

**Tomasz D. Mazgajski**

Muzeum i Instytut Zoologii PAN

ul. Wilcza 64

00-679 Warszawa

e-mail: mazgaj@miiz.waw.pl

**Sukces lęgowy dziuplaków –  
efekt charakterystyki miejsc  
gniazdowych i strategii  
unikania drapieżników**

**Breeding success  
of hole-nesting birds –  
effects of nest sites characteristics  
and predators avoidance strategies**

## 1. Wstęp

Koszty związane z rozrodem mogą prowadzić do zmniejszenia przeżywalności osobników rodzicielskich w kolejnych sezonach, a więc silnie wpływają na ich dostosowanie (np. Dijkstra i in. 1990, Golet i in. 1998, Nager i in. 2001). Ptaki wykształciły szereg zachowań i przystosowań obniżających nakłady na poszczególne etapy rozrodu, począwszy od wykorzystywania starych gniazd, zabierania materiału gniazdowego lub gniazd innym osobnikom swojego lub innych gatunków, aż do pełnego pasożytnictwa lęgowego, gdzie koszty wysiadywania i opieki nad potomstwem ponoszą przybrani rodzice (np. Payne 1977, Barclay 1988, Mountjoy i Robertson 1988, Nores i Nores 1994, Hansell 2000). Rodzice podejmują także inne działania mające na celu zwiększenie prawdopodobieństwa wyprowadzenia potomstwa i ograniczenia strat jaj lub piskląt.

Skuteczność inwestycji w rozród, jak i unikania strat lęgowych u ptaków ocenia się na podstawie wskaźników sukcesu lęgowego. Do najczęściej stosowanych należy częstość lęgów zakończonych wyprowadzeniem przynajmniej jednego młodego oraz stosunek liczby wylatujących piskląt do liczby złożonych jaj. Podaje się także liczbę piskląt opuszczających gniazdo i ocenia ich kondycję, gdyż od niej zależy ich dalsza przeżywalność, a więc i dostosowanie osobników rodzicielskich. Wśród głównych czynników wpływających na sukces lęgowy ptaków za najważniejsze uznaje się drapieżnictwo i dostępność/obfitość pokarmu, choć wymienia się także warunki pogodowe, konkurencję o miejsca lęgowe czy presję pasożytów (np. Lack 1954, Ricklefs 1969, Martin 1995).

Jaja składane są i wysiadywane w gniazdach, w których u części gatunków przebywają także pisklęta. Związek w ten sposób lęgów z jednym miejscem powoduje, że zarówno jaja, pisklęta, jak i ptaki dorosłe łatwo mogą paść ofiarą drapieżników. Stwierdzono, że presja ta jest bardzo silna, może odpowiadać nawet za 80% wszyst-



kich strat w lęgach (np. Johnsson i in. 1993, Miller 2002, Porkert i Zajíc 2005). Konieczność unikania drapieżników na każdym etapie rozrodu jest więc siłą selekcyjną, która wpływa na wszystkie zachowania ptaków w tym okresie, takie jak wybór miejsca na gniazdo, wielkość samych gniazd, karmienie samicy podczas toków/wysiadywania i opieka nad potomstwem (np. Nilsson 1984, Møller 1990, Ghalambour i Martin 2000, Fontaine i Martin 2006). Badania mające na celu testowanie hipotez związanych z szeroko pojętym drapieżnictwem gniazdowym czy mechanizmami unikania drapieżników są więc bardzo częste i mają kluczowe znaczenie dla poznania mechanizmów ewolucyjnych i strategii życiowych ptaków (np. Slagsvold 1982, Petit i in. 1989, Weidinger 2002, Styrsky 2005, Eggers i in. 2006).

W przestrzennie skomplikowanych ekosystemach leśnych ptaki wykazują dużą plastyczność pod względem lokalizacji gniazda. Ze względu na miejsce budowanych gniazd najczęściej dzieli się je na trzy grupy: 1) gniazdujące na ziemi i nisko w krzewach, 2) wijące gniazda wyżej w krzewach i koronach drzew oraz 3) w niszach i szczelinach w drzewach (np. Tomiałojć i in. 1984). Te ostatnie nazywa się dziuplakami, a ze względu na zdolność niektórych gatunków do samodzielnego wykucia dziupli lęgowej, dzieli się je jeszcze na dwie grupy: dziuplaki pierwotne, które są w stanie to zrobić oraz dziuplaki wtórne, które muszą korzystać z dziupli istniejących już w środowisku. Do pierwszej grupy zaliczamy przede wszystkim dzięcioły (Picinae), które zwykle co roku wykuwają nowe dziuple, choć z rzadka mogą także gniazdować w tych z poprzednich sezonów. Grupa dziuplaków wtórnych jest bardzo zróżnicowana, obejmuje m.in. sowy, papugi i wiele gatunków wróblowych. Szczególnie te ostatnie są często badane, gdyż są dość pospolite i chętnie zajmują skrzynki lęgowe, co powoduje, że łatwo jest zebrać odpowiedni materiał. Do najczęściej badanych dziuplaków wtórnych w Europie można zaliczyć sikory: bogatkę *Parus major* i modraszkę *Cyanistes caeruleus*, muchołówki: żałobną *Ficedula hypoleuca* i białoszyją *F. albicollis* oraz szpaka *Sturnus vulgaris*, zaś w Ameryce Północnej nadobniczkę drzewną *Tachycineta bicolor*, strzyżyka śpiewnego *Troglodytes aedon* i błękitnika rudogardłego *Sialia sialis*.

Wieloletnie badania sukcesu lęgowego różnych gatunków ptaków wskazują, że miejsce wybierane na lęgi istotnie wpływa na prawdopodobieństwo wyprowadzenia potomstwa, a najwyższy sukces notuje się u ptaków gniazdujących w dziuplach (np. Martin i Li 1991, Wesołowski i Tomiałojć 2005). Jest to związane z trudnościami na jakie napotykają drapieżniki w zlokalizowaniu i dostępie do ptasich lęgów w takich miejscach. Jaja i pisklęta ptaków są zasobem sezonowym, gdyż w klimacie umiarkowanym, w związku z dostępnością pożywienia, okres lęgowy ptaków najczęściej trwa dość krótko (Lack 1954). Dlatego też dla większości drapieżników jest to pożywienie okazjonalne, nie specjalizują się one wyłącznie w rabowaniu gniazd i często wysoki poziom strat lęgowych związany jest z niską liczebnością ich głównej ofiary (np. Dunn 1977,



Wesołowski 1995a). Jednak wiele gatunków zwierząt potrafiących wspinać się po drzewach może być drapieżnikami ptasich gniazd w dziuplach. W Europie należą do nich szczególnie ssaki: łasicowate (kuna leśna *Martes martes*, łasica *Mustela nivalis*), pilchowate (koszatka *Dryomys nitedula*, popielica *Glis glis*), myszowate (mysz leśna *Apodemus flavicollis*), wiewiórka *Sciurus vulgaris*, jak również dzięcioł duży *Dendrocopos major* (np. Flegg i Cox 1975, Nilsson 1984, Walankiewicz 2002, Adamík i Král 2008). Tak duża liczba potencjalnych drapieżników powoduje, że straty lęgowe u dziuplaków mogą być także duże, przekraczając 50%, a czasem nawet sięgając 80% (np. Johnsson i in. 1993, Wesołowski 2002, Mitrus 2003).

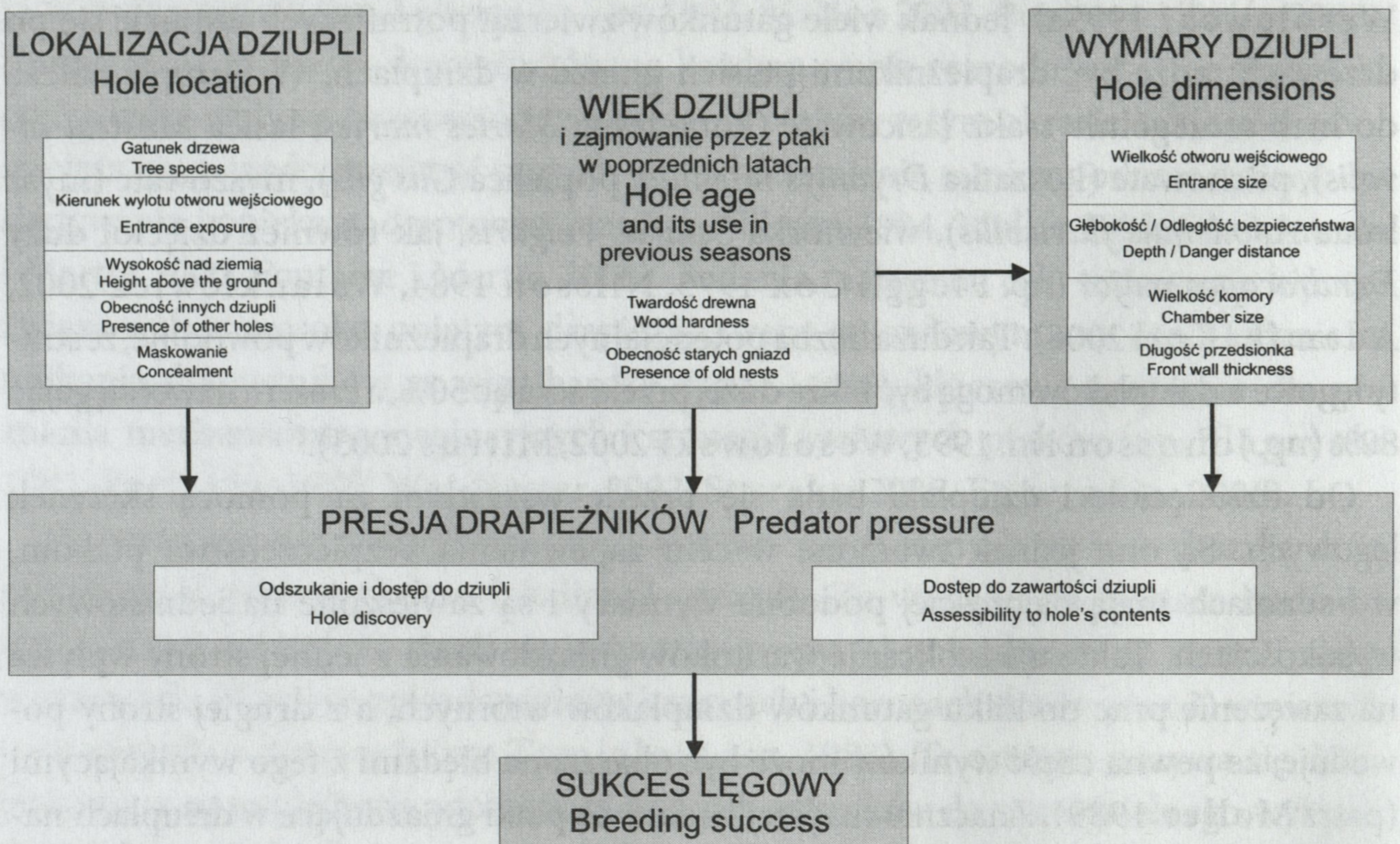
Od dziesięcioleci dziuplaki bada się przede wszystkim za pomocą skrzynek lęgowych. Są one jednak tworzone w celu zapewnienia bezpieczeństwa ptakom, w badaniach mają najczęściej podobne wymiary i są zawieszane na jednakowych wysokościach. Takie ujednoczenie warunków gniazdowania z jednej strony wpływa na zawężenie prac do kilku gatunków dziuplaków wtórnych, a z drugiej strony powoduje, że pewna część wyników może być obciążona błędami z tego wynikającymi (patrz Møller 1989). Znacznie rzadziej badane są ptaki gniazdujące w dziuplach naturalnych. Opisywane są charakterystyki miejsc gniazdowych poszczególnych gatunków dziuplaków pierwotnych i wtórnych oraz ich sukces lęgowy (np. Wesołowski 1989, Mazgajski 1998, Czeszczewik i Walankiewicz 2003, Bai i in. 2005), a uzyskane wyniki pokazują, że szczególnie presja drapieżników różni się między dziuplami i skrzynkami lęgowymi (np. Nilsson 1984, Kuitenen i Aleknornis 1992, Mitrus 2003). Ostatnio zwrócono także uwagę na inne cechy dziupli – ich długowieczność i zajmowanie przez ptaki w kolejnych sezonach (np. Sedgwick 1997, Mazgajski 2007c, Mitrus i in. 2007, Bai i Mühlenberg 2008).

Celem tego artykułu jest podsumowanie stanu wiedzy dotyczącego sukcesu lęgowego dziuplaków w zależności od charakterystyki dziupli. Szczególny nacisk położono na wiek i historię dziupli – cechy, które do tej pory były raczej pomijane, a potencjalnie mogą wpływać na prawdopodobieństwo wyprowadzenia potomstwa. Omówione zostaną także działania podejmowane przez ptaki, mające na celu zmniejszenie presji drapieżników na lęgi. Syntetyczne przedstawienie tematu oraz wskazanie „białych plam” może zaowocować nowymi badaniami, które pozwolą uzupełnić wiedzę o tym aspekcie rozrodu dziuplaków.

## 2. Sukces lęgowy dziuplaków a charakterystyki dziupli

Wyniki wielu prac wskazują, że wśród ptaków budujących gniazda otwarte najczęściej swe lęgi tracą te, których gniazda są większe, bardziej eksponowane i mniej ukryte w roślinności (np. Martin i Roper 1988, Gregg i in. 1994, Antonov 2004).





Rys. 1. Wpływ charakterystyk dziupli na sukces lęgowy dziuplaków

Fig. 1. Effect of hole characteristics on the breeding success of hole-nesting birds

Podobnych zależności, z racji umiejscowienia lęgu we wnętrzu dziupli, nie należy spodziewać się u dziuplaków, choć inne charakterystyki miejsc gniazdowych, tj. dziupli, mogą wpływać na sukces gniazdujących w nich ptaków.

Cechy dziupli rozpatrywane z punktu widzenia ich wpływu na bezpieczeństwo lęgu gniazdujących w nich ptaków można podzielić na te związane z jej odszukaniem i dostępnością oraz możliwością penetracji jej wnętrza przez potencjalne drapieżniki (rys. 1). Drapieżnik musi odnaleźć dziuplę, w której ptaki mają lęgi, dostać się do niej, a następnie wybrać jaja lub pisklęta. Wpierw musi się więc wspiąć na drzewo, stąd barierą może być wysokość, na jakiej znajduje się dziupla, lub gatunek drzewa, gdyż struktura kory może utrudniać/ułatwiać poruszanie się (np. Johnsson i in. 1993). Po odnalezieniu dziupli i dostaniu się na odpowiednią wysokość, drapieżnik może wybrać jaja lub pisklęta na dwa sposoby: wchodząc do środka lub sięgając do wnętrza łapą lub dziobem (w przypadku większych ssaków lub ptaków). Dlatego z punktu widzenia bezpieczeństwa lęgu ważna jest wielkość otworu wejściowego ograniczająca możliwość wejścia do środka drapieżnikom, a także głębokość dziupli oraz długość korytarza lub grubość przedniej ściany. Ponieważ dla ssaków sięgających do wnętrza dziupli łapą ważna jest cała odległość dzieląca otwór wejściowy od jaj lub piskląt (a więc m.in. łącznie długość



**Tabela I.** Wpływ charakterystyk dziupli na presję drapieżników i sukces lęgowy dziuplaków wtórnych, na podstawie porównań dziupli, w których lęgi zakończyły się sukcesem lub stratą. Oznaczenia: ↓ – dziuple z mniejszą wartością danej cechy były bezpieczniejsze, ↑ – dziuple z większą wartością danej cechy były bezpieczniejsze, 0 – dana cecha nie wpływała istotnie na sukces lub stratę lęgu

Table I. Effect of nest hole characteristics on predator pressure and breeding success of secondary hole nesters, based on comparison of holes with successful vs. unsuccessful breeding attempts. Description: ↓ – holes with smaller value of the trait were safer, ↑ – holes with larger value of the trait were safer, 0 – the trait was not related to successful breeding

Gatunek dziuplaka Species	Wysokość nad ziemią Height above the ground	Wielkość otworu Entrance size	Odległość bezpieczeństwa, głębokość Danger distance, depth	Twardość drewna Wood hardness	Źródło Source
<i>Myiarchus crinitus</i>	0				Miller 2002
<i>Tachycineta bicolor</i>	↑	0			Rendell & Robertson 1989
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0	0	↑		Czeszczewik & Walankiewicz 2003
<i>Ficedula hypoleuca</i>	↑		↑		Alatalo <i>et al.</i> 1991
<i>Ficedula parva</i>	↑			0	Mitrus & Soćko 2008
<i>Sitta europaea</i>	0	↓	0	0	Wesołowski & Rowiński 2004
<i>Poecile palustris</i>	0	0	↑	↑	Wesołowski 2002
<i>Poecile atricapillus</i>	0			↑	Christman & Dhondt 1997
<i>Poecile carolinensis</i>	0/↑	0	0	↑	Albano 1992
<i>Aix sponsa</i>	0	0			Robb & Bookhout 1995
<i>Corvus monedula</i>	0	0	↑		Johnsson <i>et al.</i> 1993



korytarza i głębokość), miara ta jest wyróżniana w niektórych pracach i można ją nazwać odległością bezpieczeństwa (*safety distance* – Ruczyński i Bogdanowicz 2005). Nazwa ta lepiej oddaje jej znaczenie, niż częściej używany w anglojęzycznej literaturze ornitologicznej termin „odległość niebezpieczna” (*danger distance* – Wesołowski 2002). Innym sposobem na spenetrowanie wnętrza dziupli jest powiększenie przez drapieżnika otworu wejściowego lub też wydrążenie otworu w ścianie bocznej dziupli, tak aby możliwe było wejście do środka. W obu przypadkach bezpieczeństwo lęgu zależy wprost od grubości ścian bocznych oraz od twardości samego drewna.

Biorąc pod uwagę trudności, które drapieżniki muszą pokonać, aby zniszczyć lęgi dziuplaków, można podać cechy miejsc gniazdowych, które mogą wpływać na sukces lęgowy zajmujących je ptaków. Wyniki publikowanych do tej pory prac wskazują, że nie wszystkie wymienione powyżej charakterystyki dziupli są skorelowane z sukcesem lęgowym badanych gatunków dziuplaków. Czasem żadna z opisywanych cech nie wpływała na częstość strat lęgów dziuplaków lub tylko jedna z nich różniła dziuple spenetrowane przez drapieżnika i te, w których lęgi zakończyły się sukcesem (tab. I). Podobne wyniki uzyskano badając drapieżnictwo na jajach wkładanych do dziupli, imitujących lęgi dziuplaków (Sandström 1991, Purcell i Verner 1999). Jednakże dotychczasowe badania koncentrują się tylko na kilku wybranych zmiennych charakteryzujących dziuple, przede wszystkim związanych z ich dostępnością dla drapieżników.

Cechą, która w takich analizach jest zwykle pomijana jest wiek dziupli oraz czas jej zasiedlenia przez ptaki. Może to być związane z faktem, że ten aspekt najczęściej nie jest przedmiotem badań w przypadku gniazd otwartych. Ptaki wijące takie gniazda bardzo rzadko wykorzystują je ponownie w kolejnych latach (np. Cavitt i in. 1999, Redmond i in. 2007), głównie dlatego, że tempo dekompozycji i zniszczenia dokonywane przez warunki atmosferyczne są duże i gniazda te zwykle nie istnieją w kolejnym sezonie. W przypadku dziupli jest inaczej i w rezultacie w tej samej dziupli ptaki mogą gniazdować rok po roku. Straty tych miejsc gniazdowych związane np. z łamaniem się drzew zwykle nie są znaczne (roczne tempo strat: 3–9%, np. Robb i Bookhout 1995, Remm i in. 2006), stąd dziuple mogą być wykorzystywane przez wiele lat. Dlatego też wiek dziupli i historię jej zasiedlenia przez ptaki jako cechy danego miejsca lęgowego należy również brać pod uwagę w badaniach związanych z sukcesem lęgowym dziuplaków.



### 3. Wiek dziupli a sukces lęgowy gniazdujących w nich ptaków

Starzenie się dziupli oraz ich wykorzystywanie przez ptaki w kolejnych sezonach może w konsekwencji prowadzić do zwiększenia prawdopodobieństwa straty lęgu, gdyż stwierdzono, że u dziuplaków pierwotnych sukces lęgowy jest istotnie wyższy niż u dziuplaków wtórnych (Li i Martin 1991, Brightsmith 2005). Na tej podstawie można postawić hipotezę o wpływie wieku dziupli na sukces lęgowy gniazdujących w nich ptaków. Jednak zagadnienie to nie jest zbyt często badane. Jednym z powodów są problemy metodyczne, gdyż znalezionym dziuplom trudno przypisywać konkretny wiek. Najłatwiej uczynić to w przypadku tych wykutych przez dzięcioły, ponieważ ptaki te zwykle co roku wykuwają nowe miejsca lęgowe. Powoduje to jednak pewne zawężenie badań do kilku gatunków, gdyż dziuple takie wykorzystywane są następnie tylko przez nieliczne dziuplaki wtórne – w Europie głównie przez szpaka i kowalika *Sitta europaea* (np. Wesołowski 1989). Duża liczba gatunków dziuplaków wtórnych badana jest od dziesięcioleci przy użyciu skrzynek lęgowych, jednak te sztuczne miejsca gniazdowe z założenia tworzone są dla bezpieczeństwa gniazdujących w nich ptaków, trudno więc za ich pomocą określać wpływ drapieżników na lęgi. Prócz tego działania samych badaczy, mające na celu przygotowanie skrzynek lęgowych przed kolejnym sezonem (np. usuwanie starych gniazd), w sposób istotny redukują potencjalnie negatywny wpływ ich wieku i wykorzystywania przez ptaki, jak również wpływają na częstość ich zasiedlania przez ptaki. To wszystko powoduje, że dane, które mogłyby pokazywać związek wieku miejsca gniazdowego z sukcesem lęgowym przy użyciu skrzynek lęgowych nie są najczęściej zbierane.

Jednym z czynników, który może powodować mniejsze prawdopodobieństwo wyprowadzenia potomstwa przez dziuplaki gniazdujące w starszych dziuplach są zachowania samych drapieżników. Wyniki prac sugerują, że niektóre drapieżniki zjadające jaja czy pisklęta są w stanie zapamiętać znalezione miejsca lęgowe ptaków, w których żerowały i następnie je odwiedzać (np. Sonerud i Fjeld 1987, Farnsworth i Simons 2000, Miller 2002). Dlatego też można zakładać, że lęgi w dziuplach starszych, tj. istniejących w środowisku od dłuższego czasu, rzadziej mogą kończyć się sukcesem, gdyż mogły zostać już wcześniej znalezione, zapamiętane, a następnie są odwiedzane przez drapieżniki. Za obdarzoną szczególnie długotrwałą pamięcią uważa się kunę leśną (np. Sonerud 1985, Sorace i in. 2004).

Jednak aby ocenić, czy rzeczywiście starsze dziuple są mniej bezpieczne dla ptaków, porównania sukcesu lęgowego dziuplaków należy prowadzić nie, jak dotąd, pomiędzy całymi grupami dziuplaków pierwotnych i wtórnych, gdzie zmienność



preferowanych charakterystyk dziupli może być bardzo duża, tylko w obrębie tych samych gatunków. Wydaje się to stosunkowo proste w przypadku dziuplaków wtórnych, ale znacznie trudniejsze dla dziuplaków pierwotnych. Jednak kilka gatunków dzięciołów, prócz tego, że może wykuwać dziuple lęgowe co roku, także stosunkowo często wykorzystuje swoje stare dziuple. To powoduje, że można ocenić wpływ wieku dziupli (świeżo wykuta lub stara) na ich sukces lęgowy. Generalnie jednak badania takie są bardzo rzadkie i dla badanych do tej pory gatunków dziuplaków nie wykazano jednoznacznie pogarszania się wyników lęgów w starszych dziuplach. Szczególne często badaniami dotyczącymi wpływu wieku dziupli na sukces lęgowy obejmuje się dziuple o dużych rozmiarach, zajmowane przez stosunkowo duże gatunki dziuplaków – dzięcioła czarnego *Dryocopus martius* i włośchatkę *Aegolius funereus*. W dwóch pracach wykazano, że im miejsca lęgowe – skrzynki lub dziuple wykorzystywane przez te gatunki – były starsze, tym różne miary sukcesu lęgowego gniazdujących w nich ptaków były mniejsze (Sonerud 1985, Nilsson i in. 1991). Jednak w kilku innych pracach, dla tych samych gatunków podobnych zależności nie stwierdzono (Korpimäki 1987, Lang i Rost 1990, Rolstad i in. 2000). Znacznie mniej uwagi poświęcono temu zagadnieniu w badaniach ptaków gniazdujących w dziuplach o mniejszych rozmiarach. W jedynej tego typu pracy (Mazgajski 2002) stwierdzono, że dzięcioły duże *Dendrocopos major* osiągały podobny sukces w dziuplach wykutych w danym sezonie (78% lęgów zakończonych sukcesem) i starszych (86%). Brakuje podobnych danych pochodzących z innych terenów i zebranych dla innych gatunków, które pozwoliłyby na zweryfikowanie hipotezy dotyczącej związków wieku dziupli i sukcesu lęgowego gniazdujących w nich ptaków. Tym bardziej że możliwe jest także, iż relacje te są zależne zarówno od wielkości dziupli (otworu wejściowego), jak i od charakterystyki terenu związanej z liczebnością i składem gatunkowym drapieżników (Johnsson i in. 1993, Rolstad i in. 2000).

W miarę starzenia się dziupli, gdy drewno stopniowo rozkłada się (na skutek opadów, działalności owadów, grzybów itd.), mogą zmieniać się niektóre jej cechy, takie jak wielkość otworu wejściowego, wielkość komory, głębokość, czy twardość ścian, gdy drewno próchniejąc, staje się bardziej miękkie. Wszystkie te zmiany wpływają na wymiary dziupli, a więc mogą także prowadzić do zwiększenia prawdopodobieństwa skutecznej penetracji dziupli przez drapieżnika (patrz tab. I) i należy je rozpatrywać niezależnie od pamięci drapieżników i ich znajomości danych miejsc lęgowych. Tylko z rzadka otwory wejściowe dziupli, które znajdują się w żywych drzewach, mogą w różnym tempie zarastać; stwierdzono, że 5–15% z nich w ciągu kilku-kilkunastu lat zarosło na tyle, by uniemożliwić ptakom odbywanie w nich lęgów (Sedgwick i Knopf 1991, Wesołowski 1995b). Takie powolne zarastanie



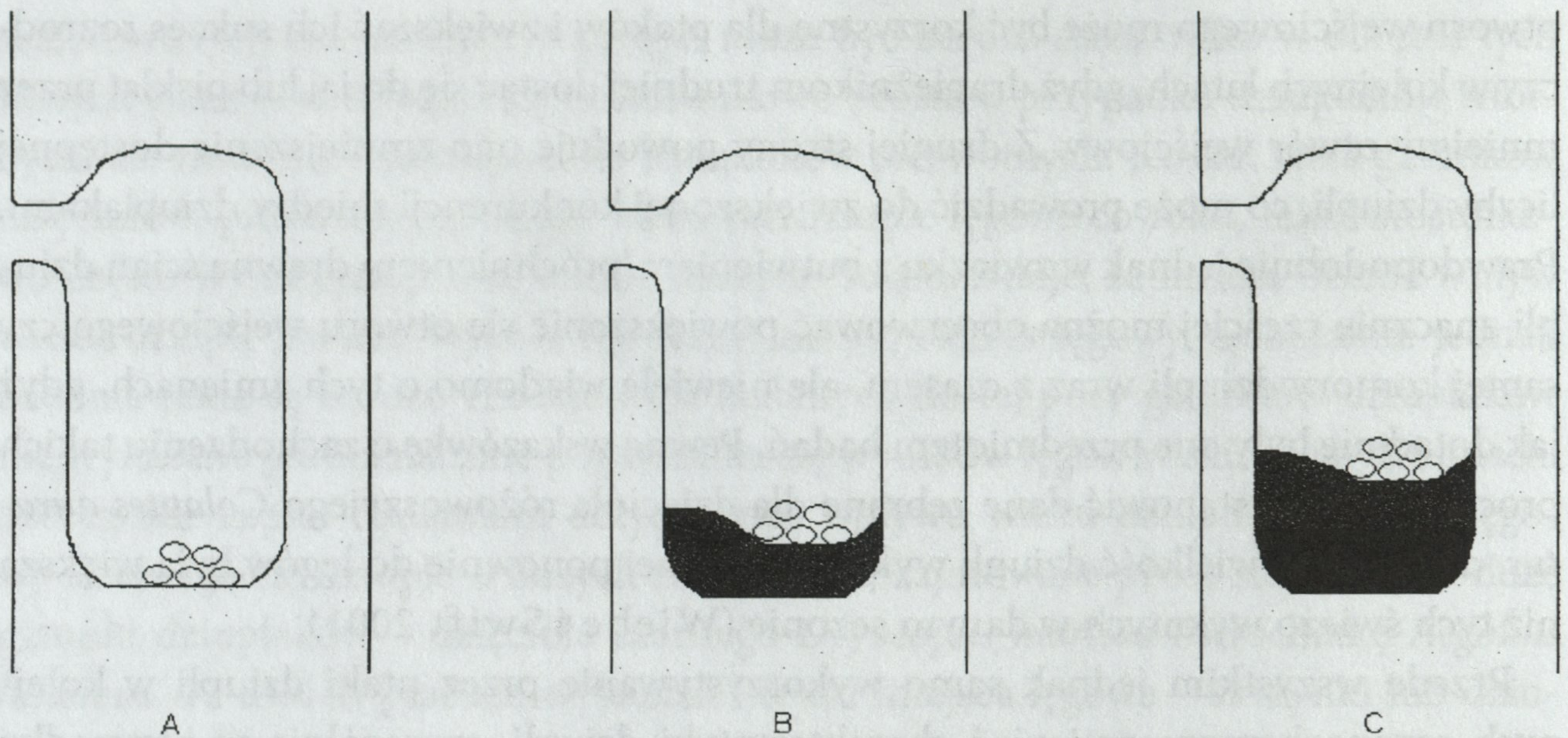
otworu wejściowego może być korzystne dla ptaków i zwiększać ich sukces rozrodczy w kolejnych latach, gdyż drapieżnikom trudniej dostać się do jaj lub piskląt przez mniejszy otwór wejściowy. Z drugiej strony powoduje ono zmniejszenie dostępnej liczby dziupli, co może prowadzić do zwiększonej konkurencji między dziuplakami. Prawdopodobnie jednak w związku z butwieniem/próchnieniem drewna ścian dziupli znacznie częściej można obserwować powiększanie się otworu wejściowego czy samej komory dziupli wraz z czasem, ale niewiele wiadomo o tych zmianach, gdyż jak dotąd nie były one przedmiotem badań. Pewną wskazówkę o zachodzeniu takich procesów mogą stanowić dane zebrane dla dzięcioła różowoszyjego *Colaptes auratus*, dla którego wielkość dziupli wykorzystywanej ponownie do lęgów była większa niż tych świeżo wykutych w danym sezonie (Wiebe i Swift 2001).

Przede wszystkim jednak samo wykorzystywanie przez ptaki dziupli w kolejnych sezonach może zmieniać charakterystyki dziupli, szczególnie w przypadku zasiedlenia dziupli przez dziuplaki wtórne, które budują co roku nowe gniazda. Kumulowanie się materiału gniazdowego wraz z wiekiem dziupli i jej wieloletnim wykorzystywaniem przez ptaki, w wyniku działania kilku różnych czynników związanych z tym procesem, w konsekwencji może wpływać na obniżenie sukcesu lęgowego dziuplaków.

#### **4. Wpływ obecności starego materiału gniazdowego w miejscach lęgowych dziuplaków**

Początkowo dziupla powstająca zarówno w sposób naturalny, jak i wykuta przez dzięcioła jest pusta i nie zawiera materiału gniazdowego (rys. 2). Zostaje on naniesiony dopiero po zajęciu dziupli przez ptaki zaliczane do grupy dziuplaków wtórnych i pozostaje w jej wnętrzu po zakończeniu sezonu lęgowego. Po wylocie piskląt stare gniazdo jest mocno zbite, czasem pokryte kałem, może zawierać także martwe pisklęta lub niewyklute jaja. Pomiedzy kolejnymi sezonami lęgowymi materiały użyte do budowy gniazd w dziuplach mogą ulegać rozkładowi na skutek działania grzybów i innych saprofitów (Hubalek i in. 1973, Wesołowski 2000). Tempo rozkładu zależy od rodzaju materiału, a być może także od wielkości dziupli i panującego w niej mikroklimatu, stopnia naturalności terenu i bogactwa organizmów saprotroficznych, gdyż podobne procesy mają o wiele mniejsze natężenie lub nie są wcale obserwowane w dziuplach, które zostały wykute przez dzięcioły oraz w skrzynkach lęgowych. Materiał gniazdowy w miarę użytkowania dziupli przez dziuplaki wtórne w kolejnych latach może zatem akumulować się, co prowadzi do spłycenia miejsca gniazdowego (rys. 2), ułatwiając drapieżnikom dostęp do lęgów na skutek zmniejszenia odległości bezpieczeństwa (Mazgajski i Rykowska 2008), a więc w spo-





**Rys 2.** Korzystanie z dziupli przez dziuplaki pierwotne (A) i wtórne (B, C) a zmiany odległości bezpieczeństwa w związku z nagromadzeniem materiału gniazdowego (czarny – stary materiał gniazdowy, szary – materiał gniazda z danego sezonu)

**Fig. 2.** Hole utilization by primary (A) and secondary hole-nesters (B, C), and changes in danger distance related to accumulation of nest material (black – old nest material, grey – nest material from current breeding season)

sób pośredni wpływa na sukces lęgowy gniazdujących dziuplaków. Być może zresztą właśnie tymi zmianami w głębokości dziupli w pierwszej kolejności należy tłumaczyć różnice w sukcesie lęgowym dziuplaków pierwotnych i wtórnych.

Z obecnością starych gniazd wiąże się także presja pasożytów. Miejsca lęgowe wykorzystywane w poprzednich latach mogą być zainfekowane patogenami (np. Kruszewicz i in. 1995, Singleton i Harper 1997), a szczególnie ektopasożytami, które często ukrywają się w starym materiale gniazdowym lub w zakamarkach dziupli (np. Rendell i Verbeek 1996). Ektopasożyty rzadko prowadzą do zwiększonej śmiertelności piskląt dziuplaków, co mogłoby przekładać się bezpośrednio na niższy sukces lęgowy w danym sezonie. Częściej mogą pogarszać ich kondycję (np. przegląd prac Mazgajski i Kędra 1997), co może mieć wpływ na ich niższą przeżywalność po wylocie z gniazda (np. Tinbergen i Boerlijst 1990, Monrós i in. 2002), a w konsekwencji wpływać na dostosowanie osobników rodzicielskich. Prócz tego zwiększone zapotrzebowanie energetyczne wywołane presją krwio pijnych ektopasożytów może powodować głośniejsze zebranie piskląt o pokarm (np. Christe i in. 1996), co może ułatwiać odnalezienie dziupli przez drapieżniki (Leech i Leonard 1997). Należy także pamiętać, że ptaki dorosłe mogą kompensować działanie ektopasożytów zwiększając częstość przynoszenia pokarmu



do gniazda (np. Christe i in. 1996, Bańbura i in. 2004), a takie zachowanie również zwiększa prawdopodobieństwo, że zarówno ptaki dorosłe jak i gniazdo zostaną wykryte przez drapieżniki (np. Martin i in. 2000, Post i Götmark 2006). A więc ektopasożyty mogą wpływać na sukces lęgowy bezpośrednio oddziałując na pisklęta i obniżając ich kondycję, ale także pośrednio przez zwiększenie prawdopodobieństwa wykrycia gniazda przez drapieżniki na skutek zwiększonej (kompensującej) aktywności ptaków dorosłych.

Potencjalnie obecność starych gniazd w dziuplach może więc wpływać negatywnie na sukces lęgowy gniazdujących w nich dziuplaków w związku z działaniem pasożytów, poprzez spłylenie miejsc gniazdowych, umożliwiając łatwiejszy dostęp drapieżników do lęgu, albo też ułatwiając odnalezienie dziupli. Przez długi czas wpływ ten nie był jednak odpowiednio zbadany. Badacze wykorzystujący w swych pracach skrzynki lęgowe, planując kolejne działania, zwykle wyrzucali gniazda z poprzednich sezonów, a gdy już problem został dostrzeżony (Møller 1989) i zaczęto prowadzić eksperymenty mające na celu określenie wpływu starego materiału gniazdowego na rozród ptaków, nie brano najczęściej pod uwagę, że jego obecność wiąże się zarówno z ektopasożytami, jak i ze zmianą głębokości dziupli, przez co trudno interpretować uzyskiwane wyniki (Mazgajski 2003, 2007b).

Jako że prace nad oceną wpływu obecności starych gniazd na biologię lęgową ptaków gniazdujących w dziuplach są bardzo trudne metodycznie, a stary materiał gniazdowy może zostawać w dziuplach podobnie jak w skrzynkach lęgowych, dotychczas zagadnienie to było analizowane wyłącznie przy użyciu tych sztucznych miejsc gniazdowych. Zwykle jednak prace takie prowadzono wykorzystując gniazda z poprzedniego sezonu lęgowego. Brakuje badań w dłuższej perspektywie czasowej, gdyż wraz z gromadzeniem się materiału z kolejnych sezonów mogą następować zmiany zarówno ilościowe jak i w składzie gatunkowym ektopasożytów (Loye i Carroll 1998). Dokładna analiza wyników prac dotyczących znaczenia starych gniazd w rozrodzie dziuplaków (Mazgajski 2007b) wykazała, że w dotychczasowych badaniach skupiono się przede wszystkim na wpływie obecności starych gniazd na wybór przez ptaki miejsca na gniazdo. Natomiast prawdopodobieństwo wyprowadzenia potomstwa badane było rzadko (Mazgajski 2007b) i prócz jednej pracy (Tomás i in. 2007) nie wykazano istotnego związku sukcesu lęgowego, czy kondycji piskląt z obecnością starych gniazd. Zgodnie z przewidywaniami, liczebność ektopasożytów – przede wszystkim pcheł (głównie *Ceratophyllus* sp.) i krwiopijnych roztoczy (głównie *Dermanyssus* sp.) była zwykle większa w gniazdach zbudowanych na starym materiale (Mazgajski 2007b). Potencjalne zwiększenie częstotliwości karmień w związku z presją ektopasożytów obecnych w starych gniazdach sprawdzano dotychczas tylko w jednej pracy (Mazgajski 2007a). Przeciwnie do przewidywań stwierdzono,



że szpaki gniazdujące w skrzynkach ze starym materiałem nie karmią piskląt częściej, niż te gniazdujące w skrzynkach nie zawierających takiego materiału. Prócz tego nie stwierdzono, aby liczebność ektopasożytów wpływała na częstość przylotów z pokarmem ani liczbę czy kondycję piskląt (Mazgajski 2007a). W ten sposób nie została potwierdzona sugestia Møllera (1989), że obecność starych gniazd poprzez działanie ektopasożytów prowadzi do zwiększenia częstotliwości karmień, przez co naraża lęg i ptaki dorosłe na zwiększoną presję ze strony drapieżników. Jednak weryfikacja tego stwierdzenia wymaga jeszcze większej liczby badań prowadzonych na różnych gatunkach.

Tak więc, mimo że na podstawie istniejących prac można było postawić hipotezę o wpływie wieku dziupli na sukces lęgowy gniazdujących w nich dziuplaków, badania przeprowadzone w ostatnich latach nie pozwalają jak na razie na jej przyjęcie. Zarówno presja drapieżników analizowana wraz ze wzrastającym wiekiem dziupli nie tworzy powtarzalnego wzoru, jak i wpływ obecności starych gniazd najczęściej nie manifestuje się w obniżeniu sukcesu lęgowego. Jednakże podczas prowadzenia badań i analiz nie bierze się pod uwagę bardzo istotnego czynnika, jakim jest behavior samych ptaków i działania przez nie podejmowane, a które mają na celu minimalizowanie wpływu drapieżników na lęgi.

## **5. Strategie unikania przez ptaki potencjalnie negatywnego wpływu wieku dziupli**

Dziuple, które powstają zarówno w sposób naturalny, jak i wykute przez dzięcioły, są następnie wykorzystywane przez dziuplaki (głównie wtórne) przez wiele lat. W związku z tym na tę grupę ptaków mogą działać wszystkie negatywne czynniki, o których wspomiano wcześniej. W wielu środowiskach leśnych liczba miejsc gniazdowych dostępna dla tych ptaków może limitować ich możliwość przystąpienia do rozrodu (przeгляд prac – Newton 1994). Dlatego też o dziuple może zachodzić silna konkurencja, a wybór najlepszych miejsc gniazdowych może być ograniczony. Jako że rokrocznie powstaje niewiele dziupli (na 10 ha starego lasu liściastego w Europie dzięcioły wykuwają ich nie więcej niż 10–15 w sezonie, biorąc pod uwagę zagęszczenia tych ptaków, np. Cramp 1984), dziuplaki wtórne zmuszone są do zajmowania znacznej części tych samych dziupli w kolejnych latach, a więc i borykania się ze wszystkimi opisanymi wcześniej problemami, które wiążą się z ich wzrastającym wiekiem i wykorzystywaniem w kolejnych sezonach. Przy ograniczonych możliwościach wyboru najlepszych dziupli ptaki musiały wykształcić szereg przystosowań, które pozwoliły na dopasowanie się do istniejących warunków oraz zwiększały bezpieczeństwo ich lęgów.



Jako że cechy dziupli wybieranej przez ptaki na lęgi mogą wpływać na ich sukces rozrodczy (tab. I), prace testujące hipotezy związane z unikaniem drapieżników skupiają się przede wszystkim na etapie wyboru miejsca gniazdowego. Stwierdzono, że dziuplaki unikają miejsc lęgowych zbyt małych lub zbyt dużych, co tłumaczy się koniecznością utrzymania odpowiedniej temperatury jaj i piskląt (np. Karlsson i Nilsson 1977, van Balen 1984), jak również wybierają te z jak najmniejszym otworem wejściowym oraz głębsze, co związane jest ze strategiami unikania drapieżnika (np. van Balen i in. 1982, Summers i Taylor 1996, Mazgajski 2003).

Analizując wybór miejsca na gniazdo przez dziuplaki rzadko badany jest czas jego powstania i wykorzystywanie w poprzednich sezonach, czynniki potencjalnie także wpływające na rozród, a jako takie być może także brane pod uwagę przez ptaki. Można zakładać, że najlepszym sposobem unikania drapieżników odwiedzających znane im miejsca lęgowe ptaków jest gniazdowanie w nowych dziuplach. Taka strategia jest stosowana przez dzięcioły, które nowe miejsca lęgowe wykuwają zwykle co roku (Short 1982). Należy także zwrócić uwagę, że czynią to zwykle w takich miejscach/drzewach, w których nie ma dziupli z poprzednich sezonów (Hagvar i in. 1990, Stenberg 1996). W przypadku dzięcioła dużego 61–71% nowych dziupli jest wykuwane właśnie w takich miejscach (Hagvar i in. 1990, Stenberg 1996, Mazgajski 1998). Wydaje się, że takie umieszczenie dziupli lęgowych względem innych można również interpretować jako unikanie presji drapieżników posługujących się długoterminową pamięcią, które sprawdzając stare dziuple mogłyby odnaleźć nowe gniazdo niejako przy okazji.

Prezentowana strategia unikania drapieżników może być wykorzystywana tylko przez dziuplaki pierwotne, które są w stanie same wykuwać dziuple. W przypadku dziuplaków wtórnych, ptaki te są zależne od miejsc lęgowych dostępnych w środowisku. Skoro wraz ze wzrastającym wiekiem dziupli i ich zajmowaniem przez ptaki w kolejnych latach może zwiększać się prawdopodobieństwo, że zostaną one odkryte przez drapieżnika, należy spodziewać się, że dziuplaki wtórne, aby unikać drapieżników penetrujących stare dziuple, powinny stosować dwie strategie: unikać dziupli starszych, istniejących dłużej w środowisku, a jeśli jest to niemożliwe, bo takich miejsc jest ograniczona liczba, to częściej zajmować te miejsca, które były używane w poprzednim roku i lęgi w nich prowadzone zakończyły się sukcesem.

Pierwsza z tych strategii została potwierdzona przez dwie prace oparte na długoterminowych badaniach, w których stwierdzono, że częstość wykorzystywania miejsc gniazdowych przez dziuplaki wtórne rzeczywiście zmniejsza się z wiekiem dziupli. Szpaki gniazdujące w dziuplach oraz włośchatki w skrzynkach lęgowych preferowały miejsca gniazdowe nowe, a więc nieznanne drapieżnikom, zaś im miejsca te były starsze, tym częstość ich zajmowania spadała (Sonerud 1985, Mazgajski



2007c). W przypadku szpaka, o ile w pierwszym roku po wykuciu dziupli przez dzięcioła zajętych było średnio 76%, o tyle po 5 latach już tylko 27% z nich (Mazgajski 2007c). Druga strategia unikania drapieżników, które mogą odwiedzać stare dziuple, jest związana z wykorzystywaniem przez ptaki miejsc lęgowych zależnie od sukcesu lęgowego lub jego braku w danym miejscu w poprzednim sezonie. W ten sposób ptaki byłyby w stanie unikać miejsc poznanych przez drapieżniki. Stwierdzono, że dziuple zajmowane w jednym roku są znacznie częściej wykorzystywane w kolejnym (Aitken i in. 2002, Mazgajski 2007c), a zmiany miejsc lęgowych są właśnie reakcją na straty lęgów (np. Dow i Fredga 1983, Gowaty i Plissner 1997, Haas 1998).

Jednak, aby stosować tę strategię, dziuplaki muszą być w stanie rozpoznać, czy w danym miejscu w poprzednim sezonie lęg zakończył się powodzeniem, czy też nie. Wydaje się to łatwiejsze w przypadku gatunków długowiecznych i/lub osiadłych, których osobniki mogą być związane z konkretnymi dziuplami. Natomiast gatunki przylatujące na dany teren na wiosnę mogą korzystać z jakichś wskazówek pozwalających na ocenę miejsc gniazdowych i ich bezpieczeństwa. Taką wskazówką może być obecność starego gniazda (np. Erckmann i in. 1990, Gergely i in. 2009). Z drugiej strony, skoro gromadzący się w dziupli materiał gniazdowy spłyca miejsce gniazdowe, a także może stwarzać dobre warunki dla rozwoju ektopasożytów, można się spodziewać, że takie miejsca powinny być przez ptaki unikane. Dotychczas przeprowadzono 16 eksperymentów, które miały na celu określenie, czy obecność starego gniazda wpływa na wybór miejsc lęgowych przez ptaki. Dokładna ich analiza pokazuje, że nie ma jednego stałego wzorca i nawet osobniki tego samego gatunku – w tym przypadku muchołówki żałobnej – na niektórych terenach preferują miejsca ze starymi gniazdami, zaś na innych ich unikają (Mazgajski 2007b). Być może brak wyraźnego unikania miejsc ze starymi gniazdami wskazuje, że obecność starego gniazda może nieść ze sobą informacje ważne dla ptaków, dotyczące bezpieczeństwa lęgu, i są one ważniejsze niż np. negatywny wpływ obecnych w danym miejscu ektopasożytów. Tak więc problem wyboru miejsca gniazdowego w związku z wiekiem i obecnością starych gniazd wydaje się być znacznie bardziej złożony.

Do tej pory badania reakcji dziuplaków na cechy miejsc gniazdowych koncentrują się przede wszystkim na wyborze przez ptaki miejsca na gniazdo. Można jednak założyć, że także i w kolejnych etapach lęgów ptaki podejmują działania zwiększające bezpieczeństwo lęgu. Przykładem takiego zachowania jest obudowywanie i zmniejszanie otworu wejściowego do dziupli przez kowalika *Sitta europaea* (Wesołowski i Rowiński 2004). Skoro po wyborze dziupli ptaki dopasowują ją do swoich potrzeb, wpływając na jej charakterystyki poprzez m.in. budowę gniazda, należy spodziewać się, że być może także na inne sposoby starają się zmniejszyć szanse jej penetracji przez drapieżniki.



W związku z odbywanymi lęgami z roku na rok przybywa materiału gniazdowego wypełniającego dziuplę, a biorąc pod uwagę liczbę powstających nowych dziupli w środowisku, ptaki bardzo często nie są w stanie uniknąć dziupli, w którym obecny jest materiał z poprzednich sezonów. Nawet jeśli jakaś jego część rozkłada się pomiędzy sezonami, to i tak pewna jego ilość pozostaje (Wesołowski 2000). To z czasem prowadzi do spłylenia miejsca gniazdowego, a ptaki w kolejnych sezonach budują dalsze gniazda. Z drugiej strony malejąca odległość między jajami lub pisklętami a otworem wejściowym zmniejsza szansę na wyprowadzenie lęgu. Tak więc ptaki, aby unikać drapieżników, muszą budować nowe gniazda w taki sposób, aby zachować odległość bezpieczeństwa jak największą. Na tym etapie lęgów możliwe są więc dwie strategie: usunięcie starego materiału przed przystąpieniem do lęgu, albo też dopasowanie budowanego nowego gniazda do zastanej głębokości wybranego miejsca.

Niestety ten rodzaj reakcji dziuplaków, który może mieć na celu ograniczenie presji drapieżników, zbadany jest bardzo słabo. Wiadomo, że kilka gatunków ptaków wykształciło specyficzny behavior wyrzucania starego materiału gniazdowego (np. Pacejka i Thompson 1996, Mazgajski i in. 2004). Brakuje jednak badań, które pozwoliłyby jednoznacznie określić, czy takie zachowanie rzeczywiście związane jest z celowym pogłębianiem miejsca, co może świadczyć o unikaniu drapieżników, czy też np. działaniami sanitarnymi lub związanymi z tokami i prezentacją miejsca gniazdowego partnerce. W przypadku strzyżyka śpiewnego stwierdzono, że behavior wyrzucania starych gniazd prowadzi do redukcji liczby ektopasożytów, ale brak jest informacji o związkach z głębokością gniazda i wpływem tego działania na sukces lęgowy (Pacejka i in. 1996). Natomiast dla szpaka badania takie prowadzono pozostawiając stare gniazdo i manipulując głębokością skrzynki lęgowej, a więc potencjalną dostępnością lęgu dla drapieżników. Stwierdzono silną zależność między wyrzucaniem starego materiału przez ptaki a głębokością miejsca gniazdowego. Ze skrzynek lęgowych eksperymentalnie spłyconych ptaki wyniosły znacznie więcej zalegającego starego materiału niż z tych nie spłyconych (Mazgajski i in. 2004). Można więc uznać, że przynajmniej dla tego gatunku wyrzucanie starego materiału gniazdowego ma przede wszystkim na celu pogłębienie miejsca wybranego na lęgi na tyle, aby uniknąć presji drapieżników. Potwierdzają to wyniki badań, w których szpaki niezależnie od tego, czy gniazdowały w skrzynkach czystych, czy takich, w których przed sezonem znajdowały się stare gniazda, zachowywały następnie podobną odległość bezpieczeństwa między otworem wejściowym a zniesieniem (Mazgajski 2003). Rozpatrując te zachowania należy zwrócić także uwagę, że behavior wyrzucania starego materiału gniazdowego zalegającego w miejscu lęgowym wykształciło (lub jest częściej opisywany) tylko kilka gatunków – szpak, strzyżyk śpiewny i muchołówka żałobna. Wszystkie te gatunki wykorzystują dość podobny



materiał gniazdowy (trawy, liście), który słabo rozkłada się w okresie pomiędzy sezonami (Wesołowski 2000), a więc i akumuluje się z sezonu na sezon.

Drugim sposobem, który może pozwolić na utrzymanie odpowiedniej odległości bezpieczeństwa między otworem wejściowym a jajami i pisklętami, jest budowanie mniejszych gniazd w dziuplach płytszych (zarówno naturalnie, gdy dziupla od początku nie jest zbyt głęboka, jak i wypełnionych przez stary materiał gniazdowy). Dotychczasowe prace pokazują, że ptaki – sikora bogatka i nadobniczka drzewna stosują tę właśnie strategię (Rendell i Verbeek 1996, Mazgajski i Rykowska 2008), która, jak można przypuszczać, ma zwiększać bezpieczeństwo lęgu. Należy także pamiętać, że gniazdo pełni różne funkcje, m.in. termoregulacyjną i sanitarną, a jego wielkość jest zapewne pewnym kompromisem między tymi zadaniami a jego bezpieczeństwem, gdyż stwierdzono, że im większe gniazdo, tym prawdopodobieństwo strat lęgu większe (np. Alabrudzińska i in. 2003, Mazgajski i Rykowska 2008). Można zastanowić się także nad alternatywnym tłumaczeniem tych wyników, gdyż budowa mniejszych gniazd w miejscach płytszych jest związana najprawdopodobniej z ograniczeniem liczby wizyt przy gnieździe w trakcie jego budowy, co może być zachowaniem antydrapieżniczym (Ghalambour i Martin 2000, Eggers i in. 2008). Skoro zwiększona aktywność rodzicielska prowadzi do większych strat gniazdowych (np. Martin i in. 2000), można zakładać, że drapieżniki mogą znajdować gniazda obserwując ptaki dorosłe przynoszące pokarm młodym, a więc i w podobny sposób mogą kierować się widokiem ptaków noszących materiał na gniazdo. Jednak brak jest jakichkolwiek danych na potwierdzenie/odrzućenie takiego przypuszczenia.

Zaskakujące, że oba rodzaje działań, zarówno wyrzucanie starego materiału gniazdowego, jak i dopasowywanie wielkości (wysokości) gniazda do głębokości miejsca, które mogą mieć związek z unikaniem presji drapieżników, nie były do tej pory częściej badane. Większa liczba prac pozwoliłaby spojrzeć szerzej na sposoby przystosowywania się ptaków do zastanych warunków oraz na działania mające na celu maksymalizację sukcesu lęgowego i unikania presji drapieżnika zachodzące już po wybraniu miejsca na gniazdo. A właśnie takie działania ptaków, wpięrw związane z wyborem miejsca na gniazdo, a potem jeszcze jego dopasowywaniem, mogą powodować, że w większości dotychczasowych badań nie stwierdzono negatywnego wpływu czynników związanych z wiekiem dziupli na lęgi dziuplaków.

## 5. Podsumowanie

Do tej pory w badaniach związku między sukcesem lęgowym dziuplaków a charakterystyką ich miejsc lęgowych brano pod uwagę przede wszystkim różne wymia-



ry wewnętrzne dziupli, takich jak średnica otworu wejściowego, wielkość dna czy głębokość (np. Czeszczewik i Walankiewicz 2003, Wesołowski i Rowiński 2004). Wydaje się jednak, że aspekt wieku dziupli i jej wykorzystywania przez ptaki w kolejnych latach także powinien zostać włączony do analiz, ponieważ może on wpływać zarówno na wybór i zajmowanie dziupli przez ptaki, jak i na różne miary ich sukcesu lęgowego. Dotychczasowe wyniki pozwalają na wysunięcie hipotezy o istotnym, negatywnym wpływie wieku dziupli na sukces lęgowy dziuplaków. Jednak krytyczny przegląd opublikowanych prac sugeruje, że hipotezy tej jak na razie nie można jednoznacznie potwierdzić. Ciągłe bowiem niewiele jest prac opisujących to zagadnienie, stąd trudno o uogólnienia. Wydaje się, że powodem, dla którego nie uzyskuje się jednoznacznych wyników są działania kompensacyjne dokonywane przez same dziuplaki, które zachodzą zarówno podczas wyboru miejsca na gniazdo, jak również później podczas przygotowywania wybranego miejsca na gniazdo, a co łącznie prowadzi do minimalizowania presji drapieżników. Do tej pory działania takie, szczególnie zachodzące na dalszych etapach rozrodu, nie były szerzej analizowane. Badając więc zagadnienia szeroko związane z hipotezą unikania drapieżników przez dziuplaki także i te aspekty powinno się brać pod uwagę.

Dziuplaki badane są od dziesięcioleci, niektóre ich gatunki – sikora bogatka czy muchołówka żałobna – są gatunkami modelowymi w ekologii ptaków. Jednak ogromna większość zebranych do tej pory danych pochodzi ze skrzynek lęgowych, przez co pewne elementy biologii tych gatunków były jak dotąd pomijane lub badane w wąskim zakresie. Przedstawiony stan wiedzy dotyczący wpływu na lęgi charakterystyk miejsc gniazdowych, w tym szczególnie ich wieku, pozwala na zaplanowanie dalszych badań, które uzupełniłyby ciągle jeszcze niepełną wiedzę o tym aspekcie rozrodu dziuplaków.

Tematyka ta wpisuje się także w zagadnienia związane z ograniczeniem liczebności dziuplaków przez dostępność miejsc gniazdowych. Dawniej przyjmowano istnienie tej zależności, ale wyniki mogące ją potwierdzić pochodziły głównie z badań ptaków w skrzynekach lęgowych w uproszczonych drzewostanach (przegląd – Newton 1994). Ostatnie prace prowadzone w starszych lasach o dużym stopniu naturalności pokazują, że znaczna część dziupli nie jest przez ptaki wykorzystywana (np. Waters i in. 1990, Bai i in. 2003, Campodon i in. 2008). Należy więc szukać czynników decydujących o „jakości” dziupli i o tym, czy są one wykorzystywane czy unikane przez ptaki. Dotychczas najczęściej opisywane są wymiary miejsc lęgowych (np. van Balen i in. 1982, Rendell i Robertson 1989), jednak aspekty poruszane w tym artykule – takie jak wiek dziupli, ich wykorzystywanie w poprzednich latach oraz nagromadzenie materiału gniazdowego – powinny być także włączone do analiz. Być może dopiero to pozwoli na pełniejsze zrozumienie funkcjonowania



zespołu dziuplaków w środowiskach w zależności od szeroko pojętej dostępności miejsc gniazdowych.

Chciałbym serdecznie podziękować Joannie Gliwicz, Annie Dubiec, Łukaszowi Rejtowi i Michałowi Żmihorskiemu za cenne uwagi do wcześniejszych wersji tego artykułu.

## 6. Piśmiennictwo

- Adamík P., Král M. 2008 – Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia) – *Acta Theriol.* 53: 185–192.
- Aitken K.E.H., Wiebe K.L., Martin K. 2002 – Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior British Columbia – *Auk*, 119: 391–402.
- Alabrudzińska J., Kaliński A., Słomczyński A., Wawrzyniak A., Zieliński P., Bańbura J. 2003 – Effects of nest characteristics on breeding success of Great Tits *Parus major* – *Acta Ornithol.* 38: 151–154.
- Alatalo R., Carlson A., Lundberg A. 1991 – Polygyny and breeding success of Pied Flycatcher nesting in natural cavities (W: Population biology of passerine birds. Red. J. Blondel, A. Gosler, J.D. Lebreton, R. McCleery) – Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 323–330.
- Albano D.J. 1992 – Nesting mortality of Carolina Chickadees breeding in natural cavities – *Condor*, 94: 371–382.
- Antonov A. 2004 – Smaller Eastern Olivaceous Warbler *Hippolais pallida elaeica* nests suffer less predation than larger ones – *Acta Ornithol.* 39: 87–92.
- Bai M.-L., Mühlenberg M. 2008 – Sequential use of holes by birds breeding in a natural boreal forest of Mongolia – *Bird Study*, 55: 161–168.
- Bai M.-L., Wichmann F., Mühlenberg M. 2003 – The abundance of tree holes and their utilization by hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia – *Acta Ornithol.* 38: 95–102.
- Bai M.-L., Wichmann F., Mühlenberg M. 2005 – Nest-site characteristics of hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia – *Acta Ornithol.* 40: 1–14.
- Bańbura J., Perret P., Blondel J., Thomas D.W., Cartan-Son M., Lambrechts M.M. 2004 – Effects of *Protocalliphora* parasites on nestling food composition in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*: consequences for nestling performance – *Acta Ornithol.* 39: 93–103.
- Barclay R.M.R. 1988 – Variation in the costs, benefits, and frequency of nest reuse by Barn Swallows (*Hirundo rustica*) – *Auk*, 105: 53–60.
- Brightsmith D.J. 2005 – Competition, predation and nest niche shifts among tropical cavity nesters: ecological evidence – *J. Avian Biol.* 36: 74–83.
- Camprodon J., Salvanya J., Soler-Zurita J. 2008 – The abundance and suitability of tree cavities and their impact on hole-nesting bird populations in beech forests of the NE Iberian Peninsula – *Acta Ornithol.* 43: 17–31.



- Cavitt J.F., Pearse A.T., Miller T. 1999 – Brown Thrasher nest reuse: a time saving resource, protection from search strategy predators, or cues for nest-site selection? – *Condor*, 101: 859–862.
- Christe P., Richner H., Oppliger A. 1996 – Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites – *Behav. Ecol.* 7: 127–131.
- Christman B.J., Dhondt A.A. 1997 – Nest predation in Black-capped Chickadees: How safe are cavity nests? – *Auk*, 114: 769–773.
- Cramp S. (red.) 1984 – The birds of the Western Palearctic. Vol. IV – Oxford Univ. Press, Oxford, New York.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W. 2003 – Natural nest sites of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a primeval forest – *Ardea*, 91: 221–230.
- Dijkstra C., Bult A., Bijlsma S., Daan S., Meijer T., Zijlstra M. 1990 – Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival – *J. Anim. Ecol.* 59: 269–285.
- Dow H., Fredga S. 1983 – Breeding and natal dispersal of the goldeneye, *Bucephala clangula* – *J. Anim. Ecol.* 52: 681–695.
- Dunn E. 1977 – Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents – *J. Anim. Ecol.* 46: 633–652.
- Eggers S., Griesser M., Ekman J. 2008 – Predator-induced reductions in nest visitation rates are modified by forest cover and food availability – *Behav. Ecol.* 19: 1056–1062.
- Eggers S., Griesser M., Nystrand M., Ekman J. 2006 – Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay – *Proc. R. Soc. B*, 273: 701–706.
- Erckmann W.J., Beletsky L.D., Orians G.H., Johnson T., Sharbaugh S., D'Antonio V. 1990 – Old nests as cues for nest-site selection: an experimental test with Red-winged Blackbirds – *Condor*, 92: 113–117.
- Farnsworth G.L., Simons T.R. 2000 – Observations of Wood Thrush nest predators in a large contiguous forest – *Wilson Bull.* 112: 82–87.
- Flegg J.J.M., Cox C.J. 1975 – Population and predation in a tit nest-box colony – *Bird Study*, 22: 105–112.
- Fontaine J.J., Martin T.E. 2006 – Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies – *Ecol. Lett.* 9: 428–434.
- Gergely Z., Mészáros L.A., Szabad J., Székely T. 2009 – Old nests are cues for suitable breeding sites in the Eurasian penduline tit *Remiz pendulinus* – *J. Avian Biol.* 40: 2–6.
- Ghalambour C.K., Martin T.E. 2000 – Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort – *Anim Behav.* 60: 263–267.
- Golet G.H., Irons D.B., Estes J.A. 1998 – Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes – *J. Anim. Ecol.* 67: 827–841.



- Gowaty P.A., Plissner J.H. 1997 – Breeding dispersal of Eastern Bluebirds depends on nesting success but not on removal of old nests: an experimental study – *J. Field Ornithol.* 68: 323–330.
- Gregg M.A., Crawford J.A., Drut M.S., DeLong A.K. 1994 – Vegetational cover and predation of sage grouse nests in Oregon – *J. Wildl. Manage.* 58: 162–166.
- Haas C. 1998 – Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach – *Auk*, 115: 929–936.
- Hagvar S., Hagvar G., Monness E. 1990 – Nest site selection in Norwegian woodpecker – *Holarctic Ecol.* 13: 156–165.
- Hansell M. 2000 – Bird nests and construction behaviour – Cambridge Univ. Press.
- Hubalek Z., Balát F., Toukova I., Vlk J. 1973 – Mycoflora of birds' nests in nest-boxes – *Mycopathologia*, 49: 1–12.
- Johnsson K., Nilsson S.G., Tjernberg M. 1993 – Increased nest predation in hole-nesting birds at forest edges? (W: The Black Woodpecker *Dryocopus martius* as a keystone species in forest. K. Johnsson) – Swedish University of Agricultural Science, Rapport 24, 89–106.
- Karlsson J., Nilsson S.G. 1977 – The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines – *Ibis*, 119: 207–211.
- Korpimäki E. 1987 – Selection for nest-hole shift and tactics of breeding dispersal in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* – *J. Anim. Ecol.* 56: 185–196.
- Kruszewicz A.G., Pinowski J., Kruszewicz A.H., Mazurkiewicz M., Pawiak R., Małyszko E. 1995 – Occurrence of fungi in House Sparrow (*Passer domesticus*) and Tree Sparrow (*Passer montanus*) nestlings (W: Nestling mortality of granivorous birds due to microorganisms and toxic substances: synthesis. Red. J. Pinowski, B.P. Kavanagh, B. Pinowska) – PWN, Warszawa, 283–290.
- Kuitenen M., Aleknornis A. 1992 – Nest predation and breeding success in Common Treecreepers nesting in boxes and natural cavities – *Ornis Fenn.* 69: 7–12.
- Lack D. 1954 – The natural regulation of animal numbers – Clarendon Press, Oxford.
- Lang E., Rost R. 1990 – Brutaktivität, Bruterfolg und Schutz des Schwarzspecht *Dryocopus martius* – *Vogelwelt*, 111: 28–39.
- Leech S.M., Leonard M.L. 1997 – Begging and the risk of predation in nestling birds – *Behav. Ecol.* 8: 644–646.
- Li P., Martin T.E. 1991 – Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages – *Auk*, 108: 405–418.
- Loye J.E., Carroll S.P. 1998 – Ectoparasite behaviour and its effects on avian nest site selection – *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 159–163.
- Martin T.E. 1995 – Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food – *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.



- Martin T.E., Li P. 1991 – Life history traits of open-vs. cavity-nesting birds – *Ecology*, 73: 579–592.
- Martin T.E., Roper J.J. 1988 – Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush – *Condor*, 90: 51–57.
- Martin T.E., Scott J., Menge C. 2000 – Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects – *Proc. R. Soc. B*, 267: 2287–2294.
- Mazgajski T.D. 1998 – Nest-site characteristic of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in Central Poland – *Pol. J. Ecol.* 46: 33–41.
- Mazgajski T.D. 2002 – Nesting phenology and breeding success in Great Spotted Woodpecker *Picoides major* near Warsaw (Central Poland) – *Acta Ornithol.* 37: 1–5.
- Mazgajski T.D. 2003 – Nest site choice in relation to the presence of old nests and cavity depth in the starling *Sturnus vulgaris* – *Ethol. Ecol. Evol.* 15: 273–281.
- Mazgajski T.D. 2007a – Effect of old nest material in nestboxes on ectoparasite abundance and reproductive output in the European Starling *Sturnus vulgaris* (L.) – *Pol. J. Ecol.* 55: 377–385.
- Mazgajski T.D. 2007b – Effect of old nest material on nest site selection and breeding parameters in secondary hole nesters – a review – *Acta Ornithol.* 42: 1–14.
- Mazgajski T.D. 2007c – Nest hole age decreases nest site attractiveness for the European Starling *Sturnus vulgaris* – *Ornis Fenn.* 84: 32–38.
- Mazgajski T.D., Kędra A.H. 1997 – Are nestling of hole nesting birds affected by ectoparasites – a review – *Wiad. Parazytol.* 43: 347–355.
- Mazgajski T.D., Rykowska Z. 2008 – Dependence of nest mass on nest hole depth in the Great Tit *Parus major* – *Acta Ornithol.* 43: 49–55.
- Mazgajski T.D., Kędra A.H., Beal K.G. 2004 – The pattern of nest-site cleaning by European Starling *Sturnus vulgaris* – *Ibis*, 146: 175–177.
- Miller K.E. 2002 – Nesting success of the Great Crested Flycatcher in nest boxes and in tree cavities: are nest boxes safer from nest predation? – *Wilson Bull.* 114: 179–185.
- Mitrus C. 2003 – A comparison of the breeding ecology of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* nesting in boxes and natural cavities – *J. Field Ornithol.* 74: 293–299.
- Mitrus C., Soćko B. 2008 – Breeding success and nest-site characteristics of Red-breasted Flycatcher *Ficedula parva* in a primeval forest – *Bird Study*, 55: 203–208.
- Mitrus C., Walankiewicz W., Czeszczewik D. 2007 – Frequency of nest-hole occupation and breeding success of Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* – *Ibis*, 149: 414–418.
- Møller A.P. 1989 – Parasites, predators and nest-boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? – *Oikos*, 56: 421–423.
- Møller A.P. 1990 – Nest predation selects for small nest size in the blackbird – *Oikos*, 57: 237–240.
- Monrós J.S., Belda E.J., Barba E. 2002 – Post-fledging survival of individual great tits: the effect of hatching date and fledging mass – *Oikos*, 99: 481–488.



- Mountjoy D.J., Robertson R.J. 1988 – Nest-construction tactics in the Cedar Waxwing – Wilson Bull. 100: 128–130.
- Nager R.G., Monaghan P., Houston D.C. 2001 – The cost of egg production: increased egg production reduces future fitness in gull – J. Avian Biol. 32: 159–166.
- Newton I. 1994 – The role of nest-sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review – Biol. Conserv. 70: 265–276.
- Nilsson S.G. 1984 – The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition – Ornis Scand. 15: 167–175.
- Nilsson S.G., Johnsson K., Tjernberg M. 1991 – Is avoidance by black woodpeckers of old nest holes due to predators? – Anim. Behav. 8: 439–441.
- Nores A.I., Nores M. 1994 – Nest building and nesting behaviour of the Brown Cacholote – Wilson Bull. 106: 106–120.
- Pacejka A.J., Santana E., Harper R.G., Thompson C.F. 1996 – House wrens *Troglodytes aedon* and nest-dwelling ectoparasites: mite population growth and feeding patterns – J. Avian Biol. 27: 273–278.
- Pacejka A.J., Thompson C.F. 1996 – Does removal of old nests from nestboxes by researchers affect mite population in subsequent nests of house wrens? – J. Field Ornithol. 67: 558–564.
- Payne R.B. 1977 – The ecology of brood parasitism in birds – Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 1–28.
- Petit K.E., Petit L.J., Petit D.R. 1989 – Fecal sac removal: Do the pattern and distance of dispersal affect the chance of nest predation? – Condor, 91: 479–482.
- Porkert J., Zajíc J. 2005 – The biology of the common redstart, *Phoenicurus phoenicurus*, in the Central European pine forest – Folia Zool. 54: 111–122.
- Post P., Götmark F. 2006 – Predation by sparrowhawks *Accipiter nisus* on male and female pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to their breeding behaviour and foraging – J. Avian Biol. 37: 158–168.
- Purcell K.L., Verner J. 1999 – Nest predators of open and cavity nesting birds in oak woodlands – Wilson Bull. 111: 251–256.
- Redmond L.J., Murphy M.T., Dolan A.C. 2007 – Nest reuse by Eastern Kingbirds: adaptive behavior or ecological constraint? – Condor, 109: 463–468.
- Remm J., Lõhmus A., Remm K. 2006 – Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole nesting passerines? – For. Ecol. Manage. 221: 267–277.
- Rendell W.B., Robertson R.J. 1989 – Nest-site characteristics, reproductive success and cavity availability for Tree Swallow breeding in natural cavities – Condor, 91: 875–885.
- Rendell W.B., Verbeek N.A. 1996 – Old nest material in nest boxes of tree swallows: effects on nest-site choice and nest building – Auk, 113: 319–328.
- Ricklefs R.E. 1969 – An analysis of nesting mortality in birds – Smithsonian. Contrib. Zool. 9: 1–48.



- Robb J.R., Bookhout T.A. 1995 – Factors influencing Wood Duck use of natural cavities – J. Wildl. Manage. 59: 372–383.
- Rolstad J., Rolstad E., Sæteren Ø. 2000 – Black Woodpecker nest sites: characteristics, selection and reproductive success – J. Wildl. Manage. 64: 1053–1066.
- Ruczyński I., Bogdanowicz W. 2005 – Roost cavity selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Białowieża primaeval forest, Eastern Poland – J. Mammal. 86: 921–930.
- Sandström U. 1991 – Enhanced predation rates on cavity bird nests at deciduous forest edges – an experimental study – Ornis Fenn. 68: 93–98.
- Sedgwick J.A. 1997 – Sequential cavity use in a cottonwood bottomland – Condor, 99: 880–887.
- Sedgwick J.A., Knopf F.L. 1991 – The loss of avian cavities by injury compartmentalization – Condor, 93: 781–783.
- Short L.L. 1982 – Woodpeckers of the World – Delaware Museum of Natural History, Monograph Series 4.
- Singleton D.R., Harper R.G. 1997 – Bacteria in old House Wren nests – J. Field Ornithol. 69: 71–74.
- Slagsvold T. 1982 – Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis – Oecologia, 54: 159–169.
- Sonerud G.A. 1985 – Nest hole shift in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator – J. Anim. Ecol. 54: 179–192.
- Sonerud G.A., Fjeld P.E. 1987 – Long-term memory in egg predators: an experiment with a Hooded Crow – Ornis Scand. 18: 323–325.
- Sorace A., Petrassi F., Consiglio C. 2004 – Long-distance relocation of nestboxes reduces nest predation by Pine Marten *Martes martes* – Bird Study, 51: 119–124.
- Stenberg I. 1996 – Nest site selection in six woodpecker species – Fauna Norv. Ser. C Cinclus, 19: 21–38.
- Styrsky J.N. 2005 – Influence of predation on nest site reuse by an open-cup nesting neotropical passerine – Condor, 107: 133–137.
- Summers R.W., Taylor W.G. 1996 – Use by tits nest boxes of different designs in pinewoods – Bird Study, 43: 138–141.
- Tinbergen J.M., Boerlijst M.C. 1990 – Nestling weight and survival in individual Great Tits *Parus major* – J. Anim. Ecol. 59: 1113–1128.
- Tomás G., Merino S., Moreno J., Morales J. 2007 – Consequences of nest reuse for parasite burden and female health and condition in blue tit, *Cyanistes caeruleus* – Anim Behav. 73: 805–814.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., Walankiewicz W. 1984 – Breeding bird community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) – Acta Ornithol. 20: 241–310.



- van Balen J.H. 1984 – The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the Great Tit *Parus major* and some other hole-nesting species – *Ardea*, 72: 163–175.
- van Balen J.H., Booy C.J.H., van Franeker J.A., Osieck E.R. 1982 – Studies on hole-nesting birds in natural nest-sites. 1. Availability and occupation of natural nest-sites – *Ardea*, 70: 1–24.
- Walankiewicz W. 2002 – Breeding losses in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* caused by nest predators in the Białowieża National Park (Poland) – *Acta Ornithol.* 37: 21–26.
- Waters J.R., Noon B.R., Verner J. 1990 – Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community – *J. Wildl. Manage.* 54: 239–245.
- Weidinger K. 2002 – Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests – *J. Anim. Ecol.* 71: 424–437.
- Wesołowski T. 1989 – Nest-sites of hole-nesters in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) – *Acta Ornithol.* 25: 321–351.
- Wesołowski T. 1995a – Ecology and behaviour of White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) – *Vogelwarte*, 38: 61–75.
- Wesołowski T. 1995b – The loss of avian cavities by injury compartmentalization in a primeval European forest – *Condor*, 97: 256–257.
- Wesołowski T. 2000 – What happens to old nests in natural cavities? – *Auk*, 117: 498–500.
- Wesołowski T. 2002 – Anti-predator adaptations in nesting Marsh Tits *Parus palustris*: the role of nest-site security – *Ibis*, 144: 593–601.
- Wesołowski T., Rowiński P. 2004 – Breeding behaviour of Nuthatch *Sitta europaea* in relation to natural hole attributes in a primeval forest – *Bird Study*, 51: 143–155.
- Wesołowski T., Tomiałojć L. 2005 – Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? – *J. Avian Biol.* 36: 361–367.
- Wiebe K.L., Swift T.L. 2001 – Clutch size relative to tree cavity size in Northern Flickers – *J. Avian Biol.* 32: 167–173.

## 8. Summary

It is generally accepted that hole-nesting birds have a higher breeding success than open nesters. However, this group of birds can also experience frequent nesting failures, with the majority of them related to predation. This suggests that the attributes of some holes could make them safer than others. Several features of holes as nest sites could be considered in relation to predator pressure. Some of them influence the probability of predators finding the hole, while others describe the accessibility to eggs or nestlings (Fig. 1). Investigations of birds' breeding success in relation to



nest hole characteristics focused mostly on hole dimensions, such as entrance size or distance from the entrance to eggs/nestlings (the so-called „danger distance”) but in many such studies, no significant relations were found (Table I).

In this article, special attention is paid to other hole features that may affect predation, but are relatively rarely considered in this respect – hole age and its utilization by birds in previous seasons. It seems that increasing hole age enhances predation pressure both due to the long-term memory of some predators (such as the Pine Marten), as well as changes in hole dimensions and wood hardness. Also, the material of old nests accumulates in holes used by birds over many seasons, and this may cause higher predation because the danger distance decreases (Fig. 2). Additionally, the large number of ectoparasites in such holes may influence adult and nestling behavior, which could attract predators. However, only a few studies address the issues of hole-nesting birds' breeding and the problems related to hole age. Moreover, their results are inconsistent. When considering the breeding success of hole-nesting birds in relation to hole characteristics, it should be remembered that predation is a strong selective pressure, and birds endeavor to minimize the probability of nesting failure. This article describes in detail the methods used by birds to avoid predator pressure that could be related to increasing hole age. They include selection of specific sites, avoidance of older holes or sites with old nests, site preparation by removing old nest material and adjustment of the new nest to the hole's depth.

Unfortunately, the relation between hole age or its previous utilization by birds and predator pressure, as well as birds' behavioral responses to avoid predation, have still not been sufficiently studied.

(wpłynął: 30 czerwca 2009 r.)