149: 49–57.
- 244. Zajac T., Solarz W., Bielański W. 2008b. Site-dependent population dynamics: the influence of spatial habitat heterogeneity on individual fitness in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. J. Avian Biol. 39: 206–214.

Zeszyty STUDIA NATURAE wydane w ostatnich latach
Recently published fascicles of STUDIA NATURAE

- Jakubiec Z. 2001. Niedźwiedź brunatny *Ursus arctos* L. w polskiej części Karpat (The brown bear *Ursus arctos* L. in the Polish part of the Carpathians). *Studia Naturae* 47.
- Gonera M. 2001. Otwornice (Foraminiferida) i paleośrodowisko formacji badenianu (miocen środkowy) na obszarze Górnego Śląska [Foraminiferida and paleoenvironment of the Badenian formations (Middle Miocene) in Upper Silesia (Poland)]. *Studia Naturae* 48.
- Charakterystyka i mapa zbiorowisk roślinnych Pienińskiego Parku Narodowego (Characteristics and map of plant communities of the Pieniny National Park). 2004. Opr. zbiorowe pod red. R. Kaźmierczakowej. *Studia Naturae* 49.
- Profus P. 2006. Zmiany populacyjne i ekologia rozrodu bociana białego *Ciconia ciconia* L. w Polsce na tle populacji Europejskiej. Synteza (Population changes and breeding ecology of the white stork *Ciconia ciconia* L. in Poland against a background of the European population. Synthesis). *Studia Naturae* 50.
- Gwiazda R. 2006. Strategie pokarmowe ptaków rybożernych w warunkach sztucznych zbiorników wodnych południowej Polski (Foraging strategies of fish-eating birds in conditions of artificial reservoirs in southern Poland). *Studia Naturae* 51.
- Ciszewski D. 2006. Wpływ regulacji koryta Odry na akumulację osadów zanieczyszczonych metalami ciężkimi: różnicowanie, zmiany w czasie, zagrożenie środowiskowe (Accumulation of sediment – associated heavy metals within channelized reach of the Odra River: spatial distribution, changes in time, potential environmental hazard). *Studia Naturae* 52.
- Galas J. 2007. Detrytus w potokach wysokogórskich i górskich, ze szczególnym uwzględnieniem potoków tatrzańskich (Detritus in high mountain and mountain streams, with special attention to Tatra Mts. streams). *Studia Naturae* 53.
- Zakres, tempo i mechanizmy zmian w przyrodzie terenów chronionych w Polsce. Część I (Changes in protected natural areas of Poland; range, rate and mechanisms. Part I). 2007. Opr. zbiorowe pod red. J. Holeksy. *Studia Naturae* 54, cz. I.
- Zakres, tempo i mechanizmy zmian w przyrodzie terenów chronionych w Polsce. Część II (Changes in protected natural areas of Poland; range, rate and mechanisms. Part II). 2008. Opr. zbiorowe pod red. J. Holeksy. *Studia Naturae* 54, cz. II.
- Wilk-Woźniak E. 2009. Zmiany populacyjne w zbiorowiskach glonów planktonowych oraz ich strategię życiowe w warunkach ekosystemów wodnych sztucznie zmienionych (Changes in phytoplankton communities and the life strategies of planktonic algae in artificially changed aquatic ecosystems) *Studia Naturae* 55.

Inne wydawnictwa Instytutu Ochrony Przyrody PAN

Other publications of the Institute of Nature Conservation of the Polish Academy of Sciences

NATURE CONSERVATION – rocznik, wydawnictwo naukowe (annual, scientific publication)

CHROŹMY PRZYRODĘ OJCZYSTĄ – dwumiesięcznik, czasopismo popularno-naukowe
LET US PROTECT THE INDIGENOUS NATURE OF OUR HOMELAND – bimonthly, popular scientific periodical

SUPPLEMENTA ad ACTA HYDROBIOLOGICA – nieciągłe wydawnictwo naukowe (non-periodical scientific publication)

Wszystkie pozycje wydawnicze można nabyć w Instytucie Ochrony Przyrody PAN,
al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 634-48-65 w. 112
Można je również otrzymać za zaliczeniem pocztowym.

