

**Włodzimierz Meissner**

Katedra Ekologii i Zoologii  
Kręgowców Uniwersytetu  
Gdańskiego  
Al. Legionów 9  
80-441 Gdańsk  
e-mail: biowm@univ.gda.pl

**Strategie wędrówkowe siewkowców  
(*Charadrii*) zachodniej Palearktyki**

Migration strategies of West  
Palearctic waders

**1. Wstęp**

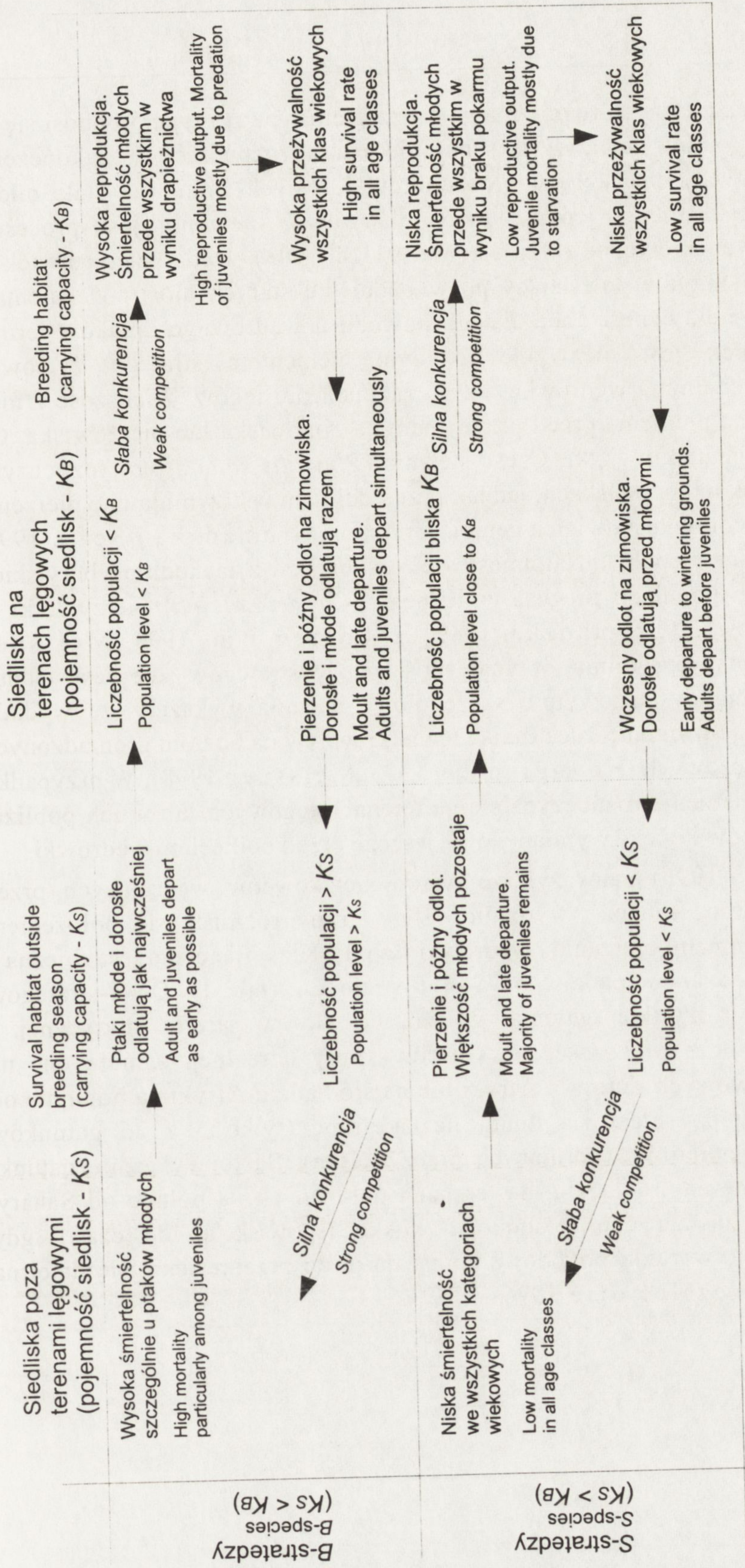
W trakcie migracji większość ptaków z podrzędu siewkowców tworzy duże, wielogatunkowe stada. Najczęściej zatrzymują się one na terenach otwartych, takich jak piaszczyste plaże, czy też błotniste brzegi różnych zbiorników wodnych. Ptaki te są więc dość łatwym obiektem do obserwacji. Wśród palearktycznych siewkowców występują zarówno gatunki zimujące stosunkowo blisko swych terenów lęgowych, jak i podejmujące jedne z najdłuższych wędrówek wśród ptaków. Przykładowo, piaskowce (*Calidris alba*), biegusy rdzawe (*Calidris canutus*) i biegusy krzywodziobe (*Calidris ferruginea*) gniazdujące na Półwyspie Tajmyr, dwukrotnie w ciągu roku pokonują dystans ponad 10 tys. km. Jeszcze dłuższe wędrówki odbywają bataliony (*Philomachus pugnax*) ze wschodniej Syberii, które zimę spędzają w południowej Afryce (Underhill i in. 1999). U czajek (*Vanellus vanellus*) natomiast, dystans między lęgowiskami i zimowiskami wynosi przeciętnie od 1000 do 2000 km (Cramp i Simmons 1986). Trasa wędrówki może być pokonywana przez osobniki różnych gatunków, podgatunków, populacji lub nawet grup wiekowo-płciowych w odmienny sposób. W skrajnym przypadku mogą to być 2–3 długodystansowe przeloty po kilka tysięcy kilometrów lub kilkanaście krótkich etapów po kilkaset kilometrów każdy (Piersma 1998). Tak duże zróżnicowanie w przebiegu migracji występujące w obrębie jednej grupy systematycznej o randze podrzędu spowodowało między innymi, że siewkowce są często traktowane jako modelowy obiekt do rozważań na temat różnych aspektów wędrówek ptaków (Gudmundsson i in. 1991, Lindström 1991, Lindström i Piersma 1993, Piersma 1994, 1998, Weber i Houston 1997, Houston 1998).

Bardziej szczegółowe opracowania oparte na wynikach badań terenowych pochodzą głównie z okresu wędrówki wiosennej i dotyczą przede wszystkim

gatunków podążających wzdłuż wybrzeży zachodniej Afryki i zachodniej Europy (Piersma i Jukema 1990, Zwarts i in. 1990b, Gudmundsson i in. 1991, Piersma 1994). Wiedza o siewkowcach migrujących jesienią przez tereny śródlądowe Europy jest fragmentaryczna. Szczególnie mało wiadomo o wędrówce ptaków młodych, które lecą w kierunku zimowisk pierwszy raz w życiu. Wczesniejsze prace na ten temat z terenu Europy Środkowej miały charakter opisowy i najczęściej dotyczyły jedynie ciężaru ciała i czasu pozostawania ptaków chwypanych w danym miejscu (np. Mester 1966, Greve i Gloe 1974, OAG Münster 1975, Teubert i Kneis 1980). Do wyjątków należy zaliczyć publikacje traktujące o kilku elementach składających się na strategię wędrówkową danego gatunku (Koopman 1986, OAG Münster 1989, Meissner 1992a). Co prawda próbowano zorganizować sieć punktów obserwacyjnych zbierających dane o fenologii migracji siewkowców w skali całego kontynentu (OAG Münster 1981), jednak dane z Europy Środkowej były bardzo nieliczne (OAG Münster 1987), a ponadto sposób ich opracowania może budzić pewne zastrzeżenia (Meissner i Sikora 1995). Dopiero w końcu lat 80. i w latach 90. powstało dużo opracowań analizujących łącznie wiele aspektów jesiennej wędrówki siewkowców (Summers i in. 1989, Holmgren i in. 1993, Meissner 1996, 1997a, 1997b, 1998, 1999, w druku a, w druku b, Rösner 1997, Meissner i Włodarczak 1999, Meissner i Górecki w druku). Zaczęto też zwracać uwagę na fakt, że poznanie strategii migracji ma podstawowe znaczenie dla skutecznej ochrony wędrownych ptaków, wykazując, że zachowanie dogodnych żerowisk na trasie wędrówki jest tak samo ważne, jak ochrona terenów lęgowych i zimowisk (Davidson i Piersma 1992, Meissner 1992b).

## 2. Strategie życiowe siewkowców

Na początku lat 80. Alerstam i Högstedt (1982) zaproponowali podział ptaków na *S*- i *B*-strategów. Symbole *S* i *B* pochodzą od terminów *survival habitats* i *breeding habitats* oznaczających miejsca, w których dana populacja przebywa w okresie lęgowym i poza nim. Schemat cyklu życiowego typowych *S*- i *B*-strategów przedstawiono na rys. 1. Czynnikiem limitującym liczebność populacji typowych *S*-strategów jest pojemność siedlisk na terenach lęgowych. Dlatego też spędzają one większość czasu na zimowiskach, gdzie konkurencja wewnątrzgatunkowa jest znacznie słabsza. Wielkość populacji typowych *B*-strategów jest ograniczana przez pojemność siedlisk na zimowiskach, więc pozostają one tam stosunkowo krótko, skracając okres silnej konkurencji wewnątrzgatunkowej.



Rys. 1. Schemat cyklu życiowego typowych S- i B-strategów (wg Alerstama i Högstedta 1982, nieco zmieniony)  
 Life cycle schemes of typical S- and B-species (after Alerstam and Högstedt 1982, slightly changed)

Jedną z ważniejszych różnic między strategiami typu *B* i typu *S* odnosi się do terminów wymiany lotek w stosunku do czasu rozpoczęcia i zakończenia migracji. Dotyczy ona wyłącznie osobników dorosłych, ponieważ ptaki młode w tym okresie pierzą jedynie pióra okrywowe. Pierzenie jest procesem kosztownym energetycznie (Ginn i Melville 1983). Dodatkowo, ubytek w powierzchni skrzydła powstający po wypadnięciu starych piór może ujemnie wpływać na efektywność lotu. Z tego powodu u wędrownych ptaków termin wymiany lotek jest niezwykle istotnym elementem strategii życiowej. *S*-stratedzy podejmują wędrówkę tuż po zakończeniu lęgów. Większość z nich nie rozpoczyna pierzenia przed przybyciem na zimowiska lub pierzowiska. Od tej reguły są jednak wyjątki. Część siewnic (*Pluvialis squatarola*) rozpoczyna wymianę lotek na lęgowiskach, jednak przed odlotem wstrzymują one pierzenie i odbywają wędrówkę z dwiema generacjami piór (Gromadzka i Serra 1998, R. Krupa – dane niepubl.). Natomiast wiele osobników z zachodniosyberyjskich i europejskich populacji biegusa zmiennego (*Calidris alpina*) pierzy lotki w trakcie wędrówki (Gromadzka 1989, Holmgren i in. 1993, Meissner 1998). Gatunek ten, mimo przynależności do *S*-strategów, nie jest jednak migrantem długodystansowym i szczegółowe badania wykazały, że wydatki energetyczne na wymianę lotek mają niewielki wpływ na poziom gromadzonych zapasów tłuszczowych (Holmgren i in. 1993, Meissner 1998). W przypadku *B*-strategów pierzenie rozpoczyna się na terenach lęgowych lub w ich pobliżu. Wiele osobników kończy wymianę lotek jeszcze przed podjęciem wędrówki.

Meltofte (1996) zauważył, że wśród siewkowców wędrujących przez zachodnią Europę można wyróżnić cztery grupy różniące się położeniem zimowisk, terminami pierzenia i wędrówki (tab. I). Klasyfikacja ta jest zbieżna z generalnym podziałem ptaków na *S*- i *B*-strategów (tab. I). Do *S*-strategów zaliczają się wszystkie gatunki gnieźdzące się w strefie arktycznej i subarktycznej oraz większość siewkowców strefy borealnej. Zimują one na obszarach pływowych Europy i Afryki lub na śródlądziu Afryki na południe od Sahary. *B*-stratedzy stanowią mniej liczną grupę (tylko 5 z 26 gatunków siewkowców regularnie wędrujących przez Polskę). Są to wyłącznie gatunki spędzające zimę na śródlądziu, na terenach położonych na północ od Sahary. Często też pozostają one stosunkowo blisko lęgów aż do czasu, gdy pogarszające się warunki pogodowe zmuszają je do przeniesienia się dalej na południe i zachód (Meltofte 1996).

**Tab. I.** Kwalifikacja gatunków siewkowców wędrujących licznie i regularnie przez Polskę do 4 grup wędrownikowo-zimowiskowych zaproponowanych przez Meltofte (1996). Podkreślono gatunek o niepewnej przynależności

Classification of waders migrating numerously and regularly across Poland into 4 migratory-wintering groups proposed by Meltofte (1996). The species of uncertain position was underlined

Grupa wędrownikowo-zimowiskowa Migratory-wintering group	Lokalizacja głównych zimowisk Localisation of main wintering grounds	Tereny zajmowane zimą Areas occupied in winter	Gatunek/podgatunek/populacja Species/subspecies/population	Strategia życiowa wg Alerstama i Högstedta (1982) Life strategy – after Alerstam & Högstedt (1982)
1	Afryka, na południe od Sahary (Africa, south to Sahara)	Tereny pływowe (tidal areas)	<i>Calidris canutus</i> , <i>C. ferruginea</i> , <i>Pluvialis squatarola</i> , <i>Limosa lapponica</i> – populacja syberyjska (Siberian population), <i>Charadrius hiaticula tundrae</i> , <i>Arenaria interpres</i> , <i>Limicola falcinellus</i> , <i>Numenius phaeopus</i> , <i>Tringa totanus</i> – populacja północna (northern population)	Strategia S (S-strategy)
2	Afryka, na południe od Sahary (Africa, south to Sahara)	Tereny nie-pływowe (non-tidal areas)	<i>Calidris minuta</i> , <i>C. temminckii</i> , <i>Tringa erythropus</i> , <i>T. glareola</i> , <i>T. ochropus</i> , <i>Philomachus pugnax</i> , <i>Actitis hypoleucos</i> , <i>Charadrius dubius</i> , <i>Limosa limosa</i>	Strategia S (S-strategy)
3	Południowa i zachodnia Europa oraz Afryka, na północ od Sahary (Southern and Western Europe and Africa, north to Sahara)	Tereny pływowe (tidal areas)	<i>Calidris alpina</i> , <u><i>C. alba</i></u> , <i>Limosa lapponica</i> – populacja europejska (European population), <i>Haematopus ostralegus</i> , <i>Numenius arquata</i> , <i>Charadrius hiaticula hiaticula</i> , <i>Tringa totanus</i> – populacja południowa (southern population)	Strategia S (S-strategy)
4	Południowa i zachodnia Europa oraz Afryka, na północ od Sahary (Southern and Western Europe and Africa, north to Sahara)	Tereny nie-pływowe (non-tidal areas)	<i>Pluvialis apricaria</i> , <i>Lymnocyptes minimus</i> , <i>Gallinago gallinago</i> , <i>Scolopax rusticola</i> , <i>Vanellus vanellus</i>	Strategia B (B-strategy)

### 3. Energetyka migracji

Większość ptaków nie jest w stanie pokonać całego dystansu dzielącego lęgowiska i zimowiska jednym, długim przelotem. Dzielą one trasę migracji na kilka lub nawet kilkanaście etapów, pomiędzy którymi zatrzymują się w miejscach zasobnych w pokarm. Uzupełniają tu zapasy energetyczne, niezbędne do kontynuacji wędrówki. Podstawowym źródłem energii w trakcie długodystansowego lotu jest tłuszcz nagromadzony przed rozpoczęciem wędrówki lub na miejscu przystankowym. Rezerwy tłuszczowe uruchamiane są jednak dopiero po 1–2 godzinach lotu (Schwilch i in. 1996). W początkowej fazie lotu, lub podczas bardzo krótkich przelotów, energia pobierana jest z utleniania węglowodanów znajdujących się w wątrobie i w mięśniach szkieletowych (Schwilch i in. 1996). U ptaków rozwinęły się różne fizjologiczne przystosowania pozwalające pobierać z tłuszczu ponad 90% energii wydatkowanej podczas długodystansowego lotu (Jenni i Jenni-Eiermann 1998). U ssaków udział energii pozyskanej z tłuszczu jest znacznie niższy i np. u sportowców podczas biegu maratońskiego osiąga 40–50% (Callow i in. 1986). Jeszcze do początku lat 80. uważano, że na miejscach przystankowych ptaki gromadzą wyłącznie tłuszcz (Odum i in. 1964, Piersma 1990). Szczegółowe badania wykazały jednak, że oprócz tłuszczu akumulowane są też proteiny (McLandress i Raveling 1981, Davidson i Evans 1989, Piersma i Jukema 1990, Lindström i Piersma 1993). Są to przede wszystkim białka budujące tkankę mięśni piersiowych i mięsień sercowy (Driedzic i in. 1993, Piersma 1998). Proporcje gromadzonego tłuszczu i białek mogą być różne u różnych gatunków i prawdopodobnie zależą nie tylko od wielkości ptaka (gatunki o większych rozmiarach odkładają proporcjonalnie więcej białek), lecz również od stopnia redukcji masy organów wewnętrznych (żołądek, jelita, wątroba) przed długodystansowym przelotem (Lindström i Piersma 1993). Białka zużywane są też podczas lotu (Klaassen i in. 2000). Wiadomo, że biorą one pośredni udział w oksydacji kwasów tłuszczowych (Jenni i Jenni-Eiermann 1998), jednak ich rola w procesie uwalniania energii ze zgromadzonych zapasów tłuszczowych nie jest w pełni wyjaśniona (Klaassen i in. 2000). Czas jaki dany osobnik może spędzić w powietrzu jest proporcjonalny do wielkości zgromadzonych zapasów energetycznych. Ptak, u którego masa tłuszczu osiągnęła 50% całkowitego ciężaru ciała jest w stanie lecieć nieprzerwanie kilka dni i nocy i przebyć w tym czasie kilka tysięcy kilometrów. Jednak odłożenie tak dużych zapasów tłuszczowych trwa bardzo długo, a lot z tak znacznym dodatkowym obciążeniem jest bardziej kosztowny energetycznie (Pennycuick 1978).

#### 4. Strategie wędrówek

Zestawiając zyski i koszty jakie ponosi ptak w trakcie wędrówki Alerstam i Lindström (1990) wyróżnili dwie podstawowe strategie wędrówkowe. Ptaki realizujące strategię ograniczania czasu wędrówki przelatują długie dystanse, gromadząc na miejscach przystankowych znaczne zapasy energetyczne. Bardzo szybko osiągają one cel wędrówki, jednak całkowity koszt energetyczny migracji jest u nich wysoki z powodu wysokich kosztów lotu z dużymi zapasami tłuszczowymi. Strategia minimalizowania kosztów energetycznych polega na migracji z małymi zapasami energetycznymi, krótkim zatrzymywaniu się na miejscach przystankowych i krótkich przelotach. Tempo wędrówki jest w takim przypadku niższe, lecz także całkowite koszty energetyczne poniesione w okresie migracji są stosunkowo niewielkie.

Gatunki, które należą do *S*-strategów wędrują szybko, tak by dotrzeć do celu przed większością konkurentów. Utrzymanie wysokiego tempa wędrówki wymaga jednak obecności na trasie bogatych żerowisk, które mogłyby zapewnić szybkie odbudowanie znacznych zapasów energetycznych. Przy braku takich miejsc korzystne staje się krótkie pozostawanie na kolejnych, stosunkowo blisko położonych od siebie żerowiskach i wędrowanie z małymi zapasami tłuszczowymi, a co za tym idzie obniżenie nakładów energetycznych ponoszonych w trakcie migracji. *B*-stratedzy pozostają na terenach lęgowych lub w ich pobliżu długo po zakończeniu lęgów. Tempo wędrówki generalnie jest u nich wolniejsze, choć i one wymagają obecności odpowiednich żerowisk na trasie migracji. Należy się więc spodziewać, że dominującą strategią migracji u *S*-strategów jest minimalizowanie czasu przelotu, a u *B*-strategów minimalizowanie nakładów energetycznych.

Niektóre badania nad wędrówkami siewkowców wykazały, że ptaki te mogą zmieniać strategię realizowaną w trakcie danego sezonu. Brodźce piskliwe (*Actitis hypoleucos*) i młode łączaki (*Tringa glareola*) w rejonie Zatoki Gdańskiej zachowują się jesienią tak jak migranty nastawione na minimalizowanie kosztów energetycznych, jednak na dalszych etapach wędrówki zmieniają strategię na ograniczającą czas przelotu (Meissner 1996, 1997a). Zmianę strategii z ograniczającej czas wędrówki na minimalizującą koszty energetyczne opisano też u biegusa białorzytnego (*Calidris fuscicollis*), który jesienią najpierw dokonuje długiego przelotu ze wschodniej Kanady do północnych wybrzeży Ameryki Południowej, a później za pomocą wielu krótkodystansowych przemieszczeń podąża w kierunku zimowisk położonych w środkowej i południowej części tego kontynentu (Harrington i in. 1991). Do zmiany strategii zmuszone też są osobniki korzystające z tzw. „żerowisk

awaryjnych”. Zauważono, że ptaki dorosłe z gatunków, które zwykle realizują strategię minimalizowania czasu wędrówki, pojawiają się nieregularnie w miejscach, gdzie warunki siedliskowe są dla nich nieodpowiednie (Meissner 1992a, Piersma i in. 1992, Meissner i Włodarczak 1999). Czynnikiem, które powodują przerwanie ich długodystansowego lotu może być gwałtowne pogorszenie się warunków pogodowych na trasie migracji lub podjęcie wędrówki z niewystarczającymi zapasami tłuszczowymi (Meissner 1998). Osobniki takie lądują mając bardzo niewielkie zapasy tłuszczowe i w tego typu miejscach nie są w stanie ich odbudować w krótkim czasie. Nie pozwala im to na kontynuowanie strategii minimalizowania czasu wędrówki i wymusza jej zmianę na strategię ograniczania kosztów energetycznych.

## 5. Czynniki modyfikujące przebieg migracji

### 5.1. Warunki pogodowe

Najważniejszym czynnikiem wpływającym modyfikująco na przebieg wędrówki jest siła i kierunek wiatru (Alerstam 1979, Liechti i Bruderer 1998). Ptaki, w tym siewkowce, potrafią doskonale wykorzystać sprzyjający przelotowi wiatr, czyli taki, który nie jest zbyt silny i wieje zgodnie z kierunkiem migracji. Startując do dalekodystansowego lotu bardzo szybko odnajdują pułap, na którym kierunek i siła wiatru są dla nich najkorzystniejsze (Richardson 1976, Piersma i van de Sant 1992, Bruderer i in. 1995). Gdyby osobniki populacji wędrówkowej korzystały stale ze sprzyjającego wiatru, mogłyby startować do kolejnego etapu migracji z mniejszymi zapasami energetycznymi, niż by to było potrzebne do pokonania danego dystansu przy bezwietrznej pogodzie, lub zachować część tych zapasów po wylądowaniu. Brak jest przekonujących dowodów na to, że przelot przy sprzyjającym wietrze jest stałym elementem realizowanej strategii wędrówki (Hedenström i Weber 1999). Wydaje się jednak, że czynnik ten w znacznym stopniu wpływa na decyzję o odlocie z danego miejsca przystankowego (Buttler i in. 1997, Weber i in. 1998a, 1998b, Åkesson i Hedenström 2000). Obecność sprzyjającego wiatru może powodować podjęcie wędrówki przez ptaki o różnej ilości zapasów tłuszczowych (Weber i in. 1998b). Ptaki słabo otłuszczone mogą z pomocą wiatru osiągnąć kolejne miejsce przystankowe, a te silnie otłuszczone zachować część zapasów energetycznych i rozpocząć ich ponowne gromadzenie z wyższego poziomu. Potwierdzają to duże różnice w ciężarze ciała między osobnikami stwierdzane po ich przylocie na dane żerowisko (Mascher 1966, Page i Middleton 1972, Meissner 1997b, 1998, Meissner i Górecki w druku). Silny, przeciwny do kierunku migracji wiatr może wstrzymać odlot



siewkowców z miejsca przystankowego. Nie musi to jednak oznaczać spowolnienia wędrówki, ponieważ ptaki pozostające dłużej na żerowisku mogą zgromadzić większe zapasy tłuszczowe, a przez to zwiększyć potencjalny dystans następnego przelotu (Meissner 1997a).

Temperatura otoczenia może też do pewnego stopnia modyfikować przebieg wędrówki siewkowców. U *B*-strategów jest to nawet jeden z najważniejszych czynników wpływających na podjęcie wędrówki (Meltofte 1996). Obniżenie temperatury zwiększa zapotrzebowanie na pokarm, co zmusza ptaki do bardziej intensywnego lub długotrwałego żerowania, w tym przedłużenia czasu żerowania na godziny nocne (Zwarts i in. 1990a, Mouritsen 1994). Ponadto w niskich temperaturach dostępność zwierząt bezkręgowych bytujących w podłożu, które są głównym pokarmem siewkowców, zmniejsza się. U wielu gatunków zauważono, że później wędrujące osobniki mają wyższy średni ciężar ciała (Greve i Gloe 1974, Brenning 1986, Onnen 1991, Leuzinger i Jenni 1993, Meissner 1997b). Przyjmuje się, że dodatkowe zapasy tłuszczowe mogą być swoistym zabezpieczeniem się tych ptaków przed zwiększonym prawdopodobieństwem wystąpienia warunków pogodowych uniemożliwiających żerowanie (Pienkowski i in. 1979). Z drugiej strony większe zapasy energetyczne umożliwiają ptakom wykonywanie dłuższych przelotów. Jeśli termin zakończenia wędrówki jest zakodowany genetycznie (Berthold 1993), to u osobników wędrujących później może istnieć mechanizm wymuszający większe tempo migracji.

Alerstam i Lindström (1990) wskazują też na modyfikujący wpływ presji drapieżników na przebieg wędrówki ptaków. Dorosłe siewkowce często unikają żerowisk, gdzie presja drapieżników jest wysoka (Cresswell 1994, Rösner 1997, Dierschke 1998). W pewnych przypadkach może to prowadzić nawet do zupełnego pomijania przez nie niektórych, nawet bardzo bogatych żerowisk położonych na trasie wędrówki (Dierschke 1998). Wybór optymalnego żerowiska jest więc kompromisem między unikaniem wysokiej presji drapieżników a możliwością korzystania z bogatej bazy pokarmowej, umożliwiającej szybkie nagromadzenie zapasów energetycznych. W zależności od różnych czynników zewnętrznych (np. pogodowych) ptaki mogą zachowywać się w odmienny sposób, podejmując większe lub mniejsze ryzyko, by zaspokoić zapotrzebowanie na pokarm (Hilton i in. 1999). Presja drapieżników może mieć wpływ modyfikujący na poziom gromadzonych zapasów energetycznych. Znaczny wzrost ciężaru ciała związany z gromadzeniem zapasów tłuszczowych przy niezmiennej powierzchni skrzydeł pociąga za sobą pogorszenie właściwości aerodynamicznych. Osobniki cięższe stają się więc łatwiejszą zdobyczą (Witter i Cuthill 1993). Houston (1998) przewiduje, że w miejscach o dużej presji

drapieżników, wielkość zapasów energetycznych jest wynikiem kompromisu pomiędzy tempem ich gromadzenia i zachowaniem zdolności do szybkiej ucieczki. Z drugiej strony Bednekoff i Houston (1994) sugerują, że w takiej sytuacji ptaki mogą maksymalizować tempo odkładania tłuszczu, a co za tym idzie tempo migracji, by jak najszybciej opuścić niebezpieczne żerowiska.

## 5.2. Doświadczenie z poprzednich wędrówek

Szereg eksperymentów polegających na przemieszczaniu młodych i dorosłych ptaków przed rozpoczęciem jesiennej wędrówki oraz doświadczenia prowadzone w wolierach na różnych gatunkach ptaków wróblowych wskazują, że osobniki podejmujące wędrówkę pierwszy raz w swoim życiu mają genetycznie zakodowany kierunek, termin i czas trwania migracji (Alerstam 1993, Berthold 1993). Natomiast osobniki dorosłe mogą modyfikować przebieg wędrówki i odwiedzać tylko te miejsca przystankowe, które w poprzednim sezonie zapewniały im duże tempo odkładania zapasów energetycznych (Rösner 1997, Dierschke 1998). Przemawia za tym fakt, że wykazują one bardzo silne przywiązanie do miejsc przystankowych odwiedzanych w kolejnych sezonach (Rösner 1997). W ten sposób osobniki dorosłe zwiększają prawdopodobieństwo korzystania wyłącznie z bogatych siedlisk, co prowadzi do zachowania u nich w miarę stałego i wysokiego tempa wędrówki. Ptaki młode, podejmując jesienną wędrówkę po raz pierwszy, mają zakodowany genetycznie jedynie kierunek migracji (Berthold 1993). Później, już jako ptaki dorosłe mogą odwiedzać tylko te miejsca, gdzie napotkały najbardziej sprzyjające warunki. Mogą one wprowadzić towarzyszyć ptakom dorosłym i podążać za nimi, jednak w przypadku siewkowców z grupy S-strategów wędrówka ptaków z obu tych kategorii wiekowych jest mniej lub bardziej rozdzielona w czasie (Moltofte 1996). Na polskim wybrzeżu osobniki młode z gatunków lęgnących się w strefie arktycznej pojawiają się znacznie później niż ptaki dorosłe (Meissner i Sikora 1995, Meissner i Koziróg 2000). Ponadto ptaki dorosłe mogą skuteczniej żerować, szybciej odkładać zapasy tłuszczowe i, co za tym idzie, wcześniej opuszczać dane miejsce przystankowe (Puttig 1979, Meissner 1998, Meissner i Górecki w druku). Dierschke (1996) wskazuje na możliwość naśladowania zachowań wędrówkowych przez ptaki młode podczas drugiej w ich życiu jesiennej migracji, gdy lecą z lęgówisk na zimowiska razem z osobnikami starszymi. U niektórych dużych gatunków siewkowców, wyspecjalizowanych w odżywianiu się wąskim spektrum ofiar, ptaki młode osiągają efektywność żerowania taką jak u osobników dorosłych dopiero po trzech latach

(Goss-Custard i Durell 1987, Hockey i in. 1996). Mniejsze gatunki rozwijają swoją sprawność w zdobywaniu pokarmu znacznie szybciej, choć na trasie jesiennej wędrówki i na zimowiskach młode nie dorównują jeszcze pod tym względem ptakom dorosłym (Groves 1978, Hockey i in. 1998). Różnice te również mają modyfikujący wpływ na strategię migracji. Ptaki dorosłe żerując efektywniej, szybciej gromadzą zapasy energetyczne, mogą więc szybciej pokonać dystans między lęgówiskami i zimowiskami. Niemożność szybkiego nagromadzenia zapasów energetycznych, a co za tym idzie mniejsze tempo wędrówki jest jednym z głównych powodów niepodejmowania wiosennej migracji i pozostawania młodych arktycznych siewkowców z grupy *S*-strategów na południowoafrykańskich zimowiskach przez ponad rok (Hockey i in. 1998). Oszacowano, że młode biegusy krzywodziobe rozpoczynając wiosenną wędrówkę z Afryki Południowej razem z osobnikami dorosłymi, przybyłyby na syberyjskie lęgowiska ok. 4–6 tygodni później, co w praktyce uniemożliwiłoby im pomyślnie wyprowadzenie lęgów (Hockey i in. 1998).

### 5.3. Pozycja w hierarchii stada

Siewkowce najczęściej wędrują i żerują w stadach. Część osobników przejawia w tym czasie zachowania agresywne i terytorialne (Stawarczyk 1984, Townshend 1985). Osobniki o niższym statusie spychane są na gorsze miejsca, gdzie często nie są w stanie osiągnąć wysokiego tempa gromadzenia zapasów tłuszczowych, a ponadto są narażone na większą presję ze strony drapieżników (Have i in. 1984, Rösner 1990). Może to nawet powodować odlot tych ptaków w poszukiwaniu innych żerowisk (Townshend 1985). Niższe tempo gromadzenia tłuszczu zmusza ptaki do podjęcia wędrówki z niewielkimi zapasami energetycznymi lub do dłuższego pozostawania na żerowisku. Na bardzo bogatych żerowiskach agresja wewnątrz- i międzygatunkowa może zupełnie nie występować, ponieważ przy dużym zagęszczeniu ofiar zachowania terytorialne stają się nieopłacalne energetycznie (Puttick 1979, Wilson 1990). Jednak zależność między zagęszczeniem ptaków a nasileniem zachowań agresywnych należy interpretować z dużą ostrożnością, ponieważ szereg czynników, takich jak np. zapotrzebowanie energetyczne i dostępność ofiar, może mieć tu wpływ modyfikujący (Turpie 1995, Turpie i Hockey 1996).

## 6. Mechanizmy sterujące wyborem strategii wędrówki

Zgodnie z teorią optymalnej migracji (Alerstam i Lindström 1990) ptaki wędrują w taki sposób, aby osiągnąć jak największe tempo (strategia minimalizowania czasu) lub ponieść jak najmniejsze koszty energetyczne

(strategia minimalizowania kosztów energetycznych). Realizowana strategia wędrówki może być też kompromisem między tymi dwiema tendencjami oraz minimalizowaniem presji drapieżników (Houston 1998). Wydaje się jednak, że musi istnieć mechanizm pozwalający ptakom na dostosowanie realizowanej strategii do warunków panujących na kolejnych miejscach przystankowych. Ptaki maksymalizujące tempo wędrówki, w przypadku wylądowania na ubogim żerowisku, nie będą w stanie zgromadzić rezerw energetycznych wystarczających do kontynuowania tej strategii. Natomiast ptaki minimalizujące nakłady energetyczne ponoszone na wędrówkę, po napotkaniu bogatego żerowiska, mogą przyspieszyć wędrówkę poprzez zgromadzenie większych zapasów tłuszczowych (Meissner 1996, 1997a).

Niektórzy autorzy podkreślają znaczenie przewidywalnych zasobów siedliska jako warunek niezbędny do zgromadzenia dużych zapasów tłuszczowych i, co za tym idzie, realizowania strategii długich przelotów ograniczających czas wędrówki (Meltofte 1993, Kube 1994, Dierschke 1996). Strefy pływowe zachodniej Europy są właśnie takim siedliskiem, gdzie cykl przyływów i odpływów regularnie udostępnia ptakom niezwykle bogate żerowiska. Natomiast miejsca przystankowe na wybrzeżach Bałtyku są bardzo zmienne pod względem dostępności bazy pokarmowej. Poziom wody waha się tu pod wpływem wiatrów i piaszczyste ławice oraz brzegi są odsłaniane nieregularnie, a niekiedy mogą pozostawać pod wodą przez kilka tygodni. To samo można powiedzieć o brzegach rzek, gdzie zmiany poziomu wody mogą następować niezwykle szybko. Pewnym wyjątkiem są zbiorniki śródlądowe o stałym reżimie wodnym w ciągu roku, takie jak stawy rybne. Także na wielu mniejszych zbiornikach zaporowych woda stale opada w trakcie lata i wczesnej jesieni. Jednak i w tym przypadku, w niektórych sezonach, woda ze stawów może pozostać nie spuszczone, a zbiorniki zaporowe w trakcie powodzi przyjmują dużą ilość wody i ich brzegi stają się zupełnie niedostępne dla siewkowców. Optymalną strategią dla ptaków maksymalizujących tempo przelotu byłoby więc korzystanie wyłącznie z miejsc zasobnych w pokarm, który jest stale dostępny. Tak zachowują się gatunki lęgające się w Arktyce, a zimujące w strefach pływowych Afryki (tab. I – grupa 1). Największe ich koncentracje w okresie wędrówki jesiennej spotyka się właśnie na terenach pływowych Europy Zachodniej i Afryki. Natomiast ich pojawy nad Bałtykiem lub na zbiornikach śródlądowych są nieregularne (Piersma i in. 1987, Meissner i Włodarczak 1999, Meissner i Koziróg 2000). Dotyczy to jednak tylko osobników dorosłych, wędrujących nie pierwszy raz w życiu. Dorosłe siewkowce z grupy *S*-strategów, które w czasie migracji nie są związane z terenami pływowymi, licznie spotyka się w wielu miejscach na śródlądziu Europy (OAG Münster 1987). Jednak i tu

zaznacza się tendencja do regularnego odwiedzania przez ptaki dorosłe tradycyjnych miejsc przystankowych, z których wiele to zbiorniki o przewidywalnym reżimie wodnym. Przykładowo, na zbiorniku zaporowym Jeziorsko w centralnej Polsce, na 757 zaobraczkowanych brodców piskliwych, w kolejnych latach schwytano 12 osobników (R. Włodarczyk – dane niepubl.). Podobne wyniki jak na zbiorniku Jeziorsko uzyskano też w Niemczech (Mester 1966). Natomiast nad Zatoką Pucką na 1789 zaobraczkowanych brodców piskliwych, w kolejnych sezonach w tym miejscu nie stwierdzono ponownie ani jednego ptaka (Meissner i Remisiewicz 1998, Meissner – dane niepubl.).

## 7. Ekofizjologiczny mechanizm zmiany strategii wędrówki

Zmiana strategii wędrówki realizowanej w trakcie danego sezonu (Harrington i in. 1991, Meissner 1996, 1997a), duże różnice między osobnikami w tempie gromadzenia zapasów energetycznych na danym miejscu przystankowym oraz w czasie pozostawania poszczególnych ptaków na żerowisku (Page i Middleton 1972, Dunn i in. 1988, Meissner 1997b, 1998), świadczą, że mechanizm wyboru realizowanej strategii wędrórkowej działa na poziomie osobniczym. Każdy osobnik indywidualnie podejmuje decyzję o odlocie z miejsca przystankowego na podstawie informacji płynących z otaczającego go środowiska (jakość żerowiska, konkurencja między- i wewnątrzgatunkowa o zasoby siedliska, pogoda, presja drapieżników), jak i jego stanu fizjologicznego (wielkość odłożonych zapasów tłuszczowych i tempo ich gromadzenia). Jako że na danym miejscu przystankowym czynniki te zazwyczaj podobnie oddziałują na wiele osobników znajdujących się w podobnym stanie fizjologicznym, do kolejnego etapu lotu startuje jednocześnie całe stado.

Poza nagłym pogorszeniem pogody, najważniejszym sygnałem do przzerwania długodystansowego przelotu wydaje się być obniżenie poziomu zapasów energetycznych. Ponadto czynnikiem ograniczającym zasięg przelotu może być utrata wody w organizmie (Klaassen 1995). Do pewnego stopnia efekt ten może być złagodzony przez wodę produkowaną w procesach utleniania. Jednak utlenianie lipidów uwalnia stosunkowo niewiele wody w porównaniu z pozostałymi substancjami zapasowymi – białkami i glikogenem (Jenni i Jenni-Eiermann 1998).

Czynniki socjalne są kolejną przyczyną obserwowanych znacznych różnic w ilości zapasów energetycznych między poszczególnymi osobnikami po przylocie na miejsce przystankowe. Ptaki, które mają wystarczające zapasy tłuszczowe by lecieć dalej, mogą przerywać lot, lądując wraz ze stadem, któremu towarzyszyły (Dolnik 1975). Podrywające się do kolejnego etapu wędrówki siewkowce krążą

przez jakiś czas i głośno się nawołują (Piersma i in. 1990). Widok odlatujących ptaków może powodować dołączenie do startującego stada osobników nie w pełni gotowych do migracji (Dolnik 1975). Zwiększa to dysproporcję w ilości zgromadzonych zapasów energetycznych między osobnikami migrującymi razem.

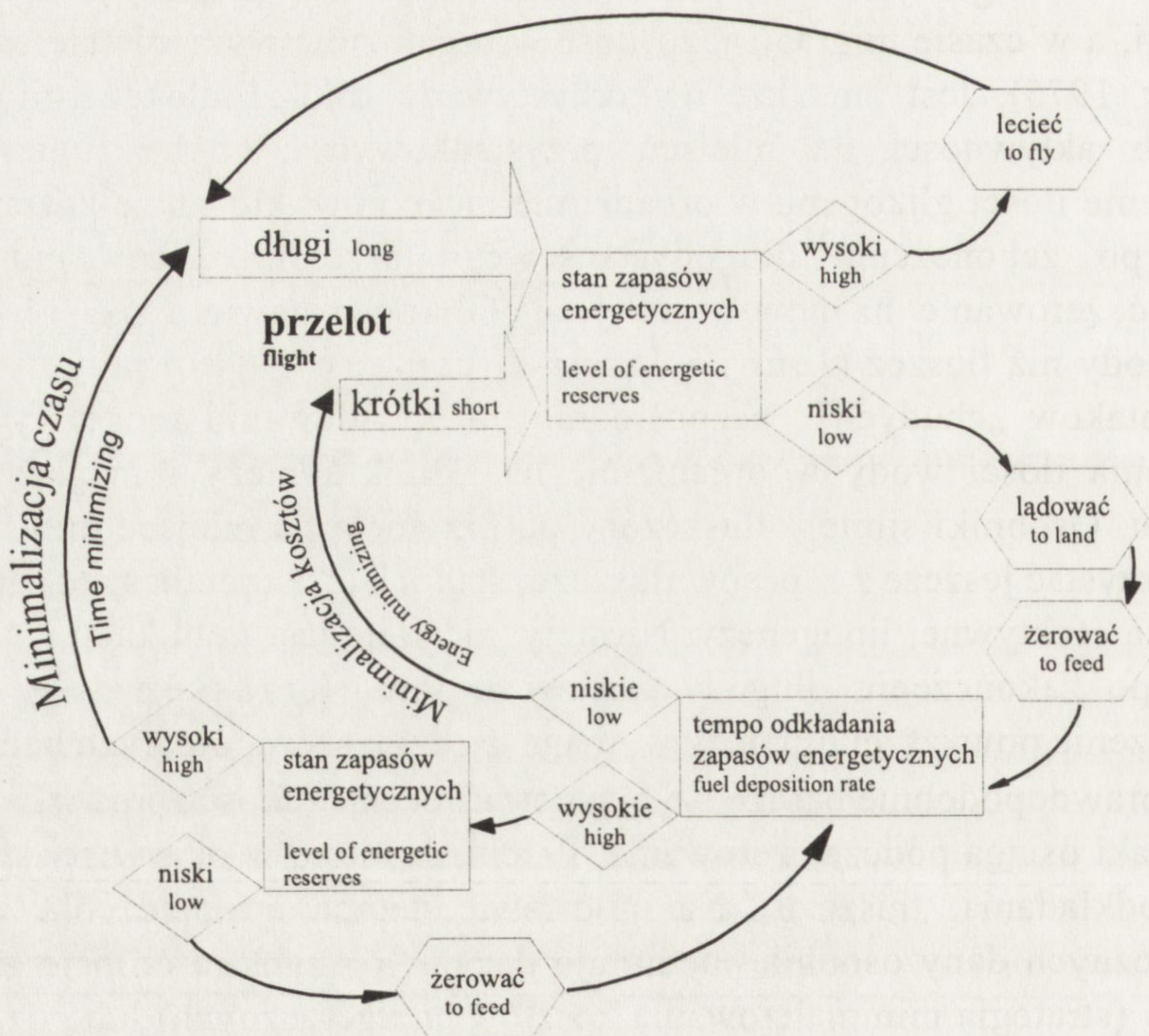
Organizm lecącego ptaka powinien mieć możliwość oceny stanu zapasów energetycznych. Dawniejsze badania wskazywały, że rolę taką może pełnić poziom wolnych kwasów tłuszczowych transportowanych z krwią (Dolnik 1975). Jednak podczas długodystansowego lotu zaopatrzenie pracujących mięśni w energię, a co za tym idzie podaż kwasów tłuszczowych musi być mniej więcej stała. Ostatnio coraz więcej uwagi poświęca się leptynie. Jest to białko produkowane u ssaków przez tkankę tłuszczową, a u ptaków także przez wątrobę (Lacy i in. 1986, Friedman i Halaas 1998). Leptyna ptaków wykazuje bardzo duże podobieństwo w budowie do leptyny ssacej (Taouis i in. 1998) i przynajmniej u drobiu pełni podobną funkcję (Denbow i in. 2000). Poziom leptyny w organizmie zależy przede wszystkim od ilości zmagazynowanego tłuszczu. Korelacja między stężeniem leptyny w surowicy a masą ciała sugeruje, że adipocyty wysyłają do mózgu i do innych tkanek informację o wielkości tkanki tłuszczowej (Friedman i Halaas 1998, Denbow i in. 2000). Nie wiadomo jednak, czy leptyna spełnia podobną funkcję także u dziko żyjących, wędrownych ptaków. Na istnienie mechanizmu podobnego jak u ssaków i u drobiu wskazują wyniki szeregu eksperymentów laboratoryjnych polegających na sztucznym zwiększaniu ptakom rezerw tłuszczowych poprzez podskórną iniekcję (Dolnik i Blyumental 1967, Dolnik 1968, 1975). Doświadczenia prowadzone przez Dolnika (1975), w których zięby (*Fringilla coelebs*) po obciążeniu ich dwugramowym balastem szybko traciły 2 g zapasów tłuszczowych, sugerują też możliwość „wyczuwania” przez danego osobnika swojego ciężaru.

Koszty jakie ponosi ptak na nowym żerowisku przed rozpoczęciem efektywnego odkładania zapasów energetycznych przyjęto określać jako koszty osiedlenia (*settling cost*) (Alerstam i Lindström 1990). Z pewnością pewien czas musi upłynąć zanim dany osobnik rozpozna warunki panujące na nowym miejscu przystankowym. Jednak nie wydaje się, aby w przypadku siewkowców trwało to dłużej niż kilka godzin. Świadczy o tym fakt, że zarówno ptaki młode jak i dorosłe, które wyczerpały zapasy energetyczne podczas lotu, wykazują przyrost wielkości zapasów tłuszczowych już w następnym dniu po przylocie (Mascher 1966, Meissner 1998, Meissner i Górecki w druku). Wiele siewkowców zatrzymuje się nad Zatoką Gdańską nie dłużej niż na dwa dni (Gromadzka 1987, 1998, Meissner 1996, 1997a, 1998, Meissner i

Górecki w druku). W tym krótkim czasie muszą one nie tylko rozpoznać jakość potencjalnych żerowisk i podjąć decyzję o pozostaniu lub odlocie, ale również odbudować choćby częściowo zapasy energetyczne. Krótkotrwałe obniżenie ciężaru ciała po przybyciu na miejsce przystankowe obserwuje się tylko u osobników, które w trakcie lotu nie wyczerpały całych zapasów tłuszczowych (Mascher 1966, Meissner 1998, Meissner i Górecki w druku). Opisując to zjawisko Mascher (1966) sugerował, że silniej otłuszczone ptaki po wylądowaniu wciąż znajdują się w „nastawieniu migracyjnym” (*migratory mood*) i muszą „przestawić się” na żerowanie. Najprawdopodobniej osobniki te potrzebują czasu na zmianę kierunku metabolizmu lipidów z lipolizy, która zachodzi w trakcie lotu, na lipogenezę w miejscu przystankowym. U ssaków np. musi upłynąć od kilku do kilkunastu godzin zanim organizm zacznie efektywnie odkładać rezerwy tłuszczowe (Iritani i in. 2000). W tym świetle trudno jest wytłumaczyć dlaczego ptaki, które zużyły zapasy tłuszczowe, zaczynają zwiększać ciężar ciała od razu po przylocie na żerowisko. Zjawisko to może być spowodowane m. in. zmianami w składzie substancji zapasowych po wylądowaniu na miejscu przystankowym, w tym zwiększeniem zapasów glikogenu. Glikogen jest ważnym źródłem energii dla ptaków poza okresem wędrówki, a w czasie migracji jego ilość w organizmie wyraźnie się zmniejsza (Dolnik 1975). Jest on także wykorzystywany jako źródło energii podczas wszelkich aktywności na miejscu przystankowym (Rothe i in. 1987). Zwiększenie ilości glikogenu w organizmie może mieć kluczowe znaczenie dla ptaków po zakończeniu długodystansowego przelotu, kiedy muszą one rozpocząć żerowanie na nowym miejscu. Glikogen zawiera ok. 15–16 razy więcej wody niż tłuszcz (Jenni i Jenni-Eiermann 1998) i przyrost ciężaru ciała u ptaków „chudych” bezpośrednio po wylądowaniu może wynikać ze zwiększenia ilości wody w organizmie na skutek syntezy i magazynowania glikogenu. Osobniki silniej otłuszczone po przylocie na miejsce przystankowe mogą korzystać jeszcze z zapasów tłuszczu, stąd ich ciężar ciała spada zanim nie rozpoczną efektywnej lipogenezy. Niestety, niewiele jest publikacji o fizjologii ptaków po zakończeniu długodystansowego lotu (Klaassen i in. 2000) i potwierdzenie powyższej hipotezy wymaga bardziej szczegółowych badań.

Ptak prawdopodobnie bardzo szybko potrafi ocenić jakość żerowiska poprzez sukces, jaki osiąga podczas żerowania. Przekłada się to w oczywisty sposób na tempo odkładania tłuszczu. Na podstawie tempa gromadzenia zapasów energetycznych dany osobnik podejmuje decyzję o szybkim odlocie z małymi zapasami (strategia minimalizowania kosztów energetycznych) lub pozostaniu i gromadzeniu dużych zapasów pozwalających na długi lot (strategia minimalizowania czasu wędrówki). W zależności od jakości następnego

żerowiska dany osobnik może kontynuować realizowaną strategię lub ją zmienić. Zaproponowany tu model (rys. 2) dotyczy także przypadku korzystania przez siewkowce z żerowisk awaryjnych, gdzie osobniki realizujące strategię minimalizowania tempa wędrówki zmuszone zostały do przerywania lotu i korzystania z miejsc przystankowych gorszej jakości. Ptaki takie zmieniają strategię i odbywają dalszą wędrówkę w kierunku terenów pływowych, wykonując wiele krótkich przelotów. Istnienie mechanizmu dostosowywania strategii przelotu do warunków panujących na danym żerowisku ma duże znaczenie dla ptaków młodych. W trakcie swojej pierwszej wędrówki odwiedzają one na zasadzie prób i błędów wiele potencjalnych miejsc żerowania. Strategia minimalizowania kosztów energetycznych pozwala im korzystać z żerowisk nawet o niskiej zasobności, pod warunkiem, że takich miejsc na trasie jest odpowiednio dużo i że nie są one od siebie zbyt oddalone. W przypadku południowego wybrzeża Bałtyku oraz dolin rzecznych warunk ten jest spełniony. Po znalezieniu żerowiska pozwalającego na szybkie odłożenie dużych zapasów energetycznych, ptaki mogą zwiększyć tempo migracji poprzez dłuższy przelot *non stop*.



Rys. 2. Proponowany mechanizm zmiany strategii wędrówkowej  
Proposed mechanism of changing migration strategy



Możliwość zmiany strategii wędrówki ma też duże znaczenie dla gatunków wędrujących śródlądziem, gdzie panują bardziej zmienne warunki siedliskowe, niż np. na terenach pływowych. Jest to też swoiste zabezpieczenie przed zanikiem tradycyjnych żerowisk. Stosując strategię minimalizowania kosztów energetycznych ptaki odwiedzają wiele miejsc i szybko reagują na zmiany jakie zachodzą w siedliskach. Szczególnie dobrze widoczne jest to w przypadku typowo „śródlądowych” gatunków, które bardzo szybko reagują zmianami liczebności na zmiany zachodzące w danym siedlisku (Reichholf 1972, Meissner 1997a, Wójcik i in. 1999). Pozwala im to też stosunkowo szybko odkryć nowo powstałe, bogate żerowiska, które będą odwiedzać w kolejnych sezonach. Dane dotyczące strategii wędrórkowych u ptaków z innych grup systematycznych sugerują, że opisany mechanizm może być zjawiskiem powszechnym (Karlsson i in. 1988, Åkesson i in. 1992, Ehnbohm i in. 1993, Spaar i in. 1998).

Dziękuję prof. Lechowi Stempniewiczowi, mgr Magdalenie Remisiewicz oraz mgr Katarzynie Żółkoś za uwagi dotyczące wcześniejszej wersji maszynopisu.

## Piśmiennictwo

- Åkesson S., Hedenström A. 2000 – Wind selectivity of migratory flight departures in birds – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 140–144.
- Åkesson S., Karlsson L., Pettersson J., Walidner G. 1992 – Body composition and migration strategies: a comparison between Robins (*Erithacus rubecula*) from two stop-over sites in Sweden – *Vogelwarte*, 36: 188–195.
- Alerstam T. 1979 – Wind as selective agent in bird migration – *Ornis Scand.* 10: 76–93.
- Alerstam T. 1993 – Bird migration – Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam T., Högstedt G. 1982 – Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding – *Ornis Scand.* 13: 25–37.
- Alerstam T., Lindström Å. 1990 – Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety (W: Bird migration: The physiology and ecophysiology. Red. E. Gwinner) – Springer, Berlin, Heidelberg, 331–351.
- Bednekoff P. A., Houston A. I. 1994 – Dynamic models of mass-dependent predation, risk-sensitive foraging, and premigratory fattening in birds – *Ecology* 75: 1131–1140.
- Berthold P. 1993 – Bird migration: A general survey – Oxford University Press, Oxford.
- Brenning U. 1986 – Zum Durchzug nordischer Watvögel (*Limicolae*) auf der Insel Langenwerder (Wismar-Bucht) – *Tiere der polaren Regionen*: 86–96 – VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Bruderer B., Underhill L., Liechti F. 1995 – Altitude choice of night migrants in a desert area predicted by meteorological factors – *Ibis*, 137: 44–55.
- Buttler R. W., Williams T. D., Warnock N., Bishop M. A. 1997 – Wind assistance: a requirement for migration of shorebirds? – *Auk*, 114: 456–466.

- Callow M., Morton A., Guppy M. 1986 – Marathon fatigue: the role of plasma fatty acids, muscle glycogen and blood glucose – *Eur. J. Appl. Physiol.* 55: 654–661.
- Cramp S., Simmons K. E. L. (red.) 1986 – *The birds of the Western Palearctic*. 3 – Oxford University Press, Oxford.
- Cresswell W. 1994 – Age-dependent choice of redshank (*Tringa totanus*) feeding location: profitability or risk? – *J. Anim. Ecol.* 63: 589–600.
- Davidson N. C., Evans P. R. 1989 – Prebreeding accumulation of fat and muscle protein by arctic-breeding shorebirds – *Proc. XIX International Ornithological Congress, Ottawa*, 342–352.
- Davidson N., Piersma T. 1992 – The migration of Knots: conservation needs and implications – *Wader Study Group Bull.* 64, Suppl.: 198–209.
- Denbow D. M., Meade S., Robertson A., McMurtry J. P., Richards M., Ashwell C. 2000 – Leptin-induced decrease in food intake in chickens – *Physiol. Behav.* 69: 359–362.
- Dierschke V. 1996 – Unterschiedliches Zugverhalten alter und junger Alpenstrandläufer *Calidris alpina*: Ökologische Untersuchungen an Rastplätzen der Ostsee, des Wattenmeeres und auf Helgoland – Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Dierschke V. 1998 – High profit at high risk for juvenile Dunlins *Calidris alpina* stopping over at Helgoland (German Bight) – *Ardea*, 86: 59–69.
- Dolnik V. R. 1968 – Rol' žirovych depo w regulaciji metabolizma i povedenija ptic vo vremija migracii – *Zool. Ž.* 47: 1205–1216.
- Dolnik V. R. 1975 – *Migracionnoe sostojannje ptic* – Nauka, Moskva.
- Dolnik W. R., Blyumental T. I. 1967 – Autumnal premigratory and migratory periods in the chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds – *Condor*, 69: 435–468.
- Driedzic W. R., Crowe H. L., Hicklin P. W., Sephton D. H. 1993 – Adaptations in pectoralis muscle, heart mass, and energy metabolism during premigratory fattening in semipalmated sandpipers (*Calidris pusilla*) – *Can. J. Zool.* 71: 1602–1608.
- Dunn P. O., May T. A., McCollough A., Howe M. A. 1988 – Length of stay and fat content of migrant Semipalmated Sandpipers in eastern Maine – *Condor*, 90: 824–835.
- Ehnbom S., Karlsson L., Ylven R., Åkesson S. 1993 – A comparison of autumn migration strategies in Robins *Erithacus rubecula* at a coastal and inland site in southern Sweden – *Ring. & Migr.* 14: 84–93.
- Friedman J. M., Halaas J. L. 1998 – Leptin and the regulation of body weight in mammals – *Nature*, 395: 763–770.
- Ginn H. B., Melville D. S. 1983 – *Moult in birds* – BTO Guide 19, Tring.
- Goss-Custard J. D., Durell S. E. A. 1987 – Age-related effects in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. I. Foraging efficiency and interference – *J. Anim. Ecol.* 56: 521–536.
- Greve K., Gloe P. 1974 – Durchzug und Maße von Bekassinen (*Gallinago gallinago*) im Braunschweiger Rieselfeld – *Ornithol. Mitt.* 26: 154–157.
- Gromadzka J. 1987 – Migration of waders in central Europe – *Sitta*, 1: 97–115.
- Gromadzka J. 1989 – Breeding and wintering areas of Dunlin migrating through southern Baltic – *Ornis Scand.* 20: 132–144.
- Gromadzka J. 1998 – Wader ringing at the Vistula mouth (Baltic coast, Poland) – a summary of the long-term studies – *Ring.* 20: 5–20.

- Gromadzka J., Serra L. 1998 – Differential migration of juvenile and adult Grey Plovers *Pluvialis squatarola* at the mouth of the Vistula River, Poland – *Ornis Fenn.* 75: 193–199.
- Groves S. 1978 – Age-related differences in Ruddy Turnstone foraging and aggressive behaviour – *Auk*, 95: 95–103.
- Gudmundsson G., Lindström Å., Alerstam T. 1991 – Optimal fat loads and long distance flights by migrating Knots *Calidris canutus*, Sanderlings *C. alba* and Turnstones *Arenaria interpres* – *Ibis*, 133: 140–152.
- Harrington B. A., Leeuwenberg F. J., Lara Resende S., Mcneil R., Thomas B. T., Grear J. S., Martinez E. F. 1991 – Migration and mass change of White-Rumped Sandpipers in North and South America – *Wilson Bull.* 103: 621–636.
- Have T. M. van der, Nieboer E., Boere G. C. 1984 – Age-related distribution of Dunlin in the Dutch Wadden Sea (W: Coastal waders and wildfowl in winter. Red. P. R. Evans, J. D. Goss-Custard, W. G. Hale) – Cambridge University Press, Cambridge, 160–176.
- Hedenström A., Weber T. 1999 – Gone with the wind? A comment on Butler et al. (1997) – *Auk*, 116: 560–562.
- Hilton G. M., Ruxton G. D., Cresswell W. 1999 – Choice of foraging area with respect to predation risk in redshanks: the effects of weather and predator activity – *Oikos*, 87: 295–302.
- Hockey P. A. R., Plaganyi E. E., Turpie J. K., Philips T. E. 1996 – Foraging behaviour of Crab Plovers *Dromas ardeola* at Mida Creek, Kenya – *Ostrich*, 67: 33–44.
- Hockey P. A. R., Turpie J. K., Velasquez C. R. 1998 – What selective pressures have driven the evolution of deferred northward migration by juvenile waders? – *J. Avian Biol.* 29: 325–330.
- Holmgren N., Ellegren H., Pettersson J. 1993 – Stopover length, body mass and fuel deposition rate in autumn migrating adult Dunlins *Calidris alpina*: evaluating the effects of moulting status and age – *Ardea*, 81: 9–20.
- Houston A. I. 1998 – Models of optimal avian migration: state, time and predation – *J. Avian Biol.* 29: 395–404.
- Iritani N., Sugimoto T., Fukuda H. 2000 – Gene expressions of leptin, insulin receptors and lipogenic enzymes are coordinately regulated by insulin and dietary fat in rats – *J. Nutr.* 130: 1183–1188.
- Jenni L., Jenni-Eiermann S. 1998 – Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds – *J. Avian Biol.* 29: 521–528.
- Karlsson L., Persson K., Pettersson J., Walinder G. 1988 – Fat-weight relationships and migratory strategies in the Robin *Erithacus rubecula* at two stop-over sites in south Sweden – *Ringing & Migr.* 9: 160–168.
- Klaassen M. 1995 – Water and energy limitations on flight range – *Auk*, 112: 260–262.
- Klaassen M., Kvist A., Lindström Å. 2000 – Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel – *Condor*, 102: 444–451.
- Koopman K. 1986 – Primary moult and weight changes of Ruffs in the Netherlands in relation to migration – *Ardea*, 74: 69–77.
- Kube J. 1994 – Aspekte der Nahrungsökologie ziehender Limikolen an der südlichen Ostseeküste – *Corax*, 15: 57–72.
- Lacy M. P., Van Krey H. P., Skewes P. A., Denbow D. M. 1986 – Food intake in the domestic fowl: effect of intrahepatic lipid and amino acid infusions – *Physiol. Behav.* 36: 533–538.

- Leuzinger H., Jenni L. 1993 – Durchzug des Bruchwasserläufers *Tringa glareola* am Ägelsee bei Frauenfeld – Ornithol. Beob. 90: 169–188.
- Liechti F., Bruderer B. 1998 – The relevance of wind for optimal migration theory – J. Avian Biol. 29: 561–568.
- Lindström Å. 1991 – Maximum fat deposition rates in migrating birds – Ornis Scand. 22: 12–19.
- Lindström Å., Piersma T. 1993 – Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined – Ibis, 135: 70–78.
- Mascher J. 1966 – Weight variations in resting Dunlin (*Calidris a. alpina*) on autumn migration in Sweden – Bird-Banding, 37: 1–34.
- McLandress M. R., Raveling D. G. 1981 – Changes in diet and body composition of Canada geese before spring migration – Auk, 98: 65–79.
- Meissner W. 1992a – Knots' autumn migration in the western part of the Gulf of Gdańsk, Poland: preliminary results – Wader Study Group Bull. 64, Suppl.: 167–171.
- Meissner W. 1992b – Ochrona wędrownych siewkowców nad Zatoką Gdańską – Ptaki, 4/92: 7–8.
- Meissner W. 1996 – Timing and phenology of autumn migration of Common Sandpiper (*Actitis hypoleucos*) at the Gulf of Gdańsk – Ring, 18: 59–72.
- Meissner W. 1997a – Timing and phenology of autumn migration of Wood Sandpiper (*Tringa glareola*) at the Gulf of Gdańsk – Ring, 19: 75–91.
- Meissner W. 1997b – Autumn migration and biometrics of the Common Sandpiper *Actitis hypoleucos* caught in the Gulf of Gdańsk – Ornis Fenn. 74: 131–139.
- Meissner W. 1998 – Fat reserves in Dunlins (*Calidris alpina*) during autumn migration through Gulf of Gdańsk – Ornis Svecica, 8: 91–102.
- Meissner W. 1999 – Biometrics of Redshank (*Tringa totanus*) caught in the region of the Gulf of Gdańsk during autumn migration – Vogelwarte, 40: 110–116.
- Meissner W. w druku a – Timing and phenology of Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*) autumn migration through the Puck Bay, Poland – Int. Wader Stud.
- Meissner W. w druku b – Autumn migration of the Redshank (*Tringa t. totanus*) in the region of the Gulf of Gdańsk (Poland) – Vogelwarte.
- Meissner W., Górecki D. w druku – Biometrics and body mass variation of Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*) caught on the Puck Bay coast (Poland) during autumn migration – Int. Wader Stud.
- Meissner W., Koziróg L. 2000 – Jesienna migracja kamusznika (*Arenaria interpres*) przez Zatokę Gdańską – Notatki Ornitol. 41.
- Meissner W., Remisiewicz M. 1998 – Wader studies of the Waterbird Research Group KULING in 1983–1998 – Ring, 20: 21–33.
- Meissner W., Sikora A. 1995 – Wiosenna i jesienna migracja siewkowców na Półwyspie Helskim – Notatki Ornitol. 36: 205–239.
- Meissner W., Włodarczak A. 1999 – Autumn migration of Sanderling (*Calidris alba*) in the Puck Bay region (southern Baltic coast) – Ring, 21: 57–67.
- Meltofte H. 1993 – Vadefugletraekket gennem Danmark – Dan. Ornithol. Foren. Tidsskr. 87: 1–180.
- Meltofte H. 1996 – Are African wintering waders really forced south by competition from northerly wintering conspecifics? Benefits and constraints of northern versus southern wintering and breeding in waders – Ardea, 84: 31–44.

- Mester H. 1966 – Zuggewohnheiten sowie Größen- und Gewichts-Variationen des Flußuferläufers (*Tringa hypoleucos*) – Vogelwarte, 23: 291–300.
- Mouritsen K. N. 1994 – Day and night feeding in Dunlins *Calidris alpina*: choice of habitat, foraging technique and prey – J. Avian Biol. 25: 55–62.
- OAG Münster 1975 – Zug, Mauser und Biometrie der Bekassine (*Gallinago gallinago*) in den Rieselfeldern Münster – J. Ornithol. 116: 455–487.
- OAG Münster 1981 – Inland wader counts – first progress report – Wader Study Group Bull. 32: 20–23.
- OAG Münster 1987 – The timing of autumn migration of some wader species in inland Europe: provisional results – Wader Study Group Bull. 50: 7–16.
- OAG Münster 1989 – Beobachtungen zur Heimzugstrategie des Kämpfläufers *Philomachus pugnax* – J. Ornithol. 130: 175–182.
- Odum E. P., Connell C. E., Hicks D. L. 1964 – Homeostasis of the nonfat components of migrating birds – Science, 143: 1037–1039.
- Onnen J. 1991 – Zugphänologie, Biometrie und Gewicht des Alpenstrandläufers (*Calidris alpina*) im nordwestlichen Niedersachsen – Vogelwarte, 36: 132–145.
- Page G., Middleton A. L. A. 1972 – Fat deposition during autumn migration in the Semipalmated Sandpiper – Bird-Banding, 43: 85–96.
- Pennycuik C. J. 1978 – Fifteen testable predictions about bird flight – Oikos, 30: 165–176.
- Pienkowski M. W., Lloyd C. S., Minton C. D. T. 1979 – Seasonal and migrational weight changes in Dunlins – Bird Study, 26: 134–148.
- Piersma T. 1990 – Pre-migratory “fattening” usually involves more than the deposition of fat alone – Ringing & Migr. 11: 113–115.
- Piersma T. 1994 – Close to the edge: energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in knots – Ph. D. thesis, University of Groningen.
- Piersma T. 1998 – Hop, skip or jump? Constraints on migration of arctic waders by feeding, fattening, and flight speed – Wader Study Group Bull. 53: 6–8.
- Piersma T., Beintema A. J., Davidson N. C., OAG Münster, Pienkowski M. W. 1987 – Wader migration systems in the East Atlantic – Wader Study Group Bull. 49, Suppl.: 35–56.
- Piersma T., Jukema J. 1990 – Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites – Ardea, 78: 315–337.
- Piersma T., Prokosh P., Bredin D. 1992 – The migration system of Afro-Siberian Knots *Calidris canutus canutus* – Wader Study Group Bull. 64, Suppl.: 52–63.
- Piersma T., van de Sant S. 1992 – Pattern and predictability of potential wind assistance for waders and geese migrating from West Africa and the Wadden Sea to Siberia – Ornis Svecica, 2: 55–66.
- Piersma T., Zwarts L., Bruggemann J. H. 1990 – Behavioural aspects of the departure of waders before long-distance flights: flocking, vocalizations, flight paths and diurnal timing – Ardea, 78: 157–184.
- Puttick G. M. 1979 – Foraging behaviour and activity budgets of Curlew sandpipers – Ardea, 67: 111–122.
- Reichholf J. 1972 – Der Durchzug der Schnepfen (*Gallinago*, *Lymnocyptes*, *Scolopax*) im Kreis Tübingen – Die Vogelwelt, 3: 81–101.

- Richardson W. J. 1976 – Autumn migration over Puerto Rico and the western Atlantic: a radar study – *Ibis*, 118: 309–332.
- Rösner H.-U. 1990 – Sind Zugmuster und Rastplatzansiedlung des Alpenstrandläufers (*Calidris alpina alpina*) abhängig vom Alter? – *J. Ornithol.* 131: 121–139.
- Rösner H.-U. 1997 – Strategien von Zug und rast des Alpenstrandläufers (*Calidris alpina*) im Wattenmeer und auf dem Ostatlantischen Zugweg – Shaker Verlag, Aachen.
- Rothe H.-J., Biesel W., Nachtigall W. 1987 – Pigeon flight in a wind tunnel. II. Gas exchange and power requirements – *J. Comp. Physiol. B*, 157: 99–109.
- Schwilch R., Jenni L., Jenni-Eiermann S. 1996 – Metabolic responses of homing pigeons to flight and subsequent recovery – *J. Comp. Physiol. B*, 166: 77–87.
- Spaar R., Stark H., Liechti F. 1998 – Migratory flight strategies of Levant sparrowhawks: time or energy minimization? – *Anim. Behav.* 56: 1185–1197.
- Stawarczyk T. 1984 – Aggression and its suppression in mixed-species wader flocks – *Ornis Scand.* 15: 23–37.
- Summers R. W., Underhill L. G., Clinning C. F., Nicoll M. 1989 – Populations, migrations, biometrics and moult of the Turnstones *Arenaria i. interpres* on the east Atlantic coastline, with special reference to the Siberian populations – *Ardea*, 77: 145–168.
- Teubert W., Kneis P. 1980 – Rastphänologie des Flußuferläufers, *Actitis hypoleucos*, nach Beringungsergebnissen aus dem nordsächsischen Tiefland bei Riesa – *Actitis*, 18: 33–44.
- Taouis M., Chen J.-W., Daviaud C., Dupont J., Derouet M., Simon J. 1998 – Cloning the chicken leptin gene – *Gene*, 208: 239–242.
- Townshend D. J. 1985 – Decisions for a lifetime: establishment of spatial defence and movement patterns by juvenile grey plovers (*Pluvialis squatarola*) – *J. Anim. Ecol.* 54: 267–274.
- Turpie J. K. 1995 – Nonbreeding territoriality: causes and consequences of seasonal and individual variation in Grey Plover *Pluvialis squatarola* behaviour – *J. Anim. Ecol.* 64: 429–438.
- Turpie J. K., Hockey P. A. R. 1996 – Foraging ecology and seasonal energy budgets of estuarine Grey Plovers *Pluvialis squatarola* and Whimbrels *Numenius phaeopus* at the southern tip of Africa – *Ardea*, 84: 57–74.
- Underhill L. G., Tree A. J., Oschadleus H. D., Parker V. 1999 – Review of ringing recoveries of waterbirds in Southern Africa – Avian Demography Unit, University of Cape Town.
- Weber T. P., Alerstam T., Hedenström A. 1998a – Stopover decisions under wind influence use – *J. Avian Biol.* 29: 552–560.
- Weber T. P., Ens B. J., Houston A. I. 1998b – Optimal avian migration. A dynamic model of nutrient stores and site use – *Evol. Ecol.* 12: 377–401.
- Weber T. P., Houston A. I. 1997 – Flight costs, flight range and the stopover ecology of migrating birds – *J. Anim. Ecol.* 66: 297–306.
- Wilson W. H. Jr. 1990 – Relationship between prey abundance and foraging site selection by Semipalmated Sandpipers on a bay of Fundy mudflat – *J. Field Ornithol.* 61: 9–19.
- Witter M. S., Cuthill I. C. 1993 – The ecological costs of fat storage – *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 340: 73–92.
- Wójcik C., Rydzkowski P., Ściborski M. 1999 – The spring migration of waders (Charadrii) in the lower Vistula valley – *Ring*, 21: 79–90.
- Zwarts L., Blomert A.-M., Hupkes R. 1990a – Increase of feeding time in waders preparing for spring migration from the Banc d'Arguin, Mauritania – *Ardea*, 78: 237–256.

Zwarts L., Ens B. J., Kersten M., Piersma T. 1990b – Moulting, mass and flight range of waders ready to take off for long-distance migrations – *Ardea*, 78: 339–364.

## Summary

Among Palearctic waders (Charadrii) there are species that winter relatively close to their breeding grounds, as well as those that undertake one of the longest migrations among birds. The majority of them are not able to cross the whole distance between breeding and wintering grounds in one long-distance flight. They divide the migration route into several or even over a dozen of steps between which they stay in areas abounding in food. In stopover sites birds accumulate fat and proteins. Fat is the main source of energy, while proteins indirectly take part in oxidation of fatty acids.

Two main migration strategies were defined. Birds that realise the time-minimisation strategy cross long distances accumulating large fat reserves in stopover sites. They reach the destination of migration very quickly, but their total energetic expense on migration is very high due to the high cost of flight with large fat supply. The strategy of energy-minimisation is realised by migration with low fat reserves, short stops at stopover sites and short-distance flights. Migration speed is low in this case, but also the overall energetic costs of migration are relatively low. It was also shown that waders could change the realised migration strategy within a season. The mechanism of the choice of the realised migration strategy acts at the level of individuals. Each bird takes the decision to depart from a stopover site individually on the basis of information coming from the surrounding environment (the quality of a feeding ground, inter- and intraspecific competition for habitat resources, weather, predation pressure), and of its physiological stage (the amount of accumulated fat reserves and the rate of their accumulation). As these factors at a given stopover site usually influence on many individuals in a similar physiological stage in the same way, a whole flock takes off to the next step of the migration.

A bird probably can assess the quality of a feeding ground according to foraging success. Basing on it, the individual takes the decision to depart quickly with low fat deposit (energy-minimising strategy) or to stay and accumulate large fat reserves allowing for a long-distance flight (time-minimising strategy). According to the quality of the next feeding site the individual can continue realised strategy or change it. Young birds during their first migration visit by a principle of trial and error many potential feeding grounds. The strategy of minimising the energetic expense allows them for using feeding sites even of a low abundance, on condition that such areas are relevantly numerous and they are not too distant from each other.

(wpłynęło: 20 IX 2000 r.)