

Polska Akademia Nauk  
Instytut Ochrony Przyrody

# STUDIA NATURAE 50



**ZMIANY POPULACYJNE I EKOLOGIA ROZRODU  
BOCIANA BIAŁEGO *CICONIA CICONIA* L. W POLSCE  
NA TLE POPULACJI EUROPEJSKIEJ.  
SYNTEZA**

**POPULATION CHANGES AND BREEDING ECOLOGY  
OF THE WHITE STORK *CICONIA CICONIA* L.  
IN POLAND AGAINST A BACKGROUND OF THE EUROPEAN POPULATION.  
SYNTHESIS**

**PIOTR PROFUS**



STUDIA NATURAE 50

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

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

**Piotr Profus**

**ZMIANY POPULACYJNE I EKOLOGIA ROZRODU  
BOCIANA BIAŁEGO *CICONIA CICONIA* L. W POLSCE  
NA TLE POPULACJI EUROPEJSKIEJ**

**SYNTEZA**

**Population changes and breeding ecology  
of the White Stork *Ciconia ciconia* L. in Poland  
against a background of the European population**

**Synthesis**

Redaktor naczelny – Editor in Chief  
Henryk OKARMA

Zespół redakcyjny - Associate editors  
Małgorzata GONERA, Agata SKOCZYLAŚ (sekretarz - secretary)

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

Opracowanie recenzował: Piotr TRYJANOWSKI

Adres Redakcji: al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. (+48 12) 634 48-65 w. 149  
e-mail: [chronmy@iop.krakow.pl](mailto:chronmy@iop.krakow.pl)

Copyright by Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków 2006

ISSN 0081-6760

Druk:  
Drukarnia Vacat  
ul. Petrażyckiego 13, 30-399 Kraków

nakład 300 egz.



# SPIS TREŚCI

## Abstrakt

<b>I. Wstęp i cele pracy</b> .....	7
<b>II. Krótka charakterystyka gatunku</b> .....	9
<b>III. Stan populacji bociana białego w Europie</b> .....	11
1. Rozmieszczenie i zmiany liczebności populacji .....	11
2. Zmiany w obrębie arealu gatunku .....	23
3. Metapopulacje .....	29
<b>IV. Materiał i metody</b> .....	31
1. Obszar badań .....	31
2. Analizowane wskaźniki populacyjne .....	32
3. Terminy rozpoczynania lęgów, inkubacja i rozmiary jaj .....	33
4. Dyspersja natalna .....	34
5. Skład i wartość energetyczna pokarmu .....	34
<b>V. Wyniki</b> .....	37
1. Stan i dynamika populacji bociana białego w Polsce .....	37
1.1. Rozmieszczenie, liczebność i zagęszczenie .....	37
1.2. Ekspansja i zasiedlanie Karpat - przebieg i mechanizmy .....	41
1.3. Adaptacje do zmieniającego się otoczenia .....	52
2. Biologia i ekologia rozrodu .....	55
2.1. Terminy zajmowanie gniazd i fenologia lęgów .....	55
2.2. Wielkość zniesień i rozmiary jaj .....	60
2.3. Wykluwalność, sukces lęgowy i straty w lęgach .....	66
2.4. Wielkość lęgu i regionalne różnice w liczbie wyprowadzanych młodych .....	69
2.5. Zagęszczenie populacji a wskaźniki reprodukcji .....	77
2.6. Wiek ptaków lęgowych i struktura wiekowa populacji .....	82
2.7. Dyspersja natalna i jej konsekwencje .....	82
2.8. Przyczyny śmiertelności .....	85
3. Pokarm i bioenergetyka populacji lęgowej .....	86
3.1. Skład pokarmu i jego wartość energetyczna .....	86
3.2. Zapotrzebowanie pary lęgowej i pisklęcia na pokarm i energię .....	92
3.3. Bilans pokarmowy populacji .....	99
<b>VI. Dyskusja</b> .....	101
<b>VII. Podsumowanie i wnioski</b> .....	129
<b>Streszczenie</b> .....	131
<b>Piśmiennictwo</b> .....	143



## CONTENTS

I. Introduction and objectives .....	7
II. Short characteristics of the species .....	9
III. The white stork population status in Europe .....	11
1. Distribution and changes in population numbers .....	11
2. Changes within the distribution range area of the species .....	23
3. Metapopulations .....	29
IV. Material and methods .....	31
1. Study area .....	31
2. Population indices studied .....	32
3. Dates of the beginning of breeding, incubation, and the egg sizes .....	33
4. Natal dispersal .....	34
5. Composition and energy value of food .....	34
V. Results .....	37
1. The white stork population status and dynamics in Poland .....	37
1.1. Distribution, numbers and density .....	37
1.2. Expansion and colonising the Carpathians – history and mechanisms .....	41
1.3. Adaptations to changing environment.....	52
2. Biology and Ecology of Reproduction .....	55
2.1. Dates of nest occupation and the phenology of breeding.....	55
2.2. Clutch sizes and egg sizes .....	60
2.3. Hatchability, breeding success and losses in broods.....	66
2.4. Brood size and regional differences in the number of raised fledglings .....	69
2.5. Population density versus reproduction indices .....	77
2.6. Age of breeding birds and age structure of the population.....	82
2.7. Natal dispersal and its consequences.....	82
2.8. Causes of mortality .....	85
3. Food and bioenergetics of breeding population.....	86
3.1. Food composition and its energy value .....	86
3.2. Food and energy requirements of a breeding pair and a nestling .....	92
3.3. Food balance for the population .....	99
VI. Discussion .....	101
VII. Summary and conclusions .....	129
Summary .....	131
References .....	143

**Treść:** Populacja bociana białego *Ciconia ciconia* L. przechodząca rozród w Polsce jest najliczniejsza w świecie i należy do najbardziej stabilnych. Pod koniec XX w. stanowiła ponad 20% populacji światowej. Warunki bytowania bociana w poszczególnych regionach Europy różnią się, co przejawia się procesami zanikowymi na północno-zachodniej granicy zasięgu i powiększeniem stanu liczebnego oraz areалу lęgowego na północno-wschodnich i wschodnich obszarach kontynentu, jak również na Półwyspie Iberyjskim i we Francji. Na tle stanu liczebnego i kondycji różnych metapopulacji omówiono niektóre charakterystyki populacyjne bociana na Górnym Śląsku, Mazurach i w polskich Karpatach. Analizowane parametry obejmowały dynamikę populacji, fenologię, rozród, śmiertelność, zapotrzebowania na pokarm, skład diety i jej wartość energetyczną. Przedstawiono przebieg ekspansji terytorialnej bociana w polskich Karpatach, ze szczególnym uwzględnieniem Podhala, Orawy i Spisza, gdzie w ciągu ostatnich 30 lat liczebność wzrosła ponad 3,5-krotnie, a zasięg pionowego rozmieszczenia podniósł się o 500 m. Dyspersja natalna bocianów odpowiada za rozmieszczenie, dynamikę liczebności i strukturę genetyczną populacji. Wykazano, że po osiągnięciu dojrzałości płciowej samce bocianów osiedlały się znacznie bliżej miejsc swojego wylęgu niż samice. Adaptacja do zmieniających się warunków środowiska wyraża się coraz liczniejszym zakładaniem gniazd na słupach elektrycznych. Taka lokalizacja utrudnia drapieżnikom – zwłaszcza kunom – dotarcie do gniazda, lecz równocześnie zwiększa ryzyko porażenia ptaków prądem. Bocian biały jest w Polsce i Europie objęty ochroną prawną, ale zabezpieczenie jego bytu wymaga ciągłych starań – zwłaszcza ochrony istniejących żerowisk i zmniejszenia śmiertelności lotnych młodych i ptaków dorosłych poprzez zabezpieczenie słupów elektrycznych średniego i wysokiego napięcia. Konieczne jest też izolowanie przewodów napowietrznego prądu w pobliżu gniazd i na trasach migracji.

**Słowa kluczowe:** bocian biały, *Ciconia ciconia*, rozmieszczenie, liczebność, dynamika populacji, adaptacja gatunku, dyspersja natalna, zapotrzebowanie na pokarm, bioenergetyka, Polska, Europa

**Abstract:** The population of the white stork *Ciconia ciconia* L. which breeds in Poland is the most numerous in the world and one of most stable ones. At the end of the 20th century it accounted for over 20% of the world population of this species. The living conditions for the white stork in various regions of Europe differ. This shows in the process of disappearance of this species on the north-western flank of the distribution range and boosting the population numbers and the size of breeding areas on north-eastern and eastern parts of the distribution range in Europe as well as on the Iberian Peninsula and in France. Viewed against the background of numeric status and condition of various metapopulations of the white stork, some population characteristics for the areas of Upper Silesia, Masuria and the Polish Carpathians were discussed. The parameters analysed included: population dynamics, phenology, reproduction, mortality, food requirements, diet composition and its energy value. The discussion includes the course of territorial expansion of the white stork in the Polish Carpathians, with particular emphasis for the Podhale, Orawa and Spisz regions where, over the period of the last three decades, the population numbers increased by a factor of 3.5 and the vertical range of distribution was up by 500 m. The natal dispersal in storks is responsible for distribution, population number dynamics and genetic structure of the population. It was shown that after reaching maturity, male storks settled much closer to the places of their birth than females did. The adaptation to the changing environmental conditions is also shown as increasing number of nests established on powerline pillars. On one hand, this kind of nest location can hamper access to the nests by predators (principally martens) but, on the other hand, it increases the risk of electrocution of the birds themselves. Although the white stork is subject to legal protection in Poland and Europe, but securing its occurrence requires constant efforts, particularly in terms of the existing feeding grounds and reducing the mortality of young birds, after their departure from nests as well as adults but providing measures of security on power lines of medium and high voltage systems. Also needed is insulating overhead power lines in the vicinity of nests and on migration routes.

**Key words:** white stork, *Ciconia ciconia*, distribution, numbers, population dynamics, species adaptation, natal dispersal, food requirements, bioenergetics, Poland, Europe.



## I. Wstęp i cele pracy

Bocian biały *Ciconia ciconia* L. jest w Europie jedynym gatunkiem ptaka o dużych rozmiarach ciała, którego historia życia (ang. *life history*) w sposób naturalny związana jest obecnie ze środowiskiem wytworzonym przez człowieka. Związek ten sięga zapewne czasów, gdy po wykarczowaniu ogromnych połaci puszczy ludzie zajęli się uprawą ziemi, hodowlą i pasterstwem (Creutz 1988). Powstające tereny otwarte w dolinach wielkich rzek były dla bociana bardzo dobrymi miejscami zdobywania pokarmu.

Można sądzić, iż niemal mityczne, pozytywne zachowania ludzi w stosunku do bociana, utrwalone w Europie Środkowej już od przynajmniej pięciu wieków, spowodowały utratę płochliwości tych ptaków, a ochrona ich gniazd i lęgów przyczyniła się do redukcji strat powodowanych przez drapieżniki, a zatem do zwiększenia sukcesu rozrodczego i wzrostu liczebności populacji.

Pierwotnie, bociany białe gniazdowały zapewne w luźnych koloniach w przeredzonych, starych drzewostanach w dolinach dużych rzek lub na skrajach puszczy. Lepsza przeżywalność podlotów w obrębie ludzkich siedzib spowodowała wzrost liczebny populacji i zasiedlanie nowych terenów. Największą liczebność populacja osiągnęła najprawdopodobniej w XIX w.

Dla ekologów gatunek ten jest idealnym obiektem do badań populacyjnych, bowiem jego gniazda, ze względu na swoją wielkość, są dobrze widoczne w terenie, a zatem łatwiejsze do policzenia, niż gniazda wielu innych gatunków ptaków. Stosunkowo łatwo uzyskać można podstawowe wskaźniki demograficzne i wskaźniki rozrodu różnych lokalnych czy regionalnych populacji i porównywać je bezpośrednio ze sobą, bowiem w badaniach tego gatunku stosowana jest ujednolicona metodyka zbioru danych.

W różnych krajach Europy z różnym nasileniem prowadzone były badania nad szeregiem aspektów biologii i ekologii bociana białego, a zgromadzona literatura jest już bardzo bogata. Najdłużej badane były znajdujące się w regresie populacje przy granicach zasięgu geograficznego w zachodniej części Europy Środkowej (Holandia, Dania, zachodnia część Niemiec, Alzacja, Szwajcaria; Bairlein i Zink 1979, Dallinga i Schoenmakers 1984, 1989, Bairlein 1991, Skov 2003). Część tych prac dotyczyła bocianów reintrodukowanych lub populacji dzikich zasilanych osobnikami z hodowli (Moritzi i in. 2001, Biber i in. 2003). W okolicy Oldenburga, w północno-zachodnich Niemczech, inwentaryzacje i inne studia nad bocianem prowadzone są bez przerwy od 1928 r. Dla żadnego innego gatunku dziko żyjącego kręgowca nie ma tak długiej serii badań (Tantzen 1962, Bauer i Glutz von Blotzheim 1966, Lack 1966, Bairlein i Henneberg 2000).

Notowany w ostatnim dziesięcioleciu wzrost liczebności bociana białego w znacznej części Europy spowodował nasilenie prac nad dynamiką oraz innymi parametrami jego populacji w różnych częściach zasięgu geograficznego. Dalsze badania mogą posłużyć lepszemu zrozumieniu teoretycznych zagadnień ekologii populacyjnej (Wojciechowski i Markowski 1992). Uzyskane wyniki będą też użyteczne w realizacji praktycznych zadań mających na celu ochronę tego gatunku.

Wiele aspektów biologii i ekologii bociana białego zostało już po części poznanych, choć nie wszystkie zagadnienia zbadano dostatecznie dokładnie. Czasami publikowano informacje nie do końca sprawdzone, np. dotyczące wielkości zniszczeń czy strat w łąkach, co wymagało ich krytycznego przeglądu. Zapotrzebowanie bocianów i ich młodych na pokarm zostało ocenione wcześniej przez Profusa (1986). Jednak w związku z opublikowaniem nowych danych (np. o masie ciała łąkowych bocianów; Sasvári i Hegyi 2001) oraz rozwojem nowych i precyzyjniejszych metod badawczych (np. oceny tempa metabolizmu metodą podwójnie znakowanej wody; Nagy 1987, Nagy i Obst 1991, Nagy i in. 1999, Weathers 1996) możliwa stała się dokładniejsza ocena tych parametrów.

Niniejsza rozprawa obejmuje następujące zagadnienia:

- a) przeprowadzenie krytycznej analizy dotychczasowej wiedzy o historii życia bociana białego na łąkowiskach i wzbogacenie jej o nowe informacje z Polski, czyli z centrum zasięgu występowania gatunku;
- b) podsumowanie danych o stanie ilościowym i dynamice liczebności populacji bociana białego w Polsce na tle Europy oraz wskazanie przyczyn zachodzących zmian;
- c) porównanie stanu liczebnego i charakterystyk populacyjnych różnych populacji lokalnych bociana z lat 1990-2002 z materiałami zebranymi wcześniej na tym samym obszarach i takimi samymi metodami (Profus 1986, 1991);
- d) opis przebiegu i mechanizmu kolonizacji polskiej części Karpat;
- e) ustalenie składu pokarmu i ocenę zapotrzebowania na energię pary bocianów oraz ich młodych;
- f) ustalenie zależności sukcesu rozrodczego od terminu przylotów, wielkości zniszczeń i zagęszczenia populacji;
- g) zjawisko dyspersji natalnej – procesu, który odpowiada m.in. za strukturę genetyczną, dynamikę liczebności i rozszerzenie zasięgu geograficznego populacji;
- h) skuteczność reprodukcji w zależności od wieku ptaków;
- i) zmiany w umiejscowieniu gniazd jako adaptacji do zmieniającego się otoczenia.

## II. Krótka charakterystyka gatunku

Bocian biały jest jednym z 17 gatunków wrzędobrodzających (*Ciconiiformes*) należącym do rodziny bocianów właściwych *Ciconiidae*. Zasadniają one przeważnie podmokłe obszary tropików, natomiast w północnej części strefy umiarkowanej Palearktyki rozród przechodzą jedynie 2 gatunki: bocian biały *Ciconia ciconia* i bocian czarny *C. nigra* (Creutz 1988, Hancock i in. 1992).

Światową populację bociana białego *Ciconia ciconia* pod koniec XX w. oszacowano na 167 000 par lęgowych, z czego ponad 99% należy do podgatunku nominatywnego *Ciconia ciconia ciconia*, a pozostałe (około 1450 par) zaliczane są do podgatunku *C.c. asiatica*. Osobniki tego ostatniego podgatunku są nieco większe od formy nominatywnej i posiadają dłuższy i masywniejszy dziób. Niegdyś takson ten był szerzej rozprzestrzeniony, lecz obecnie jego zasięg jest bardzo ograniczony i obejmuje część Azji Centralnej: Uzbekistan (około 1400 par), Kazachstan, Tadżykistan i Kirgistan (łącznie około 50 par) (Shernazarov 1999).

Masa ciała ptaków lęgowych bociana białego mieści się w granicach 2,6-4,5 kg, a samce są nieco większe i cięższe od samic. Rozpiętość skrzydeł dochodzi do 220 cm, co pozwala na efektywne wykorzystanie wznoszących prądów powietrznych nad lądem i oszczędne gospodarowanie energią, zwłaszcza w czasie migracji. Bocian odżywia się drobnymi kręgowcami i większymi bezkręgowcami, a czasem padliną. Na zimowiskach ptaki gromadzą rezerwy tłuszczu, aby relatywnie szybko i z jak najmniejszymi stratami populacyjnymi dolecieć na lęgowiska oraz wcześniej przystąpić do rozrodu. Kumulacja takich rezerw jest ważna zwłaszcza dla samic, ponieważ wczesną wiosną na lęgowisku zasoby pokarmowe mogą być niewystarczające do szybkiego nagromadzenia energii koniecznej do produkcji jaj.

Bocian biały jest gatunkiem migracyjnym. Ptaki z zachodniej i południowo-zachodniej części naszego kontynentu na tradycyjne zimowiska udają się do Afryki zachodniej, a ptaki zasiedlające wschodnią jego część i Bałkany odbywają wędrówkę do Afryki wschodniej, południowo-wschodniej i południowej. Ostatnio zaznacza się tendencja do skracania dystansu pomiędzy lęgowiskiem a zimowiskiem, a część populacji zimuje nawet na obszarze lęgowisk. Na europejskich lęgowiskach strefa oddzielająca obie populacje biegnie wąskim pasem od Holandii w kierunku południowo-wschodnim – przez Westfalię po Bawarię. Około 83% wszystkich bocianów w połowie lat 1990. należało do wschodniej populacji wędrówkowej (Schulz 1999). Od niedawna, w populacji zasiedlającej zachodnią część Europy Środkowej wyraźnie wzrasta udział ptaków migrujących trasą zachodnią (Fiedler 2001a, 2001b).

Na dynamikę populacji w Europie pośredni wpływ wywiera ilość opadów na afrykańskich zimowiskach. Wysoka produkcja pierwotna skorelowana z obfitymi opadami deszczu decyduje o ilości zwierząt będących pokarmem bocianów, a w efekcie o wysokiej przeżywalności oraz dobrej kondycji tych ptaków. Pojawiają się one wówczas na lęgowiskach z zapasami energetycznymi wystarczającymi do produkcji zniesień (Bairlein 1991, Bairlein i Henneberg 2000, Schaub i in. 2005).

Pary łączą się na okres 1 sezonu choć znane są przypadki połączenia się ptaków na okres nawet sześciu sezonów (Meybohm i Fiedler 1983). Zmiany partnerów w czasie lęgu należą do rzadkości.

W ciągu sezonu para wyprowadza 1 lęg, a cały cykl rozrodczy trwa 16 tygodni. Do udanych lęgów powtarzanych dochodzi rzadko, niemal wyłącznie wtedy, gdy strata zniesienia ma miejsce na wczesnym etapie wysiadywania jaj.

Ocenia się, że frakcja ptaków nie uczestniczących w rozrodzie jest znacznie liczniejsza od lęgowej i stanowi około 2/3 całości populacji (Burnhauser 1983). Ptaki niełęgowe przebywają na ogół z dala od miejsca swych narodzin, pomiędzy Południową Afryką a Europą, ale pewna ich liczba dolatuje w rejon lęgowsk. W miejscach obfitujących w pokarm spotyka się koczujące stada ptaków niełégowych, liczące nawet 700-2000 osobników (Pugacewicz 2000).

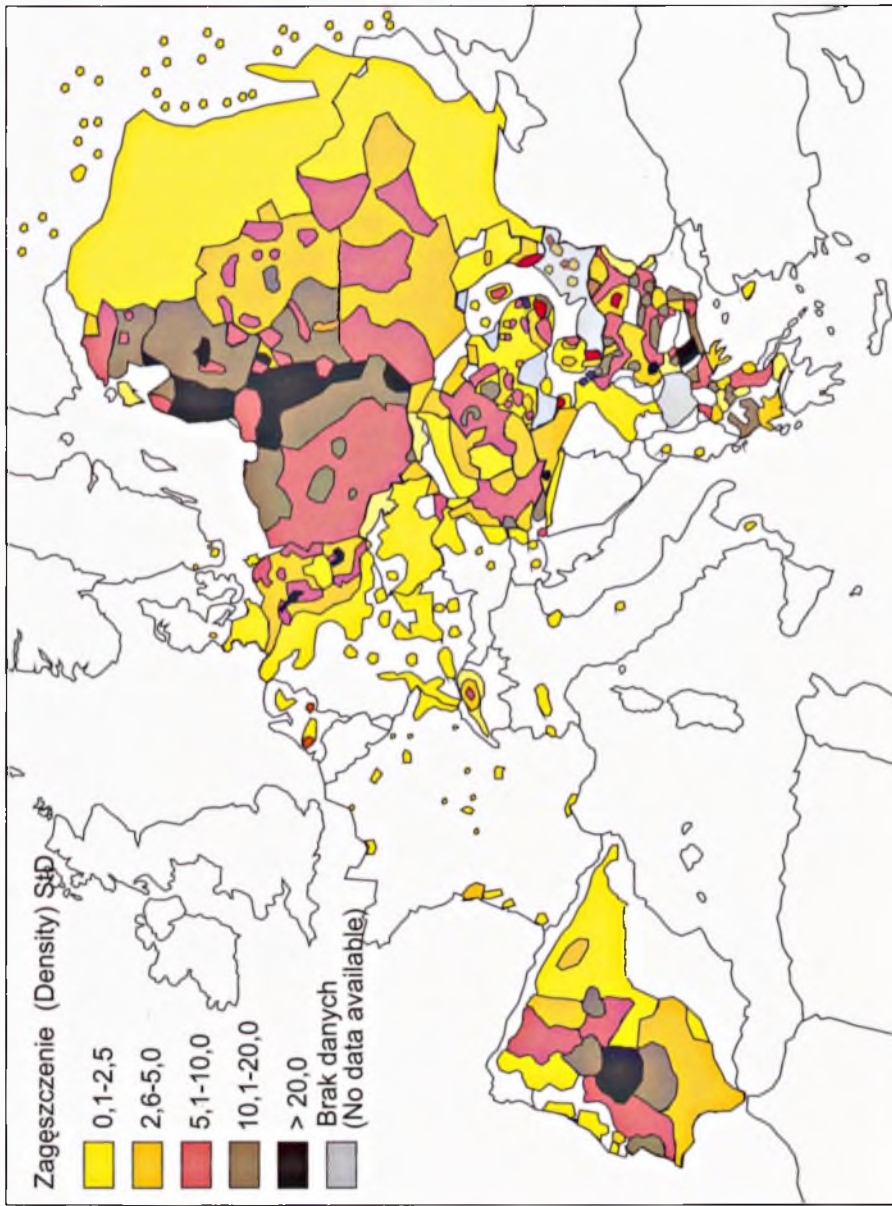
W miejscach niskiego zagęszczenia w jednej wsi gniazduje zwykle 1 lub 2 pary, natomiast w miejscach o najwyższym zagęszczeniu i obfitujących w pokarm tworzą się skupienia lęgowe liczące 10-47 (100) par.

W centrum zasięgu bocian biały przystępuje do rozrodu w 3-5 roku życia, a w południowej i zachodniej Europie część ptaków czyni to już w drugim roku. Spośród par zajmujących gniazda, najczęściej 10%-30%, (w skrajnych przypadkach 0% i około 80%) z różnych przyczyn nie wyprowadza młodych. Samice składają zwykle 3-5 jaj, a rzadziej 2 lub 6, a z każdych 100 zniesionych jaj zdolność do lotu uzyskuje około 60 podlotów. Młode przebywają w gnieździe 55-67 dni, potem jeszcze przez około 2 tygodnie są karmione przez rodziców (Mrugasiewicz 1972, Profus 1991, Profus i in. 2004).

W pierwszym roku życia śmiertelność młodych jest najwyższa i sięga 50-70%. Przeżywalność ptaków starszych i dorosłych jest wyższa (Barbraud i in. 1999, Kaatz 2004, Schaub i in. 2005). Sukces lęgowy młodszych ptaków jest niewielki, a najwięcej młodych wyprowadzają ptaki 7-17 letnie. Bociany białe mogą się rozradzać efektywnie do 30. roku życia. Najstarszy bocian dożył 39 lat. Poszczególne osobniki w ciągu całego okresu reprodukcyjnego mogą odchowac nawet 37 podlotów, lecz większość ptaków (81,5%) wyprowadza mniej niż 10 młodych (Barbraud i in. 1999, Meybohm i Fiedler 1983, Creutz 1988, Bairlein i Henneberg 2000, H. Haar, inf. niepubl.). W sezonie lęgowym para musi zdobyć nie mniej niż 200 kg pokarmu, aby wyżywić siebie i odchowac 1 podlota (P. Profus, inf. niepubl.).

W Polsce, młode opuszczają miejsce narodzin od pierwszej połowy sierpnia, zwykle kilka dni przed swymi rodzicami, lecz przyłączają się do zgrupowań, w których są dorosłe ptaki.





Ryc. 1. Zagęszczenie populacji bociana białego (StD) w Europie w latach 1994/95.  
 Fig. 1. Population density of the White Stork (StD) in Europe in 1994/95.

### III. Stan populacji bociana białego w Europie

#### 1. Rozmieszczenie i zmiany liczebności populacji

Liczebność światowej populacji bociana w 1974 r. oceniono na 117 000 par lęgowych, w 1984 r. na 135 000 par (w tym 112 000 w Europie), a w 1994/95 na 167 000 (Schulz 1999, uzupełnione). Stan populacji europejskiej w latach 1994-1995 oszacowano na około 149 000 par, których zagęszczenie było bardzo nierównomierne (Tab. 1, Ryc. 1).

Zasięg geograficzny bociana białego sięga od północnej Afryki na południu po Danię i południową Szwecję na północy, i od Portugalii na zachodzie po Uzbekistan na wschodzie (Bauer i Glutz von Blotzheim 1966, Creutz 1988, Schulz 1998). Obecnie centrum liczebności gatunku zlokalizowane jest głównie we wschodniej Europie. „Wschodnia populacja centralna”, licząca w 1995 r. około 110 000 par, obejmowała około 70% europejskiej populacji bociana. Drugi punkt ciężkości, z około 20 000 par (13,5% europejskiego stanu) leży na Półwyspie Iberyjskim. Inne, mniej liczne populacje „regionalne” znajdują się w północno-zachodniej Afryce, Europie Południowej i Azji Mniejszej, w Iranie, Armenii i Uzbekistanie (Ryc. 2). W Azji Mniejszej i na Środkowym Wschodzie



Ryc. 2. Rozmieszczenie populacji lęgowej bociana białego w Europie. Dla 15 państw zaznaczono trend zmian liczebnych w latach 1994/95-2004 (wg: Savickij i Samusienko 1990, Profus 1992, Schulz 1998, 1999, Galčenkov 2000, K.-U. Thomsen, inf. niepubl.)

Fig. 2. Present distribution of the breeding White Stork population in Europe (according to Savickij, Samusienko 1990, Profus 1992, Schulz 1998, 1999, Galčenkov 2000, K.-U. Thomsen, unpubl. inf.)

Tabela 1. Liczba par bocianów (HPa) w poszczególnych krajach Europy w latach 1934-2004. Dane zestawiono głównie na podstawie publikacji: Boettcher-Streim i Schütz (1989), Sawicki i Samusienko (1990), Meriaux i in. (1992), Profus (1993a, b), Schulz (1999) oraz Kaatz i Kaatz (2001). Dane dla 2004 r. – głównie wg K.-U. Thomsona (niepubl.). Szczegóły w tekście. Znak „+” wskazuje na niekompletność cenzusu, a liczba odpowiada minimalnej liczbie stwierdzonych par. W nawiasach liczba par w znacznej części pochodzących z hodowli

Table 1. Number of White Stork pairs (HPa) in European countries in 1934-2004. Data compiled mainly on the basis of the following publications: Boettcher-Streim & Schütz (1989), Sawicki & Samusienko (ed. 1990), Meriaux et al. (1992), Profus (1993a, b), Schulz (1999) and Kaatz & Kaatz (2001). Sign. „+” indicates the incompleteness of a census, and number corresponds to the minimum numbers of pairs. In parentheses are given data for countries where significant part of White Stork populations were pairs reared in captivity

Kraj Country	Liczba par (HPa) w latach Number of pairs (HPa) in years									
	1934	1958	1974	1984	1989	1990-1993	1994/1995	1996-2004		
Albania/Albania		100-200					2			
Austria/Austria	118 +	276	392	319	300		350/337	2004: 392		
Belgia/Belgium			2					2004: (50)		
Białorus/Bielorussia			10793	1984-1985: 10337+	10934	1990-1991: 13298	1994-1996: 11807			
Bosnia-Hercegowina				50						
Bosnia-Hercegowina				1979-1984: 5422						
Bulgaria/Bulgaria				1200			4227			
Chorwacja/Croatia							1500			
Czechy/Czech Republic	194+	469		652	689	1993: 740	853/796	2000: 954	2004: 814	
Dania/Denmark	859	189	40	19	9		6/6	2002: 1		
Estonia/Estonia	318	479	1060	~1470		1993: 1900	~2650			
Francja/France			~17-19	45		1990: 145	315	2004: 941		
Grecja/Greece				~1500		1993: 2387		2004: 2139		
Hiszpania/Spain		1957: 12701	7343	6753	1990: 7901		16643	1996: 18000	2004: 32923	
Holandia/Netherlands	273	56	9	(8)			(266)			
Litwa/Lithuania		7162	6677	~10180			11124			

Luksemburg/Luxembourg									1996: 1
Łotwa/Latvia	6750	6125+	5763	6273			10600		
Macedonia/Macedonia		1490		500					
Moldawia/Moldavia		487	272+	494			491		
Niemcy/Germany	9035	4999+	4020	3371			4155/4063		2000: 4422 2003: 4162
Serbia i Czarnogóra Serbia and Montenegro				1180					1996: 872
Polska/Poland		33900		30500			40900		2004: 52500
Portugalia/Portugal		6500-7000		1533			3302		2004: 7630
Rosja/Russia		3299+		2680+			~ 8400		
Rumunia/Romania		~5000					4000-6000		
Słowacja/Slovakia	2219	1600-1700	1124	1018			1127		1999: 1296 2004: 1330
Słowenia/Slovenia		146	168	138					1999: 200 2004: 236
Szwajcaria/Switzerland	10	0	(32)	(109)			(167)		2004: 198
Szwecja/Sweden	12	0	0	0			(11)		2004: (29)
Turcja (Tracja)/Turkey*				1976: 1471					
Węgry/Hungary		8000	4700	5100			4850		1999: 5500 2004: 5300
Włochy/Italy				0			(29)		
Ukraina/Ukraine	30000- 40000		18183	1987: 14762			15000-20000		2003: 25000 30000
Europa/Europe				~ 112000			~149000 (145500-152500)		

\*tylko część europejska (Tracja)

\*only European part

bocian zasiedla niemal całą Turcję, część Syrii, Iran i Irak. Niewielkie populacje występują w krajach kaukaskich: Gruzji, Armenii i Azerbejdżanie. Dość nowym zjawiskiem są lęgi w Izraelu (Schulz 1999) i tradycyjnym kraju zimowania – Republice Południowej Afryki. Pierwszy lęg stwierdzono tu w 1933 r., a w ostatnim półwieczu znaleziono 15 gniazd (Hermann 2001).

### *Zmiany liczebne bociana białego w poszczególnych krajach Europy*

W tabeli 1. zestawiono dane o liczbie par bocianów (HPa) w Europie w latach 1934-2004. Poniżej omówiono pokrótce sytuację populacji w poszczególnych krajach.

*Portugalia.* W 1994 r. wykazano 3302 pary, dwukrotnie więcej niż w 1984 r. (Candeias i Araújo 1989, Rosa i in. 1999). W latach 1958-1959, dos Santos Júnior (1961) doliczył się w całym kraju 3490 gniazd, lecz Candeias i Araújo (1989) sugerują, iż rzeczywista liczba par mogła wynosić nawet 6500-7000. Najwyższe zagęszczenia (do niemal 10 par/100 km<sup>2</sup>) stwierdzono w południowych prowincjach kraju: Setubal, Beja, Evora i Portalegre, w których gniazduje 75% populacji portugalskiej. Cenzus wykonany w 2004 r. wykazał obecność 7630 par (K.-U. Thomson, SPEA-ICN, mat. niepubl.).

*Hiszpania.* Najniższą liczebność zarejestrowano w 1984 r. (6753 par). Wkrótce potem stan liczebny zaczął się gwałtownie powiększać: w latach 1990, 1994 i 1996 policzono już odpowiednio 7901, 16 643 i 18 000 par (Gómez-Manzanque 1992, Martí 1999), a wstępne wyniki dla 2004 r. wykazały obecność co najmniej 32 923 par. Najliczniej bocian gnieździ się w Estramadurze, gdzie w prowincjach Badajoz i Caceres stwierdzono 11 000 par (SEO, mat. niepubl.). Od niedawna pewna frakcja ptaków zimuje w południowej Hiszpanii (Tortosa i in. 1995). W miasteczku Alfaro nad rzeką Ebro (La Rioja) znajduje się największa miejska kolonia bociana na świecie. Najwięcej par (131) policzono tu w 1996 r., z czego 109 na katedrze, a dalsze 22 pary na innych budynkach (Pölking i Walz 1996).

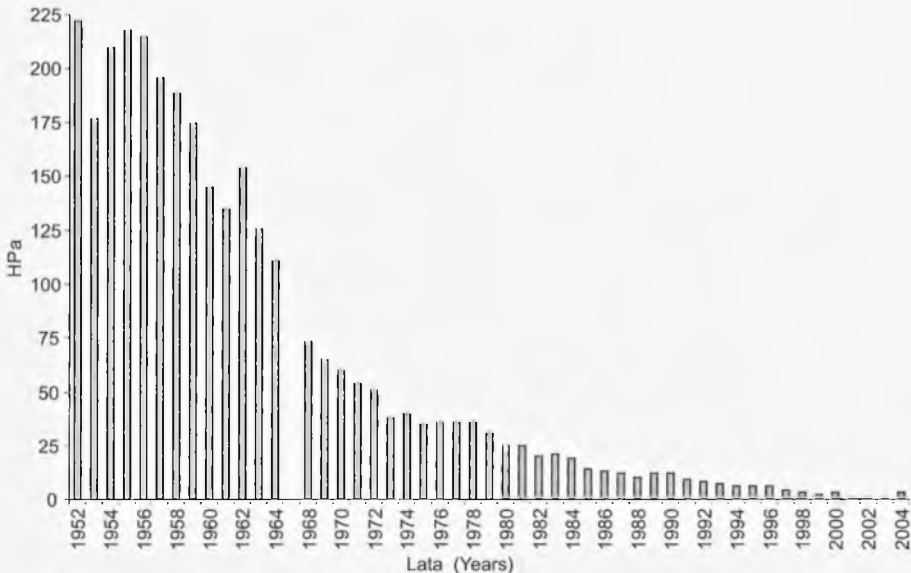
*Francja.* Liczba bocianów we Francji systematycznie i gwałtownie wzrasta od 17-19 par w 1974 r. do 315 w 1995 r. (Boettcher-Streim i Schüz 1989, Duquet 1999). Zaskakujący jest niemal 300% wzrost populacji do 941 par stwierdzony w latach 1995-2004 (K.-U. Thomson, G. Wey, inf. niepubl.). Najdokładniej los populacji śledzony był w Alzacji. Od 1947 r., kiedy zarejestrowano 177 par, nastąpił gwałtowny spadek liczebny do 9 par w 1974 r., a populacja znalazła się na skraju wymarcia. Po wieloletnim zasilaniu jej ptakami z hodowli, pogłowie wzrosło w latach 1990, 1995 i 2004 odpowiednio do 79, 162 i 368 par (Schierer 1992, Duquet 1999, G. Wey, mat. niepubl.).

*Belgia.* Do połowy XIX w. bocian był w Belgii prawdopodobnie dość pospolitym gatunkiem lęgowym, rozwój przemysłu, wzrost liczebny populacji ludzkiej i zanik odpowiednich siedlisk spowodowały, że lęg ostatniej pary miał tu miejsce w 1895 r. W XX stuleciu zarejestrowano tylko czterokrotnie lęgi bocianów: w latach 1972 i 1973 w Hachy i w latach 1979 i 1980 w Samart. Od 1957 r. prowadzony jest program reintrodukcji (Kesteloot 1989, Boettcher-Streim i Schüz 1989), dzięki któremu populacja zaczęła się odradzać. W 2004 r. stwierdzono już 50 par ptaków (K.-U. Thomsen, mat. niepubl.).

*Holandia.* Jeszcze w końcu XVIII w. bocian był w Holandii ptakiem pospolitym, a populacja lęgowa mogła liczyć kilka tysięcy par. Do roku 1910 zmniejszyła się jednak do ok. 500 par z tendencją do dalszego spadku. Stan liczebny polepszył się przejściowo w latach 1929-1939 (z 209 do 312 par), ale w 1950 r. pozostało już jedynie 85, a w 1984 r. zaledwie 8 par (2 pary „dzikie”, 2 pochodzące z hodowli i 4 mieszane) (Jonkers 1989). W tej sytuacji podjęte zostały działania mające na celu zatrzymanie dramatycznego spadku liczebności bociana i zanikającą populację do dziś zasila się ptakami pochodzącymi z hodowli (Boettcher-Streim i Schüz 1989).

*Wielka Brytania.* Jedyne dotychczasowe lęgi miały miejsce na katedrze w Edynburgu (Szkocja) w 1416 r. (Bauer i Glutz von Blotzheim 1966). Po tak długiej przerwie dopiero w połowie kwietnia 2004 r. w Horbury Bridge koło Wakefield (hrabstwo West Yorkshire) pojawiła się ponownie para ptaków. Samica przyleciała z Francji, a samiec był uciekinierem z parku dzikich zwierząt w Belgii. Do lęgu jednak nie doszło ([http://www.rspb.org.uk/england/northwest/conservation/white\\_storks.asp](http://www.rspb.org.uk/england/northwest/conservation/white_storks.asp)).

*Dania.* Na przełomie XVIII i XIX w. bocian biały był szeroko rozpowszechnionym gatunkiem lęgowym w całym kraju, a jego liczebność szacowano na około 8000-10 000 par, lecz w 1890 r. na lęgowiska powróciło już tylko około 4000 par. W 1927 r. wykazano mniej niż 500 par, później (lata 1934 i 1939/40) stan liczebny przejściowo się poprawił, odpowiednio 859 i 1100-1200 par. W czasie następnych liczeń ponownie zaznaczył się ostry spadek do 222 w r. 1952 i 20 par w r. 1982. Od 1966 r. bocian nie gniazduje już na duńskich wyspach. W połowie lat 1990. pozostało jedynie osiem zajętych gniazd na Półwyspie Jutlandzkim. W latach 2001-2003 stwierdzono po 1 parze, z których żadna nie była w stanie odchowić młodych (Skov 1989, 1992, 1999, 2003) (Ryc. 3).

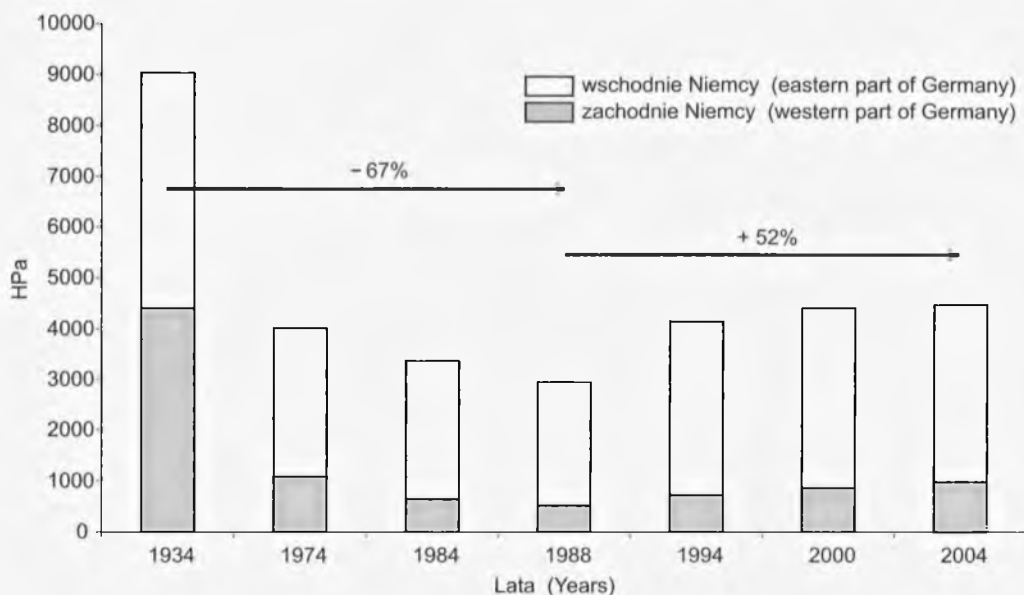


Ryc. 3. Zmiany liczebności bociana białego (HPa) w Danii w latach 1952-2004 (wg: Skov 1999, 2003 i inf. niepubl.).

Fig. 3. Changes in the White Stork numbers (HPa) in Denmark in the years 1952-2004 (according to Skov 1999, 2003, unpubl. inf.).

*Szwecja.* Bocian biały zasiedlił Szwecję prawdopodobnie w XV w., a największą liczebność osiągnął około 1800 r. Gnieździł się niemal wyłącznie w Skanii, na południu kraju. Gwałtowny spadek rejestrowano od 1856 r., kiedy to m.in. z 80 par zasiedlających wcześniej największą kolonię w kraju pozostało ich zaledwie 5. W 1917 r. stwierdzono w kraju 35 par, a w latach 1934 i 1950 – 12 i 4 pary. Ostatni udany lęg miał miejsce w 1953 r., natomiast w latach 1954 i 1957 lęgi zakończyły się niepowodzeniem, a dziko żyjąca populacja bocianów zanikła (Schüz i Szijj 1960, Creutz 1988, Cavallin 1999). Od roku 1989 w Skanii prowadzone są prace nad reintrodukcją tego gatunku. Po niemal 40-letniej przerwie, w 1996 r. w południowej Szwecji doszło do (zakończonego jednak niepowodzeniem) lęgu „dzikiej” pary (Skov 1999).

*Republika Federalna Niemiec.* W obecnych granicach Niemiec stan populacji bociana w 1934 r. oceniono na 9035 par: 4628 we wschodniej części kraju i 4407 w części zachodniej. W wyniku silnego regresu w 1958 r. odnotowano łącznie 4799 par, lecz z powodu luk w ewidencji mogło być ich wówczas nieco więcej. Dalsze wycofywanie się bocianów spowodowało, że w 1974 r. pozostało 4020 par, w 1984 r. 3371 par, by w 1988 r. osiągnąć najniższy stan – 2949 par. Oznacza to zanik ponad 26% stanowisk lęgowych w relacji do stanu z 1974 r. Regres był wyraźnie silniejszy w zachodniej części kraju (około 50%) niż w części wschodniej (około 17%). W następnych latach stan liczebny zaczął się powiększać a w roku 2004 osiągnął 4482 par (Ryc. 4). Oprócz



Ryc. 4. Zmiany liczebności populacji bociana białego (HPa) w Niemczech w latach 1934-2004. Strzałki i wartości procentowe wskazują kierunek i tempo zmian w latach 1934-1988 oraz 1988-2004 (wg: Schulz 1999, Kaatz 2001, Mitteilungsblatt 97/2005).

Fig. 4. Changes in the White Stork (HPa) population in Germany from 1934 to 2004. Arrows and percentages indicate directions and rates of changes over the periods 1934-1988 and 1988-2004 (according to Schulz 1999; Kaatz 2001; Mitteilungsblatt 97/2005).



tego w zachodniej części Niemiec w 2004 r. przebywało 427 par bocianów uzależnionych od dokarmiania przez ludzi. Tłumaczy się to tym, że w Niemczech Zachodnich prowadzony był wieloletni program reintrodukcji. Interesujące jest, że aż 23% stanowisk łągowych bocianów w Niemczech związanych jest z doliną Łaby, co świadczy o wyjątkowym znaczeniu tej rzeki i terenów z nią sąsiadujących (czasowo zalewane użytki zielone, starorzecza i oczka wodne) w utrzymaniu stabilnej populacji rozrodzkiej (Thomsen i in. 2001). Nad Łabą w miasteczku Rühstätt zlokalizowana jest największa kolonia bocianów w Niemczech, licząca aktualnie około 35 par.

*Szwajcaria.* Jeszcze około 1900 r. w Szwajcarii znano prawie 140 zajętych gniazd, z których większość położona była poniżej 600 m n.p.m. W 1919 r. liczba par zmniejszyła się do około 90, w 1930 r. do 16, a w 1947 r. do 5. Ostatni udany lęg pary autochtonicznej miał miejsce w 1949 r. (Bloesch 1962). Od 1948 r. podjęte zostały przez M. Bloescha próby ponownego osiedlenia bocianów w Szwajcarii. W 1995 r. wykazano 167 par reintrodukowanych i ich potomstwa, o 53% więcej niż w r. 1984 (Enggist 1999). W 2003 r. podano 191 par, w tym 147 z młodymi (Anonim 2004). Obecnie większość młodych podejmuje wędrówki na zimowiska. Niska reprodukcja, nadmierny udział ptaków starych w populacji, niska powracalność i znaczna śmiertelność ptaków podczas migracji nie gwarantują jednak stałego utrzymania się tej populacji (Moritzi i in. 2001, Biber i in. 2003).

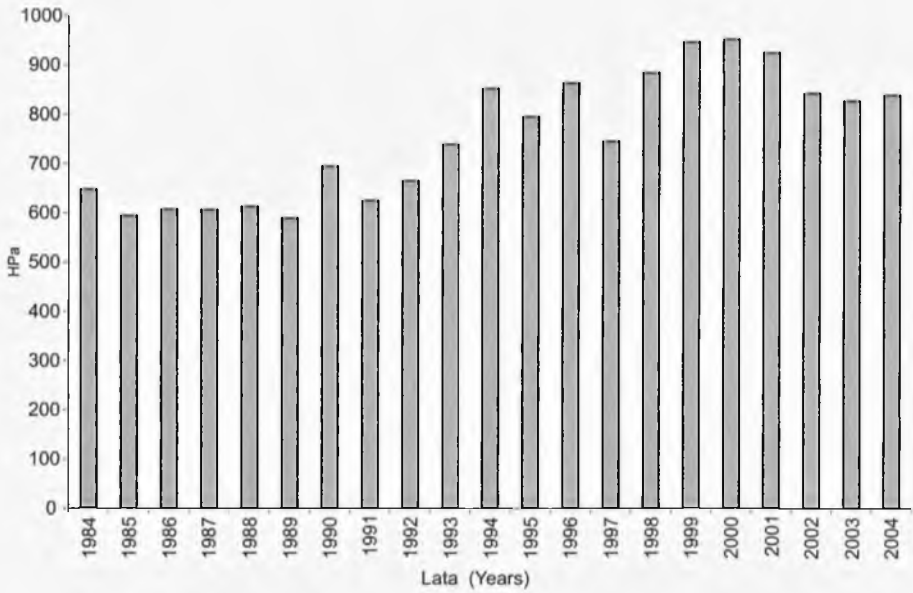
*Austria.* W latach 1994 i 1995 w całym kraju policzono 350 i 337 par – około 10% więcej niż w 1984 r. Ta pozytywna tendencja zaznaczyła się dopiero od 1992 r., podczas gdy od 1981 r. (389 HPa) do 1991 r. (około 245 HPa) miała miejsce silna regresja (Haar 1992, Karner i Ranner 1999). Większość bocianów austriackich gnieździ się w prowincjach: Burgenland, Dolna Austria i Styria. W Górnej Austrii i Voralberg odnotowano tylko pojedyncze lęgi (Karner i Ranner 1999). Największa w Europie Środkowej kolonia nadrzewna gniazduje w lasach łągowych dolin rzek March i Thaya, tuż przy granicy słowackiej. W 1970 r. liczyła ona 20 gniazd, a w 1996 r. odnotowano w niej niemal 100 par (Eichelmann 1999).

*Włochy.* W 1995 r. odnotowano 29 par pochodzących z reintrodukcji (Schulz 1999). Od końca lat 1950-tych, 1-2 pary bocianów gnieździły się lub podejmowały próby lęgów w różnych miejscach doliny Padu. Lęgi te kończyły się niepomyślnie z powodu odstrzału ptaków dorosłych. Koło Turynu podejmowane są próby hodowli bocianów (Boettcher-Streim i Schüz 1989).

*Czechy.* Na obszarze obecnej Republiki Czeskiej obejmującej Czechy, Morawy i Śląsk od co najmniej półwiecza notowany jest wzrost liczebny. Inwentaryzacja w 1934 r. wykazała 194 pary, w 1958 – 469, a w 1984 – 652 zajętych gniazd (Rejman 1986). Od tego sezonu prowadzone są coroczne cenzusy obejmujące cały kraj (Rejman 2001, 1989-2005) (Ryc. 5-6). W Czechach już od lat 1940-tych obserwuje się zjawisko zasiedlania terenów wyżej położonych, przy równoczesnym wycofywaniu się bocianów z terenów nizinnych, intensywnie wykorzystywanych rolniczo.

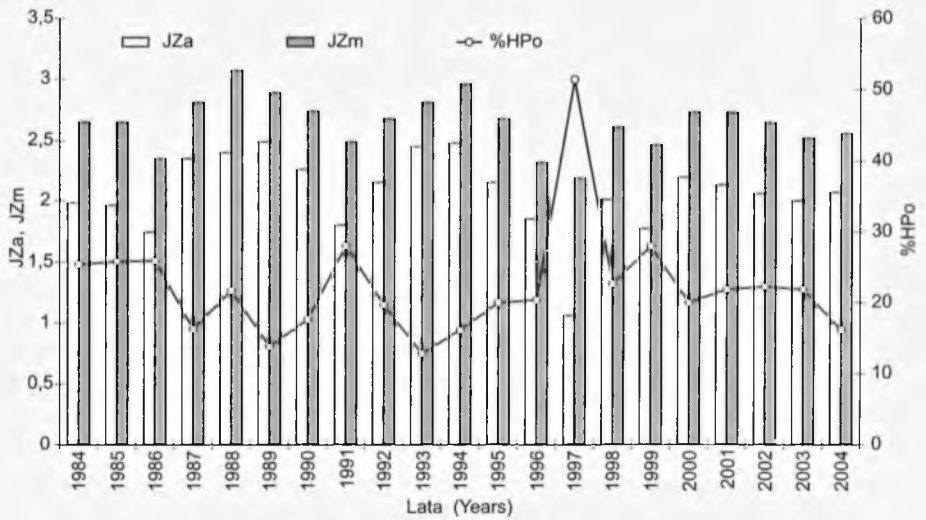
*Słowacja.* W 1934 r. wykazano 2219 par. W 1958 r. nie uzyskano kompletnych wyników. Policzono wówczas 1118 par, a stan całej populacji zasiedlającej Słowację oszacowano na 1600-1700 par. W drugiej połowie XX stulecia stan liczebny był dość





Ryc. 5. Zmiany liczebności populacji bociana białego (HPa) w Republice Czeskiej w latach 1984-2004 (wg: Rejman 1984-2005).

Fig. 5. Changes in the White Stork population (HPa) in the Czech Republic in the years 1984-2000 (according to Rejman 1984-2005).



Ryc. 6. Sukces reprodukcyjny bociana białego (JZa, JZm) oraz udział par bez młodych (%HPo) w Republice Czeskiej (wg: Rejman 1984-2005).

Fig. 6. Reproduction success in the White Stork (JZa, JZm) and the proportion of pairs without young (%HPo) in the Czech Republic (according to Rejman 1984-2005).

wyrównany. W latach 1934-1974 stan populacji obniżył się więc niemal o 50%. Silny regres odnotowany został w nizinnych regionach Słowacji, natomiast na obszarach podgórskich dał się zauważyć wyraźny wzrost liczebny, np. w podatrzańskich kotlinach w półweczu 1934-1984 pogłowie bocianów wzrosło z 13 do 133 par (Stollmann 1988, 1989). Najwyżej położone gniazdo znajduje się obecnie w miejscowości Mútne, na wysokości 836 m n.p.m. (Fulin 1999). W czasie międzynarodowej akcji inwentaryzacyjnej w 1994 r. w całym kraju policzono 1082 par, a w 2004 r. ich liczba wzrosła do 1330 (Fulin 1999, 2001 i mat. niepubl.) (Ryc. 7-8).

*Węgry.* W latach 1994 i 2004 liczebność bocianów białych oszacowano odpowiednio na 4800-4900 i 5300 par (Lovászi 1999 i mat. niepubl.). Pierwsze liczenie wykonane w 1941 r. wykazało na ówczesnym obszarze Węgier (119 000 km<sup>2</sup>) 21641 par; z tego mniej więcej 16 000 par zasiedlało obecne granice kraju (93 036 km<sup>2</sup>) (Jakab 1987). Od 1958 r. do 1994 r. co 5 lat przeprowadzano ogólnokrajowe cenzusy (Lovászi 1999).

*Słowenia.* W całym kraju w r. 1999 policzono 239 gniazd zajętych przez 200 par. Większość z nich (133) zlokalizowana jest na Nizinie Węgierskiej, w północno-wschodniej części kraju (Denac 2001). W latach 1965, 1979 1984 odnotowano odpowiednio: 146, 168 i 138 par (Jež 1987, Geister 1995). W 2004 r. policzono 236 par (K.-U. Thomsen, DOPPS – mat. niepubl.).

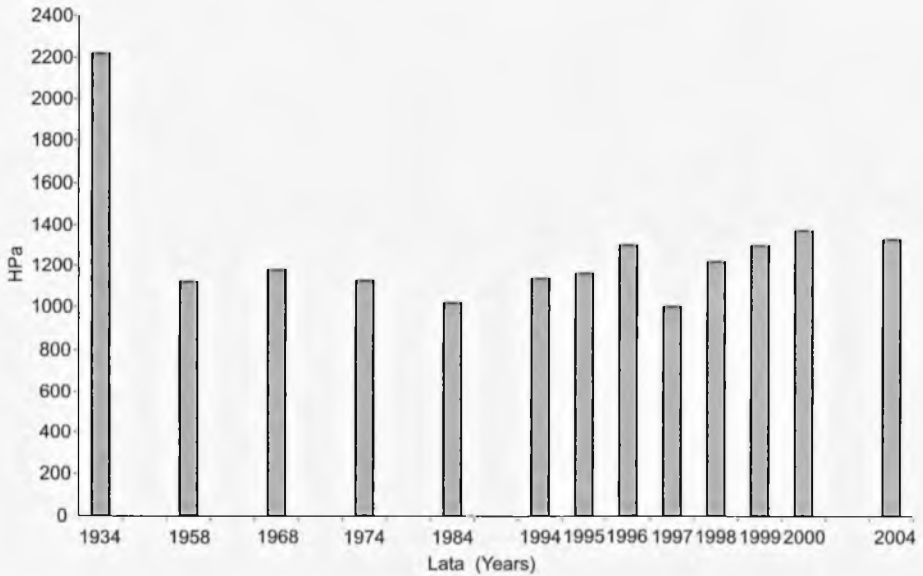
*Chorwacja.* Występowanie bociana jest ograniczone do północnej, nizinnej części kraju. W latach 1994 i 1995 na obszarze tym policzono 1116 par, lecz uwzględniając poprawki dla terenów, które nie zostały dostatecznie dobrze zbadane, stan populacji oceniono na około 1500 par. Porównanie wyników z sześciu powiatów, w których prowadzono liczenia również w 1984 r., wykazały lekki spadek liczebny (o około 5%) z 344 do 326 par (Mužinić 1999).

*Bośnia-Hercegowina.* W latach 1994-1995 inwentaryzacji nie przeprowadzono. Według szacunków w 1984 r., wzdłuż Sawy mogło się gnieździć około 50 par. Dawniej bocian był tu znacznie liczniejszy, bowiem w 1895 r. tylko w wiosce Loncari stwierdzono około 80 par lęgowych (Pelle 1989).

*Serbia, Wojewodina, Kosowo i Czarnogóra.* Inwentaryzacja wykonana w 1996 r. wykazała obecność 872 par: 810 w Wojewodinie, 50 – w Serbii, 4 – w Kosowie, a 8 – w Czarnogórze (Pelle 1999). W 1984 r. Serbię i Kosowo mogło zasiedlać według szacunków Pellego (1989) po około 100 par bocianów, lecz inwentaryzacji w tych prowincjach wtedy nie przeprowadzono. W Wojewodinie w latach 1956/57 stan szacowano na około 1500 par, natomiast w 1974 r. odnotowano tam 1472, a w 1979 r. 1558 par. W ciągu następnych pięciu lat populacja zmniejszyła się do 977 par. W Czarnogórze w 1984 r. nie stwierdzono lęgów.

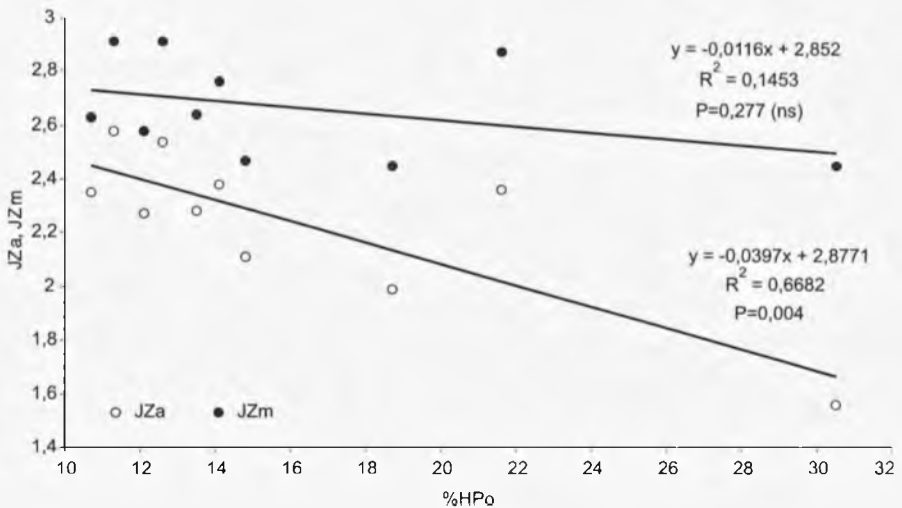
*Macedonia.* W latach 1994 i 1995 nie przeprowadzono liczenia. W 1958 r. zinwentaryzowano 1490 par, a w 1984 r. stan liczebny oszacowano na około 500 par. W regionach Bitola (1958: 493 HPa) i Skopje (1958: 225 HPa) nastąpił gwałtowny regres, lecz dokładnych danych liczbowych brak (Pelle 1989).

*Albania.* Do połowy XX w. bocian biały był w Albanii gatunkiem szeroko rozpowszechnionym, zwłaszcza w prowincjach nadmorskich. Później zaczął zanikać. W r. 1964 stan szacowano na 100-200 par. Na południu kraju w 1966 r. było jeszcze 30 par



Ryc. 7. Zmiany liczebności populacji bociana białego (HPa) na Słowacji w latach 1934-2004 (wg: Fulin 1999, 2000 i dane niepubl.).

Fig. 7. Changes in the White Stork population (HPa) in Slovakia in the years 1934-2004 (according to Fulin 1999, 2000 and unpubl. data).



Ryc. 8. Korelacja pomiędzy liczbą młodych odchowanych przez statystyczną parę zajmującą gniazdo (JZa) i statystyczną parę z młodymi (JZm) a udziałem par bez młodych (% HPo) na Słowacji w latach 1974-2001 (wg: Fulin 1999, 2000 i dane niepubl.).

Fig. 8. Correlation between the number of raised young per statistical pair with nest (JZa) and statistical pair with young (JZm) and the percentage of pairs without young (% HPo) in Slovakia in the years 1974-2001 (according to Fulin 1999, 2000 and unpubl. data).

(Schüz i Szijj 1975), lecz w wyniku zaniku bagien i innych ważnych dla tego gatunku siedlisk doszło do załamania się populacji, która pod koniec lat 1980. niemal wymarła. Prawdopodobnie bocian gnieździł się w 1989 r. blisko miejscowości Korca nad Jeziorem Prespa i Pogradec nad Jeziorem Ochrydzkim (Schulz 1998). W 1995 r. stwierdzono 2 pary, obie z nieudanymi lęgami (Peja i Bego 1999).

*Grecja.* Bocian biały jest szeroko rozpowszechniony w Macedonii, Tracji i Tesalii. Według szacunków, w 1958 r. w kraju tym mogło być około 5000 par, natomiast w latach 1968-1970 około 2500 par. Do 1985 r. nastąpił dalszy spadek liczebny do około 1500 par (Hölzinger i Kinkele 1986, Boettcher-Streim i Schüz 1989). W latach 1985-1988 nieliczne pary gniazdowały wyspach Morza Egejskiego, takich jak: Kos, Lemnos, Leswos (22 pary) i Limnos (2 pary) oraz na półwyspie Chalcydyckim (5 par) (Boettcher-Streim i Schüz 1989, Hölzinger 1991). Pierwsza dokładna inwentaryzacja, przeprowadzona w 1993 r., wykazała obecność 2387 par, rozmieszczonych następująco: Macedonia (1382), Tracja (479), Tesalia (263), Sterea Ellada (92), Peloponez (1) i wyspa Leswos (9) (Tsachalidis i Papageorgiou 1996). W 2004 r. w całej Grecji zanotowano 2139 par (K.-U. Thomsen, T. Kominos, mat. niepubl.).

*Europejska część Turcji (Tracja).* W Tracji jedynie w 1976 r. przeprowadzono ankietę, na podstawie której ustalono obecność 1942 gniazd, w tym 1471 „zajętych” (Kasparek i Kilic 1989).

*Bulgaria* W latach 1979-1984 wykazano 5422 par, co stanowiło zaledwie około połowy stanu szacowanego we wczesnych latach sześćdziesiątych XX w. (Michev i in. 1989). W latach 1994 i 1995 zinwentaryzowano 4227 par, z których najwięcej zasiedlało doliny dużych rzek: Dunaju, Maricy, Tundzy i Strumy oraz sąsiedztwo pól ryżowych i użytków zielonych. Najwyższe zagęszczenie odnotowano w dystrykcie Montana (10,8 par/100 km<sup>2</sup>) (Petrov i in. 1997, 1999).

*Rumunia.* W latach 1994 i 1995 stan populacji całego kraju oceniono na 4000-6000 par (Weber 1999). Z prac Klemma (1983, 1989) wynika, iż w latach 1970-1980 na obszarze Maramures, Bihor, Banat, Siedmiogród, Vrancea i w delcie Dunaju występowało około 2000 par; po doliczeniu populacji z Oltenii (1734 HPa), stan w Rumunii oszacowano na około 3700 par.

*Moldawia.* W 1994 r. stwierdzono 561 gniazd, z których 491 zajętych było przez pary. Spośród nich, 422 wyprowadziły 1029 młodych. Przeciętne zagęszczenie w kraju jest niskie (1,45 par/100 km<sup>2</sup>), przy czym część południowa zasiedlona jest gęściej niż północna. Dane te są zapewne zaniżone, bowiem z 9% terytorium nie uzyskano danych. W latach 1974 i 1984 odnotowano w tym kraju odpowiednio 272 i 494 pary (Zubcov i in. 1999).

*Ukraina.* Bocian występuje w całym kraju z wyjątkiem najbardziej na wschód wysuniętej części. W latach 1994-1995 i 2003 stan populacji oceniono na 15 000-20 000 oraz 25 000-30 000 par (Griščenko 2004). Żadna z dotychczas przeprowadzonych inwentaryzacji nie była kompletna, lecz uważa się, iż w półwieczu 1930-1980 r. zanikła połowa populacji. W 1931 r. w ówczesnych granicach Ukrainy stan liczebny oszacowano na około 30 000-40 000 par (Serebriakov i in 1990, Grishchenko 1999). W dawnym województwie lwowskim (w granicach z 1939 r.) policzono w przybliżeniu 5430 par (por.

Profus 1992), a w ówczesnym powiecie Rudki bociany gnieździły się w najwyższym znanym zagęszczeniu 105,8 par/100 km<sup>2</sup>. O niezwykle wysokiej liczebności świadczyła też znaczna liczba dużych kolonii, m.in. w 21 wioskach odnotowano po 31-80 par (Wodzicki 1935). W latach 1974-1988 liczebność bocianów zmniejszyła się na Ukrainie z 18 183 do 14 762 par (Serebriakov i in. 1990, 1992). Regres ujawnił się w zachodnich rejonach i w centrum kraju, a odnotowana jednocześnie ekspansja i wzrost zagęszczenia we wschodniej jego części nie równoważyły ubytków. W stepowej, wschodniej części Ukrainy obejmującej 40% powierzchni kraju, w 1989 r. policzono 1220 gniazd. Od niedawna 4-5 par zasiedla północną część półwyspu krymskiego, a w obwodach: donieckim, zaporozkim, lugańskim, charkowskim i dniepropietrowskim odnotowano wyraźne oznaki ekspansji terytorialnej. W obwodzie donieckim w 1974 r. gnieździły się 4 pary bocianów, a w 1987-1988 – 34 pary (Grishchenko 1999).

*Białoruś.* Stan populacji lęgowej bociana na Białorusi w ostatnich czterech dziesięcioleciach był dość ustabilizowany i wahał się w granicach 10 000-13 300 par. W latach 1994-1996 policzono 11807 par (Samusienko 1999). W roku 1958 przeprowadzono inwentaryzację ankietową, która wykazała obecność 8142 „zajętych gniazd” (Lebedeva 1960), natomiast w 1967 r. liczbę gniazd (nie par!) oszacowano na 10880. W 1989 r. Samusienko i Levanovič (1990) ocenili stan liczebny na około 11 000 par. W regionie homelskim, w południowo-wschodniej części kraju, w latach 1985-1989 odnotowano regres o 12%, co wiąże się z likwidacją wsi i wysiedleniem ludzi po katastrofie nuklearnej w Czernobylu (Samusienko 1999).

*Rosja.* Znajomość zmian liczebnych bociana w Rosji ma istotne znaczenie, bowiem tutaj przebiega północno-wschodnia granica zasięgu gatunku. Stan populacji w europejskiej części Rosji oceniono w latach 1994 i 1995 na około 8400 par (Cherevichko i in. 1999). W dalszym ciągu trwa ekspansja i kolonizacja obszarów na północnym-wschodzie i wschodzie oraz dogęszczanie populacji w regionie Sankt Petersburga, gdzie pierwszy lęg odnotowano w latach 1850. (Schulz 1998). Niezwykle interesujące jest stwierdzenie w 1988 r. pierwszego lęgu w Karelii, z dala od zwartego arealu (Cherevichko i in. 1999). Obecna granica geograficznego rozmieszczenia bociana białego na tym terenie przebiega przez północną część powiatu Kingisepp oraz powiaty Gacztina i Tosno. Dwa izolowane stanowiska lęgowe bocianów wykryto w dystryktach Kirow i Tikhwin, a pojedyncze ptaki zalatują nawet w okolice Murmańska nad Morze Białe.

W okręgu kaliningradzkim, w latach 1984 i 1985-89 policzono 722 oraz 1225 par, a najwyższe zagęszczenia wykazano na obszarach z najgęstszą siecią osadniczą w okolicy Oziarska i Guriewska (StD odpowiednio 13 i 11 par na 100 km<sup>2</sup>; Grišanov 1990). Cenzusy w latach 1992 i 1994 wykazały obecność odpowiednio 1270 i 1144 par (Schulz 1998). Jeszcze w 1934 r. na tym samym obszarze, stanowiącym ważną część centrum zasięgu gatunku (dawna północna część Prus Wschodnich), gnieździło się około 6-7 razy więcej bocianów. W poszczególnych powiatach rejestrowano wówczas od 40,6 do 75,9 par na 100 km<sup>2</sup> (Tischler 1941, por. też Profus 1992).

*Litwa.* W latach 1994 i 1995 stwierdzono 11 124 pary, co daje najwyższe średnie zagęszczenie odnotowane w jakimkolwiek kraju Europy – 17,6 par/100 km<sup>2</sup>. Była to najpełniejsza z dotychczas przeprowadzonych inwentaryzacji w tym kraju (Malinauskas

i Zurba 1999). Wcześniejsze liczenia, np. w 1984 r., były mniej dokładne (por. np. Paltanavičius i Kazlauskas 1986). Malinauskas i Dementavičius (1996) uważają, iż od 1984 r. stan populacji na całej Litwie jest stabilny lub wykazuje tendencję do wzrostu liczebnego. Od 1989 r. ponownie zostały zasiedlone od dawna opuszczone gniazda na Mierzei Kurońskiej.

Jednakże wydaje się, że w ciągu ostatnich 70 lat w południowo-zachodniej części Litwy nastąpił znaczny (33-50%) spadek liczebny. W ówczesnej prowincji Memelgebiet w 1934 r. stwierdzono bowiem 1872 pary przy średnim zagęszczeniu 68,7 par/100 km<sup>2</sup> (Tischler 1941), podczas gdy w latach 1974-1994/95 na każdym 100 km<sup>2</sup> tego obszaru notowano tylko od 34 do 46,6 par (por. Profus 1992, Malinauskas i Dementavičius 1996).

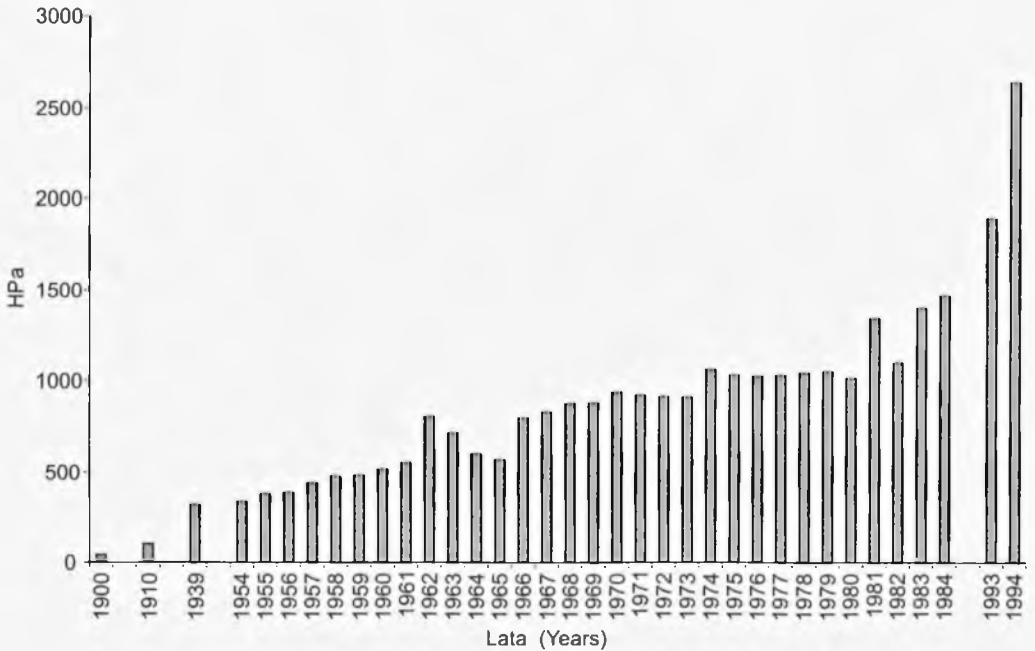
*Łotwa.* W latach 1994-1995 Janaus i Stīpniece (1999) stan liczebny w całym kraju oszacowały na 10 600 par: o 41% więcej niż w r. 1984 i 36% więcej niż z 1934 r. Znamienne jest, iż od 1984 r. w żadnym z regionów nie stwierdzono spadku liczebności. Średnie zagęszczenie dla całego kraju jest bardzo wysokie – 17,4 par na 100 km<sup>2</sup> powierzchni.

*Estonia.* Ogólnokrajowy stan populacji w latach 1994/1995 oceniono na 2600-2700 par. W Estonii bocian biały pojawił się stosunkowo późno, bowiem pierwszy lęg odnotowano w 1841 r. (Ots 1999). Do tego czasu północną granicę rozmieszczenia tego gatunku stanowiła rzeka Daugava (Dźwina). Oceniono, iż około r. 1900 w Estonii liczba par mogła dochodzić już do 40., a w 1910 r. do około 100. W latach 1939 i 1954 wykazano obecność 318 i 336 par. Od 1954 do 1984 roku przeprowadzono 31 ogólnokrajowych liczeń, rejestrując ponad 4,3-krotny wzrost liczebny bociana, który jednakże nie następował jednostajnie lecz wyraźnymi skokami (Veromann 1989) (Ryc. 9).

W poprzednich dziesięcioleciach bocian był pospolity jedynie w południowej części kraju. Również w latach 1994 i 1995 rejestrowano tu najwyższe zagęszczenia – 9-12 par/100 km<sup>2</sup>, natomiast na północy kraju najczęściej stwierdzano 5-7 par na 100 km<sup>2</sup>, a lokalnie jedynie 2 pary na 100 km<sup>2</sup> (Ots 1999).

## 2. Zmiany w obrębie arealu gatunku

Przypuszcza się, że swoje największe rozprzestrzenienie i największą liczebność populacja bociana białego w Europie Środkowej osiągnęła na początku XIX w., kiedy to obszar terenów użytkowanych rolniczo był znaczny, a większość łąk znajdowała się jeszcze w dolinach rzek i była dość regularnie zalewana i w naturalny sposób nawożona mułem (Heckenroth 1986). Od połowy tego wieku nastąpił okres kurczenia się arealu lęgowego i miejscami dramatycznego spadku liczebnego bociana. Po wyraźnym polepszeniu się sytuacji na początku XX w., ponownie nastąpił znaczny spadek liczebności, z absolutnym minimum w latach 1928-1929. Jednakże w okresie późniejszym, zwłaszcza w roku 1934, wykazano poprawę sytuacji. W zachodniej części Europy Środkowej, po kilkuletnim okresie dość intensywnego wzrostu liczebności, zaznaczył się kolejny regres, spowodowany m.in. zmniejszaniem się powierzchni żerowisk. W Holandii, Danii, Szwecji, Niemczech i Szwajcarii liczebność stanowisk lęgowych zmniejszyła się



Ryc. 9. Zmiany liczebności populacji bociana białego (HPa) w Estonii w latach 1900-1994 (wg: Veromann 1989, Ots 1999).

Fig. 9. Changes in the White Stork population in Estonia in the years 1900-1994 (according to Veromann 1989, Ots 1999).

w latach 1934-1984 z 10415 do 3507 par. Na niektórych obszarach bociany zupełnie przestały się gnieździć. W Szwajcarii autochtoniczna populacja wymarła w 1949 r., a w Szwecji w 1954 r. W 1995 r. stwierdzono w tej części Europy dość znaczną poprawę wykazując 4746 par, w tym 585 pochodzących z programów reintrodukcji.

Ostatnie dwie międzynarodowe akcje inwentaryzacyjne (w latach 1994/1995 i 2004/2005) zaskoczyły przyrodników – wykazały bowiem w większości krajów Europy wzrost liczebny (por. Ryc. 2). Ten ogólnie pozytywny wynik nie dowodzi jednak, że bocian wszędzie odbudował swoją liczebność sprzed 50-60 lat. Na obszarze Niemiec liczba par w latach 1988-2004 wzrosła co prawda o 52%, jednakże nie osiągnęła jeszcze nawet połowy stanu z 1934 r., kiedy to wynosiła 9035 par (por. Ryc. 4).

Na ten ogólny obraz nakładają się lokalne wahania liczebności, które niekiedy mają znacznie bardziej drastyczny przebieg, niż wynika to z danych sumarycznych dla kilku krajów. Przykładem może być Dania, zwana dawniej bocianym krajem, w której z 4000 par na przełomie XIX i XX w. pozostała ostatnio (2001-2003 r.) zaledwie 1 para, nie będąca w stanie odchowić piskląt (Skov 2003) (por. Ryc. 3). Jeśli populacja liczy niewiele osobników, łatwo może dojść do jej zaniku. Przy małym zagęszczeniu populacji może nastąpić ograniczenie tempa rozrodu, spowodowane m.in. trudnościami w odnalezieniu się partnerów seksualnych. Mechanizmy zmniejszające szansę przetrwania populacji przy małej liczebności to także zmniejszenie różnorodności genetycznej i wzrost ko-

jarzenia wsobnego, w wyniku czego ujawniają się szkodliwe allele recesywne; np. w Danii stwierdzono kojarzenia rodziców z własnymi młodymi. Poza tym lokalne niekorzystne zaburzenia środowiskowe mogą wtedy objąć całą populację gatunku.

Na Półwyspie Iberyjskim – w Hiszpanii i w Portugalii – w latach 1984-2004 liczba par bocianów związanych z gniazdami zwiększyła się 5-krotnie – z około 8300 do 40500 par. W Hiszpanii stan liczebny w roku 2004 był najwyższy w historii – około 33000 par. Ten gwałtowny, niemal eksplozywny wzrost liczebny populacji bociana białego spowodowany został splotem kilku czynników. Do nadmorskich mokradel przy ujściu rzeki Gwadalkwiwir, blisko granic Parku Narodowego Doñana, w południowo-zachodniej części kraju w 1974 r. wprowadzono amerykańskie raki z rodzaju *Procambarus* (głównie *P. clarkii*). Skorupiaki te rozprzestrzeniły się na bagnach Coto Doñana, a następnie, w wyniku niebywałego wzrostu liczebnego, zasiedliły pola ryżowe i wody systemów nawadniających (Rubio-Garcia i in. 1983, Schulz 1994). Introdukowane raki stały się głównym pokarmem wielu gatunków zwierząt kręgowych, które są teraz troficznie silnie uzależnione od populacji tych skorupiaków (Delibes i Adrián 1987). Na wielu obszarach raki stanowią podstawę diety bociana, a pisklęta często jako pierwszy swój pokarm otrzymują młode raczki (Tortosa i Redondo 1992).

Przyczyn znacznego polepszenia się stanu populacji iberyjskiej upatrywać można również w zmianie obyczajów wędrownych części ptaków i w polepszeniu się zasobów pokarmowych na zimowiskach afrykańskich po ustąpieniu suszy w Sahelu. Pewna frakcja ptaków, dawniej migrujących przez Cieśninę Gibraltarską do północno-zachodniej Afryki, zimuje na południu Półwyspu Iberyjskiego, korzystając – oprócz skorupiaków – m.in. z jadalnych resztek z wysypisk śmieci oraz odpadów z rzeźni. Na bagnach i polach ryżowych w przyujściowym obszarze Gwadalkwiwiru w zimie przebywa do 3000 bocianów (Tortosa i in. 1995).

Czynniki te przyczyniły się do zmniejszenia śmiertelności i lepszej przeżywalności tak ptaków dorosłych, jak i młodych. Ptaki zimujące w pobliżu miejsc składowania odpadów zakładają gniazda w ich sąsiedztwie i wcześniej przystępują do rozrodu niż ptaki przylatujące z afrykańskich zimowisk (Tortosa i in. 2003).

We Francji od roku 1984 do 2004 nastąpił ponad 20-krotny wzrost liczebności populacji. Powodem tego wzrostu były reintrodukcje w Alzacji i zasiedlanie nowych terytoriów przez dzikie bociany w innych częściach kraju. Np. w południowo-zachodniej Francji, na wybrzeżu Atlantyku obserwowano, *in statu nascendi*, powstawanie nowej populacji. Od osiedlenia się tu pierwszej pary bocianów w roku 1978, nastąpił gwałtowny wzrost do 136 par w 2004 r. (Barbraud i in. 1999, G. Wey – inf. niepubl.). Szybki wzrost liczby bocianów w tej części Francji można wiązać m.in. z wysokim zagęszczeniem oraz wysoką przeżywalnością ptaków w Hiszpanii, potwierdzono bowiem w tujejszych lęgach uczestnictwo bocianów hiszpańskich. Niespodzianką było odnotowanie lęgu, w którym uczestniczył bocian z Polski (Barbraud i in. 1999), co jest niezbitym dowodem na krzyżowanie się osobników wywodzących się z genetycznie odległych populacji.

Wyraźny wzrost liczebności, choć nie tak duży jak na zachodzie, stwierdzono od 1984 r. także w populacji wschodnioeuropejskiej. Wprawdzie dotyczył on tylko części

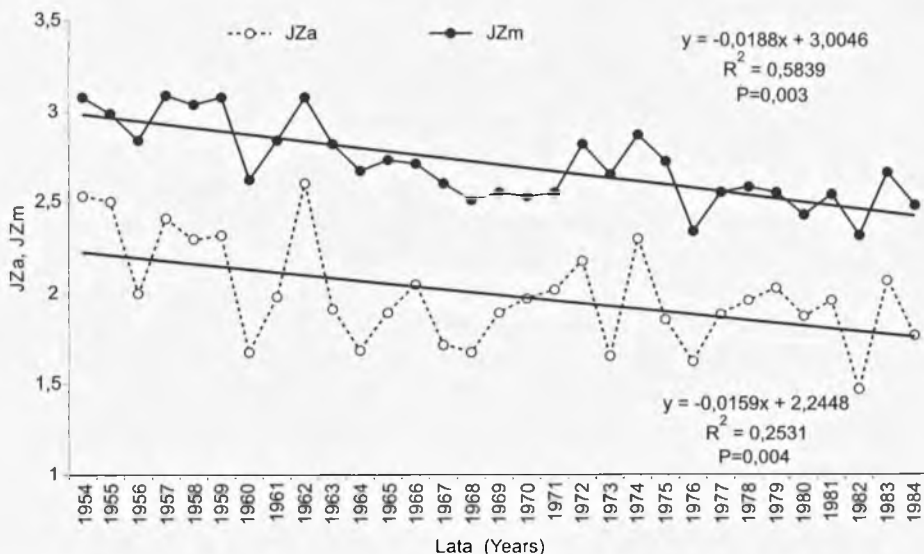


obszaru, ale ogólny bilans i tu był dodatni i wyrównywał spadek liczebności na południowym wschodzie kontynentu. Ogółem przyrost populacji zachodniej określono na 75%, a wschodniej na 15%.

W latach 1994-1995 liczebność populacji wschodnioeuropejskiej oceniono na około 115 000 par. Za jej wzrost liczebny odpowiedzialne są m.in. warunki podczas migracjach i na afrykańskich zimowiskach. Udokumentowano, że intensywność rozwoju roślinności (produkcja pierwotna) pozytywnie koreluje z obfitością szarańczaków – głównego pokarmu bocianów w Afryce. Do oceny produktywności ekosystemów wykorzystano uzyskany ze zdjęć satelitarnych w podczerwieni indeks chlorofilowy (NDVI), świadczący o intensywności rozwoju roślinności (Schaub i in. 2005).

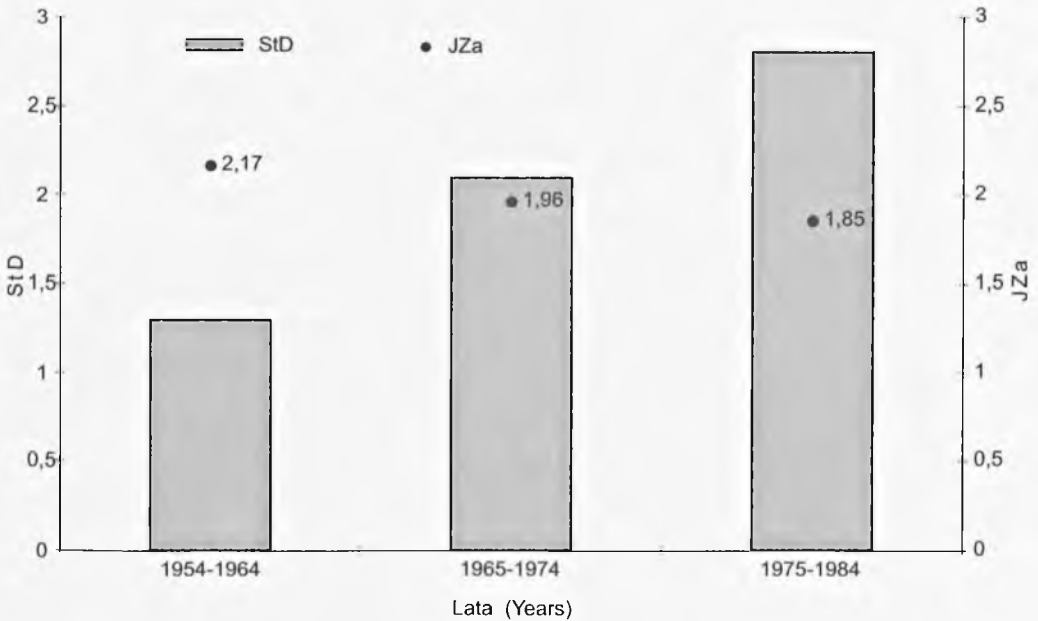
Największy wzrost liczebny bociana w dwudziestoleciu 1974-1994/95 odnotowano w krajach nadbałtyckich, zwłaszcza w Estonii (por. Ryc. 9). Zasiedlanie tego kraju było procesem powolnym i długotrwałym. Rozpoczęło się w roku 1841. W niekorzystnych klimatycznie okresach ptaki czasowo wycofywały się na południe od granicy zasięgu, a w bardziej sprzyjających przemieszczały się na północ. Mimo pulsacji, populacja stopniowo rozprzestrzeniała się i powiększała. Najgwałtowniejszy przyrost miał miejsce w 1962 r., kiedy to przybyło aż 46% nowych stanowisk lęgowych w stosunku do roku poprzedniego, a bociany pojawiły się na obszarach, których wcześniej unikały, m.in. nad zachodnim wybrzeżem Bałtyku oraz na północy kraju. Trzy pary zagnieździły się nawet na wyspie Saaremaa, a jedna na małej wysepce Ruhnu w Zatoce Ryskiej (Veromann 1989, Otts 1999).

Zaskakująco wysokie były wskaźniki reprodukcji par na nowo zasiedlonych obszarach. W ciągu pierwszych 16 lat (lata 1939 i 1954-1968) statystyczna para aż w 12



Ryc. 10. Wieloletnie zmiany wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) bociana białego w Estonii (wg: Veromann 1989).

Fig. 10. Yearly changes in the reproduction indices (JZa, JZm) of the White Stork in Estonia (according to Veromann 1989).



Ryc. 11. Przeciętna liczba odchowanych podlotów przez parę przystępującą do lęgu (JZa) i średnie zagęszczenie populacji (StD) w trzech okresach ekspansji terytorialnej bociana w Estonii (wg: Veromann 1989).

Fig. 11. The average number of raised young per breeding pair (JZa) and the average population density (StD) in the three periods of the White Stork expansion in Estonia (according to Veromann 1989).

sezonach wyprowadzała przeciętnie powyżej 2,7 młodych, a pięciu sezonach nawet więcej niż 3,0 podloty (JZm) (Ryc. 10). W miarę wzrostu zagęszczenia bocianów, w latach następnych tempo reprodukcji – mierzone liczbą odchowanych młodych – nieco osłabło (Ryc. 11). Jest to dość zrozumiałe, bowiem już sam wzrost zagęszczenia może być czynnikiem wystarczającym do obniżenia tempa reprodukcji (Profus 1986, 1992).

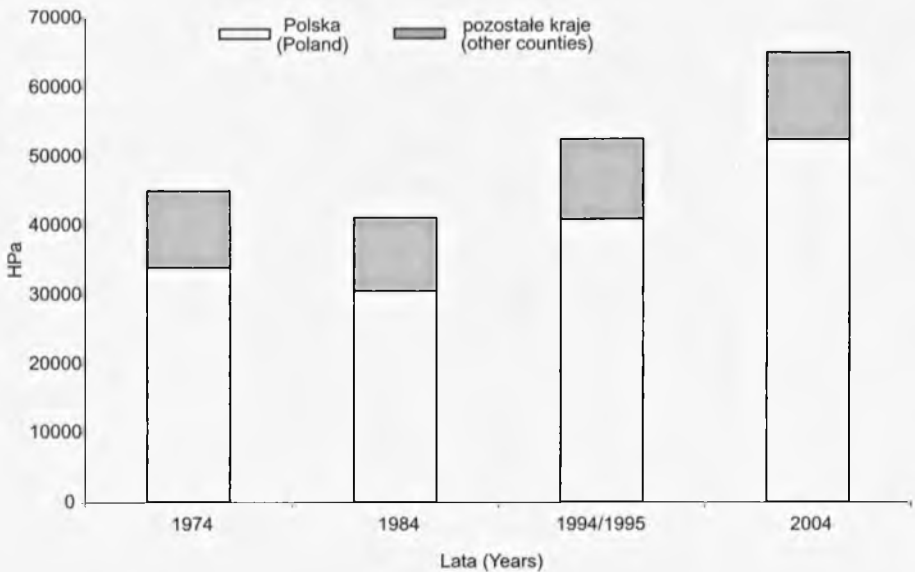
Łotwę zasiedlił bocian biały dopiero w XVIII w. i występował wtedy tylko na południu oraz zachodzie kraju, a Dźwina stanowiła północną granicę zasięgu gatunku. Na początku XIX w. podjął próby kolonizacji północnej i wschodniej części kraju, zakończone sukcesem. Znamienne dla bociana białego jest unikanie większych powierzchni leśnych. W latach 1930-1980 obszar zalesiony na Łotwie wzrósł z 27% do 41%. Była to jedna z przyczyn wycofywania się w tym okresie bociana białego, zwłaszcza z zachodniej części kraju (Janauš i Stipniece 1989).

Od tych danych odbiegają wyniki z rosyjskiego obwodu kaliningradzkiego, w którym w 1934 r. wykazano około 7900 par (por. Profus 1992), a w latach 1985-1994 od 1144 do 1270 par, a zatem 6-7 razy mniej (Grišanov 1990, Schulz 1998). Zaistniały spadek liczebny Grišanov (1990) tłumaczy brakiem możliwości zakładania gniazd z powodu likwidacji wsi po II wojnie światowej. Jeszcze w końcu XIX w. na tym terenie było 2500 wsi i co najmniej 1000 dużych, pojedynczych gospodarstw, podczas gdy obecnie

istnieje tam jedynie 1126 miejscowości. Ponadto znaczna liczba bocianów zginęła tu w trakcie działań wojennych wiosną 1945 r. (Schüz i Profus 1983). Przyczyn niskiej liczebności nie można upatrywać w niedostatecznych zasobach pokarmu. O obecności obfitych żerowisk na tym obszarze może świadczyć fakt, iż większość największych kolonii bociana w Polsce (np. w Klejnowie, Żywkowie, Szczurkowie, Dujach, Bajorach) zlokalizowana jest blisko granicy z obwodem kaliningradzkim (Peterson i in. 1999), a część pokarmu nasze ptaki zdobywają za granicą naszego państwa.

Na Ukrainie, w ciągu ostatnich 40 lat, wschodnia geograficzna granica zasięgu bociana przesunęła się o około 200 km na wschód, lecz obecnie proces ten uległ pewnemu zahamowaniu. Blisko tej granicy zauważono, że nowych par przybywa zwykle skokowo co 7 lat, np. pod Charkowem w latach 1973, 1980 i 1987 pojawiło się odpowiednio 4, 11 i 10 nowych gniazd. Utrwalenie się stałej populacji na nowo zasiedlonych terenach jest wyraźnie uzależnione od pozytywnej relacji człowieka do tego ptaka. Aktualna wschodnia geograficzna granica zasięgu bociana białego przebiega przez następujące obwody: Lugansk, Donieck, Zaporozże oraz północno-wschodnią część Krymu (Grishchenko 1999).

W ośmiu krajach środkowej Europy (Holandia, Niemcy, Polska, Czechy, Słowacja, Węgry, Austria i Szwajcaria) i Danii w 1974 r. odnotowano łącznie około 45 000 gniazd z parami ptaków. Najbardziej stabilna wydaje się być populacja bociana w Polsce, w latach 1974-2004 stanowiąca 74,0-80,7% populacji środkowoeuropejskiej (Ryc. 12).



Ryc. 12. Zmiany liczebności populacji bociana białego (HPa) w Polsce i w innych krajach środkowej Europy (Niemcy, Dania, Słowacja, Węgry, Austria, Szwajcaria, Czechy) w latach 1974-2004.

Fig. 12. Changes in the White Stork population (HPa) in Central Europe (Germany, Denmark, Slovakia, Hungary, Austria, Switzerland, Czech Republic) and Poland in 1974-2004.

Na Słowacji i na Węgrzech populacje są ustabilizowane, choć niezbyt liczne. Bociany z dużej kolonii w lesie łągowym koło Marchegg w Austrii (około 100 gniazd – ponad 1/4 stanu populacji austriackiej) korzystają głównie z żerowisk słowackich, znajdujących się na przeciwnym brzegu Dunaju. Wydaje się, że tylko dzięki temu kolonia ta może się utrzymywać (Eichelmann 1999).

W Republice Czeskiej rejestrowane są niewielkie wahania stanu liczebnego, co należy wiązać ze stosunkowo niewysokim zagęszczeniem populacji (średnie  $StD < 2,0$  par/100 km<sup>2</sup>), dobrym stanem żerowisk i stopniowym zasiedlaniem terenów wyżej położonych – zjawiskiem rejestrowanym również na obszarach sąsiadujących: w Saksonii, na Przedgórzu Sudeckim i w Karpatach (Štollmann 1988, Wuczyński 1997, Bäßler i in. 2000, Profus i Cichocki 2002, Tryjanowski i in. 2005d).

### 3. Metapopulacje

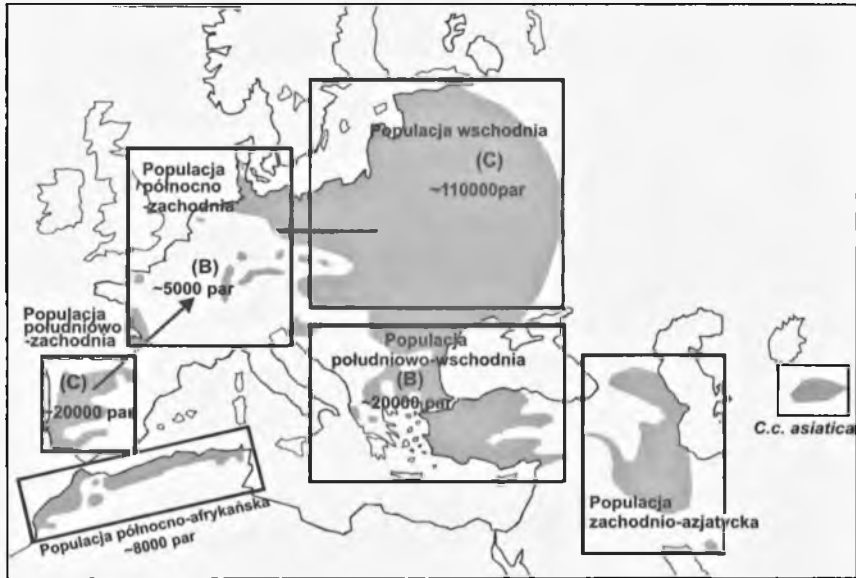
Wraz z postępującą fragmentacją siedlisk, pierwotny ciągły zasięg geograficzny wielu gatunków ulega rozbiciu na mniej lub więcej lokalnych populacji. Gatunki o niewielkiej ruchliwości osobników, w nowej sytuacji tworzą wiele mniejszych, izolowanych populacji lokalnych o dużym prawdopodobieństwie zaniku (Solarz 2002, Łomnicki 2003). Gatunki o bardziej ruchliwych osobnikach mogą przetrwać w metapopulacjach.

Na podstawie znajomości trendów zmian liczebnych w różnych częściach arealu łągowego bociana białego i czynników powodujących te zmiany, podjęto próbę wydzielenia kilku „regionalnych populacji” w sensie subpopulacji w koncepcji metapopulacji (Hanski i Gilpin 1997, Hanski 1999, Schulz 1999). Pod pojęciem metapopulacji rozumie się tu grupę lokalnych lub regionalnych subpopulacji oddziałujących wzajemnie na siebie dzięki przemieszczaniu się osobników pomiędzy nimi. Najważniejszymi i najbardziej stabilnymi „regionalnymi populacjami” względnie subpopulacjami są te, w obrębie których rejestruje się najwyższe zagęszczenia na dużych powierzchniach i największe przyrosty liczebne (populacje typu „źródło”). W latach 1994 i 1995 cechy takie wykazywały dwie populacje centralne: „południowo-zachodnia” z około 20 000 par bocianów w Hiszpanii i Portugalii oraz pięciokrotnie liczniejsza „wschodnioeuropejska”, zasiedlająca Polskę, Ukrainę, Białoruś i kraje bałtyckie (Ryc. 13).

W pozostałych częściach zasięgu gatunek tworzy populacje typu „ujście”. Znacznie uboższa pod względem liczebnym jest „północno-zachodnia populacja brzeżna”, do której można zaliczyć bociany łągowe Niemiec, Danii, Holandii, Austrii, Szwajcarii i Francji (łącznie około 5500 par, w tym co najmniej 600 par uzależnionych od stałego dokarmiania przez człowieka). Ptaki lęgą się tu w większym rozproszeniu, rzadko osiągając zagęszczenie wyższe niż 10 par/100 km<sup>2</sup>. Populacja ta jest obecnie zasilana przez obie populacje centralne.

„Południowo-wschodnia populacja brzeżna” obejmuje łągowiska bocianów krajów bałkańskich oraz Grecji i Turcji, a podstawą do jej wydzielenia były: zmniejszająca się liczebność tych ptaków i mniejsza stabilność niż w populacjach centralnych.

Pozostałe populacje brzeżne: „zachodnioazjatycka”, „północnoafrykańska” (państw Magrebu) i podgatunku *Ciconia c. asiatica* wykazują tendencję do zaniku.



Ryc. 13 Wydzielenie „populacji regionalnych” bociana białego (wg: Schulz 1999) oraz ich przybliżony stan liczebny w latach 1994-1995. Populacje te, w sensie subpopulacji teorii metapopulacji, wyróżniono w oparciu o znajomość trendów zmian liczebnych, kierunek zasilania oraz izolację geograficzną. (B) - populacja brzeżna, (C) - populacja centralna. Strzałki wskazują kierunek zasilania.

Fig. 13. Identification of „regional populations” of the White Stork (according to Schulz 1999) and their numbers in the years 1994-1995. These populations, subpopulations in the concept of metapopulation theory, were distinguished on the basis of numerical trends, directions of immigration and geographical isolation. (B) - peripheral population, (C) - core population. Arrows indicate direction of immigration.

„Populacje brzeżne”, bytujące na skraju zasięgu geograficznego, są bardziej narażone na wpływy niekorzystnych czynników (pogorszenie stanu żerowisk, wpływ klimatu). Osobniki z tych populacji wydają się być bardziej wrażliwe na pogarszające się warunki na lęgowiskach, zimowiskach i podczas migracji, oraz wyraźniej reagują na wszelkie negatywne zmiany niż ptaki z „populacji centralnych”.

„Populacje centralne” uznawane są z kolei za ważne „rezerwuary”, w których istnieje nadprodukcja podlotów; ich nadmiar może w przyszłości zasilić „populacje brzeżne” pod warunkiem, iż po okresie liczebnego regresu nastąpi w zajmowanym przez nie obszarze zdecydowana poprawa warunków siedliskowych i troficznych (Schulz 1999, Schimkat 2004) (por. Ryc. 13).

Istnienie metapopulacji jest możliwe, gdy tempo rekolonizacji jest większe lub co najmniej równe szybkości zanikania subpopulacji. Zniszczenie odpowiednich siedlisk bociana białego na dużych obszarach w obrębie „populacji centralnych” mogłoby zatem prowadzić do nieodwracalnych zmian, również w populacjach brzeżnych.

Należy zaznaczyć, że przestrzenne wydzielenie populacji centralnych i brzeżnych dotyczy jedynie sezonu rozrodu obejmującego okres 5 miesięcy. Przez pozostałą część roku bociany migrują i przebywają na zimowiskach, tworząc zgrupowania prawdopodobnie niezależne od ich przynależności do poszczególnych metapopulacji.

## IV. Materiał i metodyka badań

### 1. Obszar i okres badań

Badania prowadzono w latach 1990-2004 na Górnym Śląsku, Śląsku Cieszyńskim oraz w Karpatach: na Podhalu i terenach sąsiadujących (Orawa, Spisz, Gorce, Pieniny), w Bieszczadach Zachodnich i w Górach Sanocko-Turczańskich. Materiały zebrano również w centrum zasięgu geograficznego gatunku – na Ziemi Kętrzyńskiej (Mazury), głównie w latach 1990 i 1995 (Ryc. 14). Część wyników badań została już opublikowa-



Ryc. 14. Powierzchnie badawcze, na których kontrolowano stan populacji bociana białego. B – Bieszczady Zachodnie i Góry Sanocko-Turczańskie, GŚ – Górny Śląsk, ŚC – Śląsk Cieszyński, K – powiat kętrzyński, P – Podhale i tereny sąsiednie (Orawa, Spisz, Gorce i Pieniny).

Fig. 14. Study areas for White Stork population censusing. Explanations for abbreviations: B - Bieszczady Zachodnie Mts and Góry Sanocko-Turczańskie Mts., GŚ - Upper Silesia, ŚC - Cieszyn Silesia, K - district of Kętrzyn, P - Podhale, Orawa, Spisz, Gorce Mts and Pieniny Mts.

na w pracach szczegółowych (Profus 1991, 1992, 1993a, b, 1994 a, Peterson i in. 1999, Ćwikowski i Profus 2000, Profus i Chromik 2001, Profus i Cichocki 2002, Profus i in. 2004, Budzyń i Profus 2005, Tryjanowski i in. 2005c, d); dalsze znajdują się w druku (Profus 2006a, b, c, Chernetsov i in.).

Corocznie odwiedzano wszystkie miejscowości zlokalizowane na powierzchniach próbnych w celu kontroli gniazd. Rejestrowano końcowy efekt rozrodu, straty w lęgach i ich przyczyny, terminy przylotów i pierwszych wylotów młodych. Informacje odnośnie do takich szczegółów biologii gatunku, jak: częstość i stopień intensywności walk o gniazdo, liczba wyrzuconych jaj i padłych piskląt, przyczyny śmierci ptaków itp. starano się uzyskać na drodze wywiadu.

Kontrole zawartości gniazd, w celu ustalenia sukcesu rozrodczego, prowadzono głównie w okolicach Strzelec Opolskich, Pszczyny i Gliwic. Gniazda odwiedzano najczęściej trzy- lub czterokrotnie w sezonie. Pierwszy raz było to zwykle w drugiej połowie okresu inkubacji, gdy istniała pewność, że zniesienie jest pełne, a po dokonaniu pomiarów jaj wysiadujący je ptak szybko powróci do gniazda. Ponowne kontrole miały miejsce wkrótce po wykluciu się piskląt oraz w okresie obrączkowania podlotów. Ostateczną liczbę młodych osiągających zdolność do lotu ustalano licząc je z ziemi.

## 2. Analizowane wskaźniki demograficzne

Zakres i sposób zbierania materiałów w terenie oparto na wieloletnich doświadczeniach metodycznych Schüza (1952) oraz na pracach Profusa (1986, 1991), Mrugasiewicza (1971) i Jakubca (1985).

Od ponad półwiecza (por. Schüz 1952) w badaniach bocianów stosowane są stałe symbole opisujące jednoznacznie stan i parametry populacji. Poniżej podano te z nich, których użyto w niniejszej pracy.

Do oceny liczebności par i sposobu zasiedlenia gniazd zastosowano następujące oznaczenia:

HPa – pary zajmujące gniazda co najmniej 4 tygodnie pomiędzy 14.04 a 15.06;

HPm – pary z lotnymi młodymi; HPm 1 ... HPm 5 – pary z określoną liczbą podlotów;

HPo – pary bez lotnych młodych;

HPo(m) – pary z młodymi, które zginęły przed wylotem z gniazda;

HPo(g) – pary ze zniesieniami, z których nie wykuły się młode;

HPo(o) – pary bez zniesień;

HPo x – pary, o których nie wiadomo, czy miały zniesienia lub pisklęta;

HPx – pary o nie znanym efekcie lęgu;

HE – gniazda zajmowane przez jednego bociana;

HB – gniazda zajmowane przez 1-4 tygodnie lub nieregularnie przez jednego (HB1) lub dwa (HB2) bociany.

Do oznaczenia reprodukcji konieczna jest znajomość dalszych parametrów:

JZG – suma piskląt we wszystkich gniazdach;

JZa – średnia liczba piskląt wyprowadzana przez statystyczną parę z gniazdem;

JZm – średnia liczba piskląt wyprowadzana przez statystyczną parę z młodymi.

Zagęszczenie wyrażone liczbą par (HPa) w przeliczeniu na 100 km<sup>2</sup> powierzchni ogólnej oznaczono symbolem StD.

Szczegółowe badania nad biologią rozrodu bociana białego narzuciły konieczność sprecyzowania, uporządkowania i ujednolicenia niektórych pojęć (Profus 1986, 1991), które opisane są przez następujące symbole:

HPg – liczba par z pełnymi zniesieniami;

EZ – średnia wielkość zniesienia;

EZm – średnie zniesienie pary z udanym lęgiem;

SJG – suma wyklutych piskląt;

SE – frakcja wyklutych piskląt;

BE – efektywność lęgów (sukces lęgowy);

EV – suma jaj, z których nie wylęły się młode;

JV – suma padłych młodych od wyklucia się do pierwszego wylotu z gniazda;

V – suma strat w lęgach (EV + JV);

JZs – średnia liczba wyklutych piskląt na parę ze zniesieniem;

JZg – średnia liczba wyprowadzanych młodych na parę ze zniesieniem.

### 3. Terminy rozpoczynania lęgów, inkubacja i rozmiary jaj

Stopień rozwoju jaj ustalano zanurzając je w naczyniu z wodą o temperaturze pokojowej i obserwując ich zachowanie. Zależnie od wieku zarodka, jajo tonie lub unosi się na powierzchni wody, przyjmując przy tym pewne charakterystyczne pozycje. Różne ułożenie jaja w wodzie wynika ze zmniejszenia jego ciężaru właściwego oraz zmiany wielkości i kształtu komory powietrznej podczas wysiadywania (Profus 1986, 1991). W celu zwiększenia dokładności oceny stopnia załężenia, testowano wszystkie jaja danego zniesienia. Wyniki prób pozwoliły na ustalenie – z dokładnością do 4-6 dni – daty złożenia pierwszego i kolejnych jaj. Tego typu kontrole w drugiej połowie inkubacji pozwalają na dość dokładne przewidzenie terminu wylęgu młodych. Terminy składania jaj można także obliczyć odejmując 31 dni od daty wyklucia się piskląt.

Do obliczenia wewnętrznej objętości jaj bociana białego (struktury koloidalnej) wykorzystano wzór, wypracowany empirycznie specjalnie dla tego gatunku przez Boguckiego i Ożgo (1999):

$$EV_{B\&O} = 1,1203 + 0,4820 D^2 L$$

w którym  $EV_{B\&O}$  jest wewnętrzną objętością jaja (mm<sup>3</sup>), D – średnicą (mm), L – długością jaja (mm). Według tych autorów, liniowe równanie regresji opisujące tę korelację pozwala na obliczenie objętości jaja z dokładnością około 3,1%.

W celu obliczenia objętości całkowitej jaja (zawartość płynna + skorupka z błonami pergaminowymi) wzór ten, Profus i in. (2004) zmodyfikowali następująco:

$$EV_{call.} = 1,1203 + 0,4820 (D + 1,1)^2 \times (L + 1,1)$$



gdzie 1,1 oznacza podwójną grubość skorupki jaja z przylegającymi do niej błonami (2 x 0,55 mm). Uzyskane wartości dzielono przez 1000, aby otrzymać wynik w centymetrach sześciennych.

Masę świeżo zniesionego jaja obliczono korzystając ze wzoru:

$$EW_{fr} = 1,1203 + 0,4820 (D + 1,1)^2 \times (L + 1,1) \times (1,074)$$

w którym 1,074 oznacza ciężar właściwy świeżo zniesionego jaja (w g/cm<sup>3</sup>).

Masę jaja przed wykluciem się pisklęcia opisuje wzór:

$$EW_{inc} = 1,1203 + 0,4820 (D + 1,1)^2 \times (L + 1,1) \times (0,926)$$

w którym 0,926 oznacza ciężar właściwy jaja tuż przed wykluciem pisklęcia (w g/cm<sup>3</sup>).

Za jednostkę czasu, do której odnoszono zebrane informacje o biologii i rozrodzie, przyjęto okres jednej lub dwóch pentad, zgodnie z propozycją Bertholda (1973).

#### 4. Dyspersja natalna

Materiał do analizy dyspersji zebrano na Górnym Śląsku i w sąsiadujących z nim okolicach Ostrowa Wielkopolskiego, na powierzchni około 11 000 km<sup>2</sup>. W tym celu, w latach 1980-2004 starano się odszukać wszystkie bociany z obrączkami, uczestniczące w rozrodzie.

Do analizy dyspersji wykorzystano łącznie 73 osobniki (w tym 50 z Górnego Śląska). Celem uniknięcia pseudoreplikacji, przedmiotem dalszych rozważań były jedynie ptaki stwierdzone po raz pierwszy na lęgowisku. Każdy osobnik pochodził z innego gniazda, a w analizowanym zgrupowaniu reprezentowany był tylko jeden raz. W 59 przypadkach znana była wielkość lęgu w gnieździe, w którym się wykluł (Chernetsov i in., w druku).

Na podstawie zachowań godowych (kopulacji) rozpoznano płeć 44 osobników, w tym 26 z Górnego Śląska. W analizach uwzględniono dodatkowo 5 osobników oznakowanych przed 1980 r.

Do analizy statystycznej danych zastosowano wzory zaczerpnięte z opracowań: Fowlera i in. (1998) i Zara (1999). Do obliczenia niektórych charakterystyk populacji lub testów wykorzystano programy komputerowe Excel 7,0 i Statistica.

#### 5. Skład i wartość energetyczna pokarmu

Skład pokarmu bociana ustalono w oparciu o znalezione w gniazdach zwierzęta i ich szczątki (np. łuski ryb, kości gardzielowe). Zbierano również całe ofiary lub ich resztki pod gniazdami, gdzie spadły w czasie karmienia młodych. Jako uzupełniającą metodę stosowano masowanie szyi świeżo nakarmionych młodych, aby doprowadzić do zwrócenia pokarmu. Wszystkie zwierzęta – oprócz dżdżownic – oznaczano do gatunku i ważono.

Część wyników pochodzi z obserwacji wizualnych, przeprowadzonych przy pomocy lunety (20-40 x 72). Starano się oszacować długość i masę ciała ofiar, co dotyczyło głównie ryb. Przydatna była przy tym relacja pomiędzy długością dzioba bociana a długością ryby. Znając gatunek i długość ciała ryby możliwe było przybliżone oszacowanie jej masy (por. Brylińska 2000). Jeżeli ptaki wydobywały karpie ze stawów rybnych, często ustalano ich masę odławiając ryby w okolicznych stawach, w poszczególnych akwenach przebywały bowiem osobniki w jednym wieku i o podobnej wielkości. Masę ciała zwierząt, których ciężaru nie udało się w czasie niniejszych badań ustalić (np. świeżo urodzonych zajęcy i normików) zaczerpnięto z literatury (Glutz von Blotzheim i Bauer 1980). Masy początkowej dżdżownic nie dało się ustalić, gdyż część z nich była już nadtrawiona.

Oceny różnorodności składu pokarmu dokonano korzystając z wzoru Shannona-Weavera (Magurran 1989):

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i,$$

gdzie  $H'$  – wskaźnik różnorodności,  $S$  – łączna liczba gatunków zwierząt w pokarmie,  $p_i$  – frakcja osobników  $i$ -tego gatunku.

Do oceny podobieństwa diety bociana białego z dietą bociana czarnego *Ciconia nigra* wykorzystane zostały wskaźniki podobieństwa Sørensen i Renkonena (Mühlenberg 1988, Magurran 1989):

$$C_s = 2j/(a+b)$$

gdzie  $C_s$  – wskaźnik podobieństwa jakościowego Sørensen,  $j$  – liczba gatunków wspólna dla obu zbiorów,  $a$  – liczba gatunków w pokarmie 1. gatunku,  $b$  – liczba gatunków w pokarmie 2. gatunku;

oraz

$$Re(\%) = \sum_{i=1}^s \min D_{A,B},$$

gdzie  $Re$  – wskaźnik podobieństwa ilościowego Renkonena,  $s$  – liczba wspólnych gatunków w pokarmie,  $\min D_{A,B}$  – suma niższych wartości dominacji poszczególnych gatunków obu porównywanych zbiorów.

W celu oceny wartości energetycznej niektórych gatunków zwierząt będących pokarmem bociana, spalano je w bombie kalorymetrycznej. Spośród ryb były to: piskorz *Misgurnus fossilis*, szczupak *Esox lucius*, płoć *Rutilus rutilus*, karaś *Carassius carassius*, kielb *Gobio gobio*, pstrąg potokowy *Salmo trutta* m. *fario* i pstrąg tęczowy *Oncorhynchus mykiss*; z płazów: kijanki żaby trawnej *Rana temporaria* i grzebiuszki ziemnej *Pelobates fuscus*. Określono również wartość energetyczną biomasy minoga ukraińskiego *Eudontomyzon mariae* oraz turkucia podjadka *Gryllotalpa gryllotalpa* (R. Czuchnowski, P. Profus – mat. niepubl.).



## V. Wyniki

### 1. Stan i dynamika populacji bociana białego w Polsce

#### 1.1. Rozmieszczenie, liczebność i zagęszczenie

Obecnie bocian biały jest rozpowszechniony na niżej i terenach podgórskich całego kraju. Nie gnieździ się on jedynie w wyższych partiach Karpat, Sudetów i Gór Świętokrzyskich. Unika też rozległych i zwartych kompleksów leśnych, jak Puszcze: Augustowska, Białowieska, Notecka oraz Bory Tucholskie i Dolnośląskie, zakłada jednak gniazda w gospodarstwach na dużych śródleśnych polanach. Zmiany liczebności w wybranych regionach kraju w latach 1934-2004 zestawiono w tabeli 2.

W dość korzystnych dla tego gatunku latach 1995 i 2004, stan liczebny bociana białego w Polsce oszacowano odpowiednio na: 40 900 i 52 500 par, przy czym ich rozmieszczenie było nierównomierne (Jakubiec i Guziak 1998, Guziak i Jakubiec 1999, w druku). W 1995 r. najliczniej i w najwyższych zagęszczeniach (20-45 par/100 km<sup>2</sup>) bocian gnieździł się na północnym wschodzie kraju: na Warmii, Mazurach i Suwalszczyźnie oraz na Podlasiu, wschodnich rubieżach Lubelszczyzny, Mazowsza i Małopolski. Obszar ten, z przylegającymi terenami Litwy, Łotwy i zachodniej Białorusi, stanowi centrum arealu geograficznego tego gatunku.

Gradient zasiedlenia maleje z północnego wschodu na południe i południowy zachód, a najniższe zagęszczenia spotyka się na terenach podgórskich, na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej oraz miejscami na Wysoczyźnie Piotrkowskiej i Pomorzu Zachodnim (Tomiałojć i Stawarczyk 2003). Zagęszczenie gniazd bociana jest wyraźnie większe w dolinach dużych rzek, takich jak: Wisła, Biebrza, Narew, Bug, San, Pilica, Bzura, Odra, Warta i Noteć.

Obszar na wschód od Wisły i Sanu, obejmujący 1/3 powierzchni Polski, zasiedlało w 1995 r. około 59% krajowej populacji (24 000 par) w średnim zagęszczeniu 22,9 par/100 km<sup>2</sup>; w pozostałej części kraju na każde 100 km<sup>2</sup> przypadało średnio 8,1 pary (Profus, 2006a). Po okresie stopniowego spadku z 33 900 par w 1974 r. do 30 500 par w 1984 r., sytuacja bociana poprawiła się (Jakubiec i in. 1986, Profus i in. 1989, Jakubiec i Guziak 1998).

Na obszarze obejmującym Warmię, Mazury i zachodnią Suwalszczyznę, po latach zmniejszenia się liczebności (lata 1974 i 1984: 7600 i 7000 par) gatunek odbudował swój stan osiągając w 1995 r. 8200-8600 par, a więc niemal tyle samo co w 1934 r. (8700 par; Profus, 2006a). Precyzyjniejsze wyniki istnieją dla Ziemi Kętrzyńskiej, na której w latach 1974, 1985 i 1995 odnotowano odpowiednio 503, 392 oraz 512 par, przy czym połowa z nich gnieździła się w koloniach liczących od 5-25 par (Peterson i in. 1999). W 1931 r. na tym samym obszarze bytowało około 370 par (Profus, 2006a). Jednorazowy cenzus na północnej Warmii w 1994 r. ujawnił obecność 970 par gnieźdzących się w średnim zagęszczeniu 52 par/100 km<sup>2</sup>, a w pasie przygranicznym lokalnie nawet do 100 par/100 km<sup>2</sup> (Cenian i Sikora 1995). Ocena regionalna na Nizinie Północnopodlaskiej wykazała obecność 4917 par, przeciętnie 30 par na każde 100 km<sup>2</sup>, choć lokalnie w dolinach Nurca i Narwi rejestrowano zagęszczenia niemal trzykrotnie wyższe.

W tym rejonie, na Polanie Białowieskiej stwierdzono najwyższe w kraju zagęszczenie 19,4 par/10 km<sup>2</sup> (Pugacewicz 2000).

Na Lubelszczyźnie wykazano obecność około 3750 par, które najgęściej (średnio 29,1 par/100 km<sup>2</sup>) zasiedlały Ziemię Chełmską, lecz lokalnie w gminach nadbużańskich rejestrowano nawet 77 par/100 km<sup>2</sup> (Piotrowska 1997).

Liczebność na obszarze Wielkopolski (38 000 km<sup>2</sup>) oscylowała między około 2800 (1984 r.) a 3000 par (1994 r.), a lokalne spadki liczebne na jednych obszarach były rekompensowane wzrostami na innych. W 2004 r. na obszarze obecnego województwa wielkopolskiego, obejmującego obszar 29825 km<sup>2</sup>, stan populacji oceniono na 3125 par (Ptaszyk 2006). Za przykład sytuacji w tym regionie może posłużyć Ziemia Leszczyńska, na której z 368 par w 1974 r. odnotowano spadek liczby par do 243 (1988 r.), a później systematyczny wzrost do 336 par (Kuźniak 1995).

Na Śląsku, stan w 1995 r. oszacowano na około 2350 par, podczas gdy wcześniejsze inwentaryzacje wykazały około 1500 (1934), 1900 (1974 r.) i 2150 par (1984 r.; Profus 2006a). Na Dolnym Śląsku, szczególnie silny przyrost liczebności miał miejsce do 1995 r. na terenach wyżynnych i w dolinach górskich, np. w latach 1974-1995 liczebność w Wałbrzyskiem wzrosła z 44 do 102 par (Wuczyński 1997). Również na wielu obszarach nizinnych doszło w tym okresie do dogęszczenia stanowisk lęgowych.

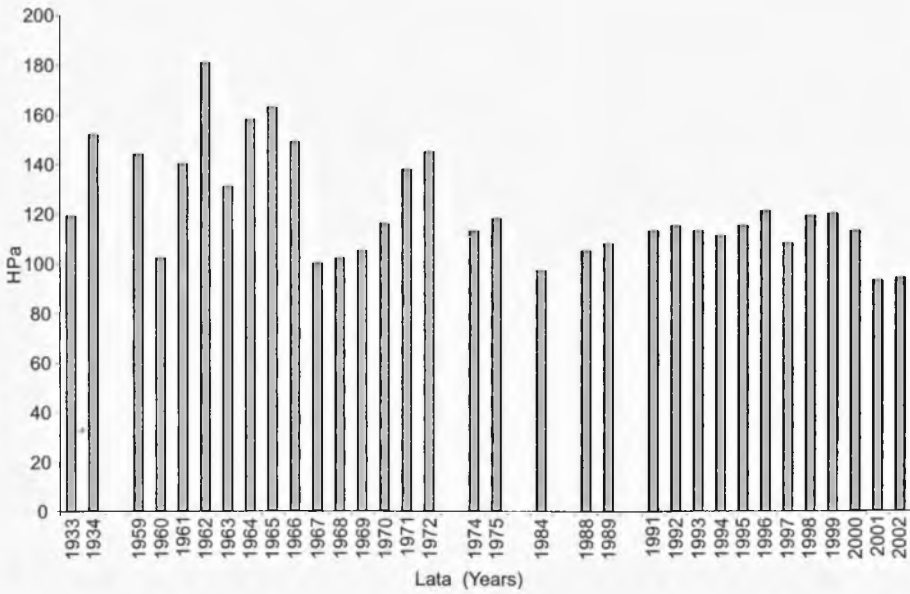
Jednym z ważniejszych obszarów występowania bociana jest dolina Baryczy. Tu jednak, w siedliskach uważanych za optymalne, zaistniała sytuacja przeciwna: w latach 1988-2002 wykazywano od 94 do 121 par (średnio 111 par), lecz wcześniej (lata 1959-1968) gnieździło się tu corocznie 99-181 par (średnio 137 par) (Mrugasiewicz 1972, Jakubiec i in. 1994, Witkowski i Orłowska 2002) (Ryc. 15-17).

W ostatnim ćwierćwieczu XX w. liczebność bociana w województwach dolnośląskim i opolskim zmieniała się w niewielkim zakresie, ze szczytem liczebności w połowie lat 90. ubiegłego wieku. W porównaniu z wynikami z 1995 r., w 2004 r. na Dolnym Śląsku zanotowano spadek liczby par lęgowych prawie o 20% (Wuczyński 2006), a na sąsiedniej Opolszczyźnie w tym samym czasie o 16% (Profus 2006b) (Tab. 2).

Również na Górnym Śląsku, po wieloletniej stabilizacji (Profus i Mielczarek 1981, Profus i Chromik 2001), odnotowano w latach 1995-2004 zanik stanowisk lęgowych, np. w Rybnickim Okręgu Węglowym (Ryc. 18-20) oraz na Ziemi Pszczyńskiej (Ryc. 21-23). Najobfitszym lęgowiskiem tego gatunku na Górnym Śląsku pozostaje Dolina Górnej Wisły z zagęszczeniami lokalnymi dochodzącymi do 24 par/100 km<sup>2</sup>. Wyraźnie niższe zagęszczenia (do 19,3 par/100 km<sup>2</sup>) rejestrowano w górnym biegu Odry (Profus 2006b, c).

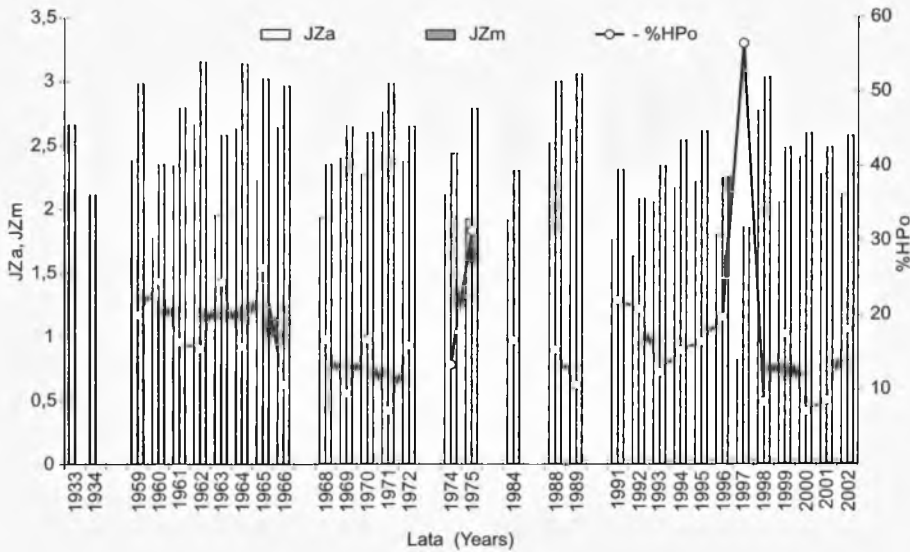
Dobrze poznana jest liczebność bociana i jej zmiany w Małopolsce. W obecnych granicach województwa małopolskiego policzono w 2004 r. 829 par, podczas gdy w latach 1984 i 1995 odpowiednio 590 i 628 par (Mielczarek 2006). Największy względny przyrost odnotowano tu na Podhalu, Orawie i Spiszu, które są stopniowo zasiedlane od 1931 r. (Profus i Cichocki 2002, Tryjanowski i in. 2005d) (Tab. 2).

Gnieźdzący się zwykle pojedynczymi parami bocian biały, w miejscach szczególnie obfitujących w pokarm tworzy skupienia liczące 10-47 zajętych gniazd (Profus 1992, 1994a, Cenian i Sikora 1995, Peterson i in. 1999, Pugacewicz 2000, Jakubiec 2004).



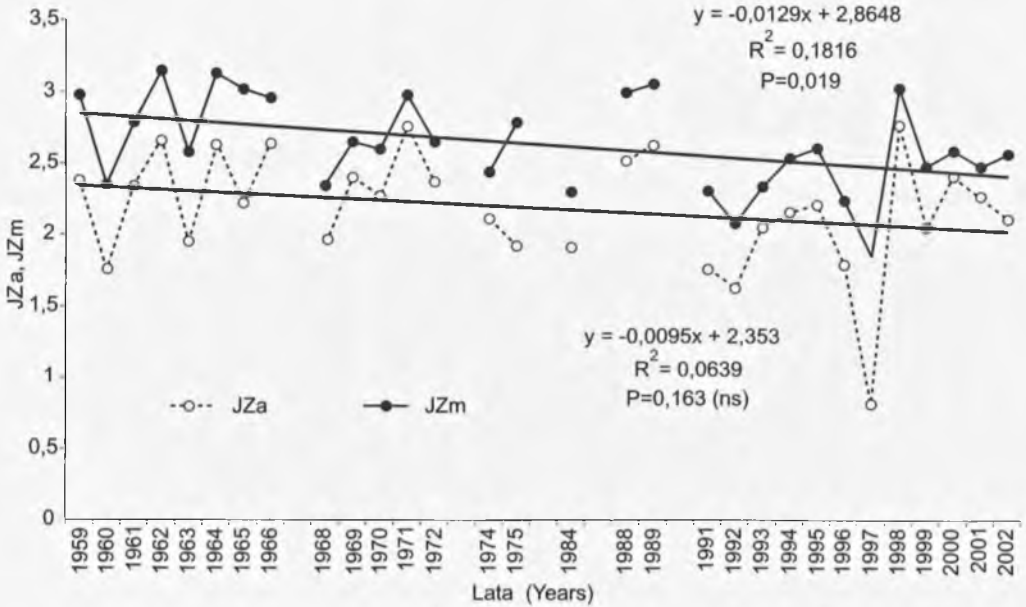
Ryc. 15. Zmiany liczebności populacji bociana białego w b. powiecie Milicz (wg: Profus 2006a, za: Brinkmann 1935, Mrugasiewicz 1972, 1985 i niepubl., Jakubiec i in. 1994, Witkowski i Orłowska 2002).

Fig. 15. Changes in the White Stork population in the former district of Milicz in the years 1933-2002 (according to Profus 2006a, after Brinkmann 1935; Mrugasiewicz 1972, 1985 and unpubl., Jakubiec et al. 1994; Witkowski, Orłowska 2002).



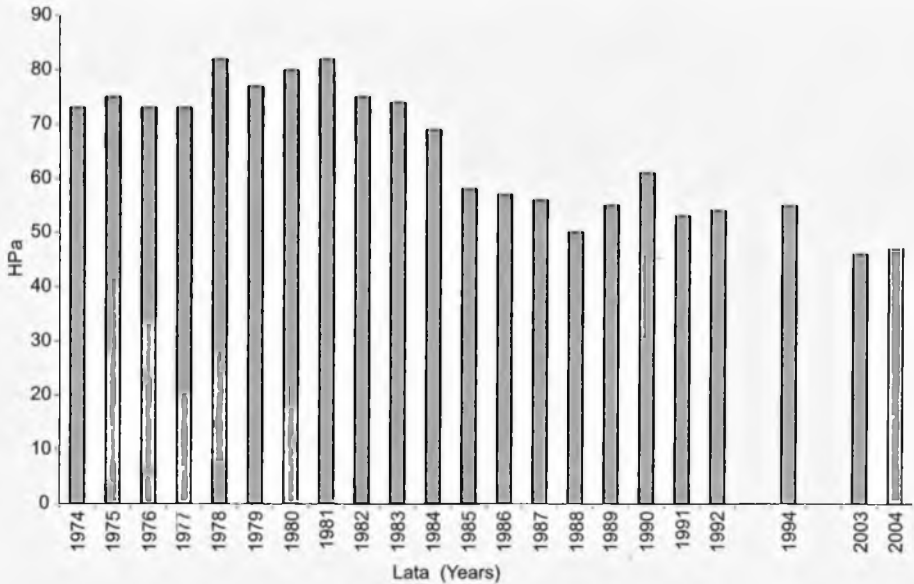
Ryc. 16. Wieloletnie zmiany wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) i udział par bez młodych (%HPo) bociana białego w b. powiecie Milicz (wg: Profus 2006a, za: Brinkmann 1935, Mrugasiewicz 1972, 1985 i niepubl., Jakubiec i in. 1994, Witkowski i Orłowska 2002).

Fig. 16. Reproduction indices (JZa, JZm) and the percentage share of pairs without young (%HPo) of White Stork in the former district of Milicz (according to Profus 2006a, after Brinkmann 1935; Mrugasiewicz 1972, 1985 and unpubl. data; Jakubiec et al. 1994; Witkowski, Orłowska 2002).



Ryc. 17. Kierunek zmian wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) bociana białego w b. powiecie Milicz (wg: Profus 2006a, za Brinkmann 1935, Mrugasiewicz 1972, 1985. i niepubl., Jakubiec i in. 1994, Witkowski i Orłowska 2002).

Fig. 17. Reproduction indices (JZa, JZm) of White Stork in the former district of Milicz (according to Profus 2006a, after Brinkmann 1935; Mrugasiewicz 1972, 1985 and unpubl. data; Jakubiec et al. 1994; Witkowski, Orłowska 2002).



Ryc. 18. Zmiany liczebności populacji bociana białego (HPa) w Rybnickim Okręgu Węglowym (wg: Profus i Mielczarek 1981, Profus i in. 1985, Krotoski 1997, K. Henel, R. Kruszyk, P. Profus – mat. niepubl.).

Fig. 18. Changes in the White Stork population (HPa) in the Rybnick Coal Region (according to Profus, Mielczarek 1981; Profus et al. 1985; Krotoski 1997, K. Henel, R. Kruszyk, P. Profus - unpubl. data).

W przeszłości kolonie te były okresowo znacznie większe, np. we wsi Lutostań nad Narwią w latach 1930. policzono 126 gniazd, podczas gdy w r. 1987 pozostało ich tam jedynie 10 (Profus 1992).

## 1.2. Ekspansja i zasiedlanie Karpat – przebieg i mechanizmy

Interesującym zagadnieniem jest śledzenie przebiegu i tempa kolonizacji Karpat przez bociany białe w ostatnich dziesięcioleciach. Polską część tych gór ptaki zaczęły zasiedlać na przełomie lat 1920-1930, przy czym ekspansja początkowo przebiegała dość wolno. W ciągu ostatnich 30 lat liczebność tego gatunku w niższych położeniach polskich Karpat wzrosła ponad 3,5-krotnie, a zasięg pionowego rozmieszczenia podniósł się o 500 m (Ryc. 24-27). W roku 1974 w polskich Karpatach stwierdzono 166 par, dziesięć lat później było ich 186 (Profus i in. 1989), a w 2004 r. ponad 300.

Do rozpoznania przyczyn i mechanizmów tego zjawiska wybrano – badaną nieprzerwanie przez 30 lat – „górską” populację tych ptaków zasiedlającą Podhale, Orawę, Spisz, Pieniny i południowe stoki Gorców. Wykazano, iż w latach 1974-2003 na tym obszarze następował stały i statystycznie istotny, choć niewielki wzrost wartości wskaźników rozrodczości (Ryc. 28). Górna granica występowania bociana – zarówno jej wartość maksymalna jak i mierzona dla 1/4 najwyżej położonych stanowisk – istotnie się podniosła (odpowiednio  $r=0,725$ ,  $p<0,001$  i  $r=0,469$ ,  $p<0,01$ ). Na początku badań, najwyżej położone użytkowane gniazdo zlokalizowane było na wysokości 780 m n.p.m., a w roku 1998 o 110 m wyżej. W tym samym okresie liczebność populacji lęgowej wzrosła ponad 3-krotnie (z 23 do 70-80 par;  $r=0,942$ ,  $p<0,001$ ), najprawdopodobniej w wyniku wzrostu udziału użytków zielonych i upraw roślin motylkowych na tym terenie ( $r=0,975$ ,  $p<0,001$ ) oraz wzrostu średniej temperatury kwietnia ( $r=0,503$ ,  $p<0,01$ ) – miesiąca, w którym większość osobników przystępuje do lęgów. Natomiast wysokość nad poziom morza najniżej położonych gniazd (mierzona zarówno wysokością najniżej położonego gniazda, jak i bardziej uśrednioną wartością – dolnym kwartylem liczby wszystkich gniazd) w tym okresie czasu istotnie się obniżyła (odpowiednio  $r=-0,690$ ,  $p<0,001$  i  $r=-0,669$ ,  $p<0,001$ ). Rozprzestrzenianie się populacji zachodzi najpierw na terenach niżej położonych. Dopiero po zajęciu przez ptaki optymalnych siedlisk następuje kolonizacja mniej korzystnych obszarów (Tryjanowski i in. 2005d).

Dzieląc wszystkie zajęte gniazda populacji „górskiej” na 3 grupy zlokalizowane na różnej wysokości nad poziom morza: poniżej 580 m, pomiędzy 580-680 m i powyżej 680 m n.p.m., wykazano różnice w produktywności par zasiedlających poszczególne zakresy wysokości ( $F_{2,58}=18,73$ ,  $p<0,001$ , analiza bazująca na iloczynie rok  $\times$  wysokość umieszczenia gniazda, ze statystycznym oddzieleniem efektu roku (więcej szczegółów patrz Tryjanowski i in. 2005b). Pary gniazdujące w obu niższych zakresach wysokości (< 580 i od 580 do 680 m) charakteryzowały się wyższą średnią produkcją podlotów (odpowiednio:  $1,91\pm 0,11$  SE;  $n=390$  młodych wyprowadzonych w całym okresie badań oraz  $1,99\pm 0,09$  SE,  $n=725$ ) niż gniazdujące powyżej 680 m n.p.m. ( $1,36\pm 0,14$  SE,  $n=145$ ).

Jakość poszczególnych stanowisk lęgowych ( $n=123$ ) mierzono: 1) liczbą sezonów, przez które gniazdo było zajmowane w okresie badań, oraz 2) wskaźnikiem ciągłości zajmowania gniazda (ang. *continuous nest occupancy index*). W całym okresie badań,

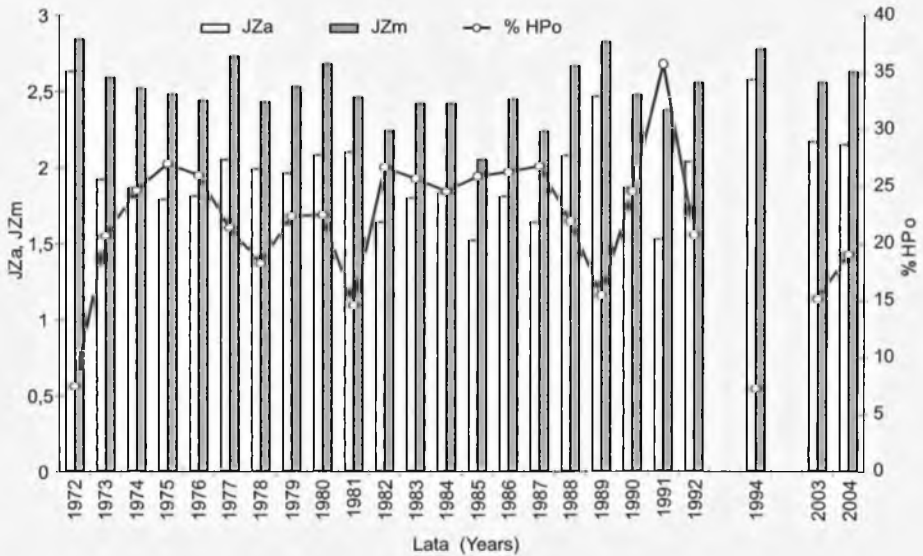


Tabela 2. Zmiany liczebności bociana białego w wybranych regionach Polski w latach 1934-2004. Dane do roku 1994 zaczerpnięto głównie z prac: Jakubiec (1985), Profus, Mielczarek (1981), Profus (1992, 1993 a), Wojciechowski i in. (1992), Profus et al. (1989), Jakubiec i Guziak (1998). Pozostałe dane według autorów wymienionych w tabeli. Objasnienie skrótów: b. woj. = byłe województwo; b. pow. = były powiat

Table 2. Changes in White Stork numbers in selected regions of Poland in 1934-2004. Data collected to 1994 originate from: Jakubiec (1985), Profus, Mielczarek (1981), Profus (1992, 1993 a), Wojciechowski et al. (1992), Profus i in. (1989), Jakubiec & Guziak (1998). Other data according to the authors mentioned in the last column. Explanations for abbreviations: f. voiv. = former voivodeship; f. distr. = former district

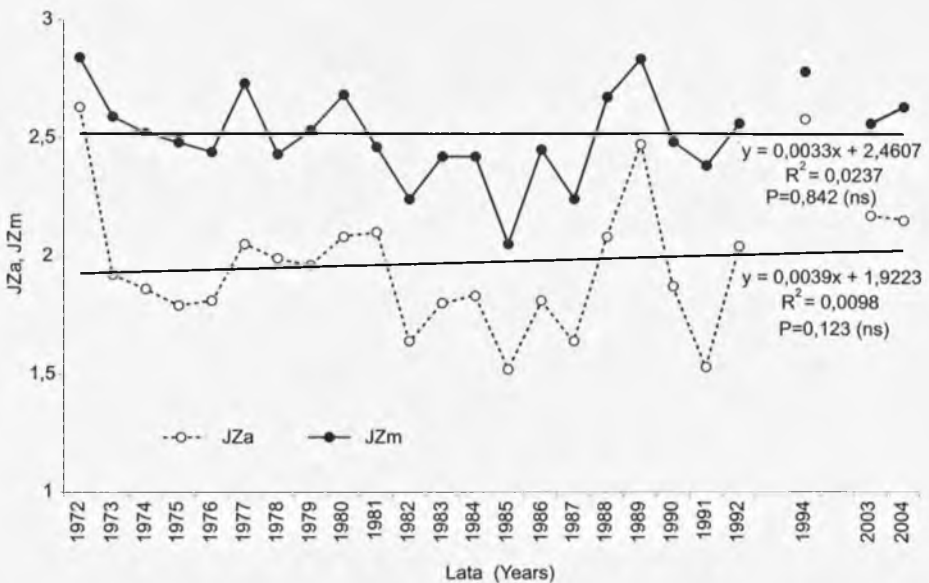
Nazwa regionu Region name	Liczba par z gniazdami (HPa) w latach: Number of pairs with nests (HPa) in years:								Autorzy Authors*
	1934	1974	1984	1994/1995	1996-2003	2004	7	8	
<b>I. Śląsk</b>	~1500	~1900	~2150	~2350		~1700		Profus (1993a, 2006a)	
b. woj. legnickie		204	276	333		218		Wuczynski (1997, 2006)	
b. woj. jeleniogórskie		60	71	80		75		Wuczynski (1997, 2006)	
b. woj. wałbrzyskie; w tym:		44	68	102		83			
Przedgórze Sudeckie	6	16	25	30/28	33 (1996)	23		Wuczynski (1997, 2006)	
b. woj. wrocławskie		434	436	553		463		Jakubiec i in. (1994), Mrugasiewicz (1972, 1985), Witkowski i Orłowska (2002), Wuczynski (2006)	
b. pow. Milicz	152	113	97	111/115	121 (1996) 94 (2002)	98		Wuczynski (2006)	
woj. opolskie	400	511	581	684		575		Profus (2006b)	
b. pow. Prudnik	16 (1932)	25	41	54		50		Kopij i in. (2001), Profus (2006b)	
b. pow. Strzelce Op., Gliwice i Racibórz	60	121	125	133		126		Profus (2006c), Profus, Chruł - dane niepubl., 2006c	
b. pow. Lublinc	45	52	69	62		57		Profus (2006c), Czyż i in. - dane niepubl.	
Rybnicki Okręg Węglowy	50	73	69	55		47		Profus i in. (1985), Krotoski (1997), Profus (2006c), Henel, Kruszyk - dane niepubl., Profus, Chrolik (2001 i niepubl.), Profus (2006c), J. Gil, P. Profus - dane niepubl.	
Ziemia Pszczyńska	128	86	?	86/78	93 (2000)	62			
Śląsk Cieszyński	34	67	62	80		84			
<b>2. Małopolska</b>									
Obecne woj. małopolskie		423	590	628		745		Mielczarek (2006)	

Podhale, Orawa, Spisz, Pieniny, Gorce	7 (1933)	23 (1975)	29 (1986)	54	52-80	Profus i Mielczarek (1981), Profus i Cichocki (2002 i dane niepubl.)
pow. nowosądecki		2				Mielczarek (2006)
pow. suski		0	0	1		Mielczarek (2006)
pow. limanowski		1 (1975)				Mielczarek (2006)
pow. oświęcimski		38				Mielczarek (2006)
Kolonie w Stubnie i Kalmikowie		18 + 16	23 + 13	25 + 15		Hordowski (1994)
Bieszczady Zach. i Góry Sanocko-Turczańskie	6	12	56		96 (1996)	Ćwikowski i Profus (2000)
<b>3. Wielkopolska</b>						
b. woj. leszczyńskie		368	288	336		Kuźniak (1994, 1995)
Ziemia Kościańska	155 (1937)	108	104	97 (1986)		Kuźniak (1992)
b. pow. Poznań	79	69	66	73/67	74 (1999)	Praszyk (1994 i dane niepubl.)
<b>4. Pomorze</b>						
Osulina Słowińskiego Parku Narodowego	59 (1939)	79		115 (1993)		Chrzanowski i Pokorski (1994)
pow. Puck		72	57	63/68		B. Michno (dane niepubl.)
<b>5. Warmia, Mazury</b>						Profus (1993a, 200 a)
pow. Ełbląg	8700	7600	7000	8200-8600		B. Michno (dane niepubl.)
pow. Kętrzyn	~370 (1931)	177	157	213/228		Peterson et al. (1999), Z. Jakubiec i U. Peterson – dane niepubl.
		503	392 (1985)	512	575 (2000)	
<b>6. Lubelszczyzna</b>						
b. woj. chełmskie		840	822	1116		Piotrowska (1997)
<b>7. Mazowsze</b>						
b. woj. warszawskie		~280	275	283		
<b>8. Ziemia Łódzka</b>						
b. pow. Łowicz		167	127	196	201 (1999)	Wojciechowski (1992), T. Janiszewski, Z. Wojciechowski, T. Kurzac – dane niepubl.
b. pow. Bełchatów		32	42	43		Bartyzel, Kamerdyn (1992)
b. pow. Wieluń		84	82	94		Kurzac (1992)



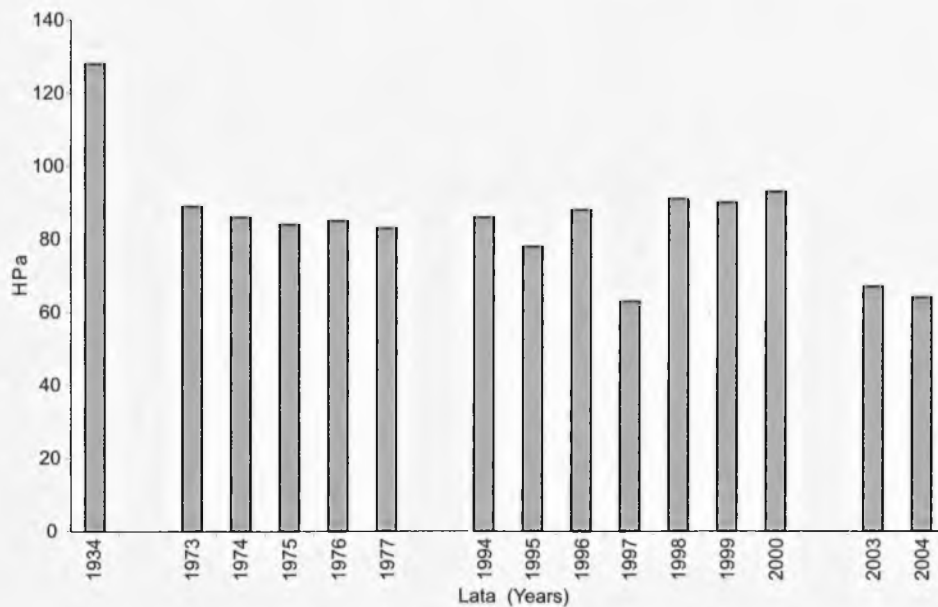
Ryc. 19. Wieloletnie zmiany wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) oraz udział par bez młodych (%HPo) w Rybnickim Okręgu Węglowym (wg: Profus i Mielczarek 1981, Profus i in. 1985, Krotoski 1997, K. Henel, R. Kruszyk, P. Profus – mat. niepubl.).

Fig. 19. Reproduction indices (JZa, JZm) and the percentage share of pairs without young (%HPo) of White Stork in the Rybnik Coal Region (according to Profus, Mielczarek 1981; Profus et al. 1985; Krotoski 1997, K. Henel, R. Kruszyk, P. Profus - unpubl. data).



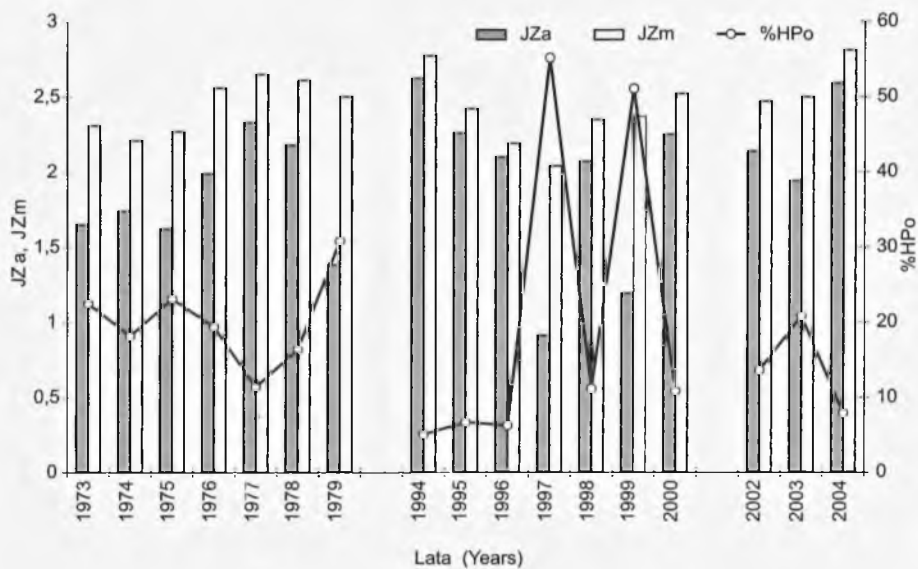
Ryc. 20. Kierunek zmian wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) bociana białego w Rybnickim Okręgu Węglowym (wg: Profus i Mielczarek 1981, Profus i in. 1985, Krotoski 1997, K. Henel, R. Kruszyk, P. Profus – mat. niepubl.).

Fig. 20. Reproduction indices (JZa, JZm) of White Stork pairs in the Rybnik Coal Region (according to Profus, Mielczarek 1981; Profus et al. 1985; Krotoski 1997, K. Henel, R. Kruszyk, P. Profus - unpubl. data).



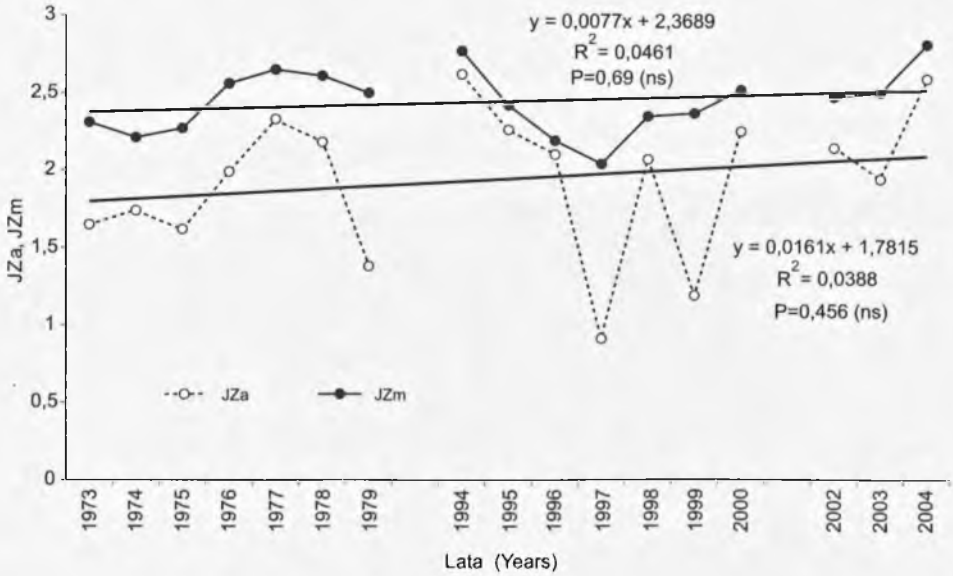
Ryc. 21. Zmiany liczebności populacji bociana białego (HPa) na Ziemi Pszczyńskiej (wg: Profus i Chromik 2001 i mat. niepubl.).

Fig. 21. Changes in the White Stork population (HPa) in the Pszczyna Region (according Profus i Chromik 2001 and unpubl. data).



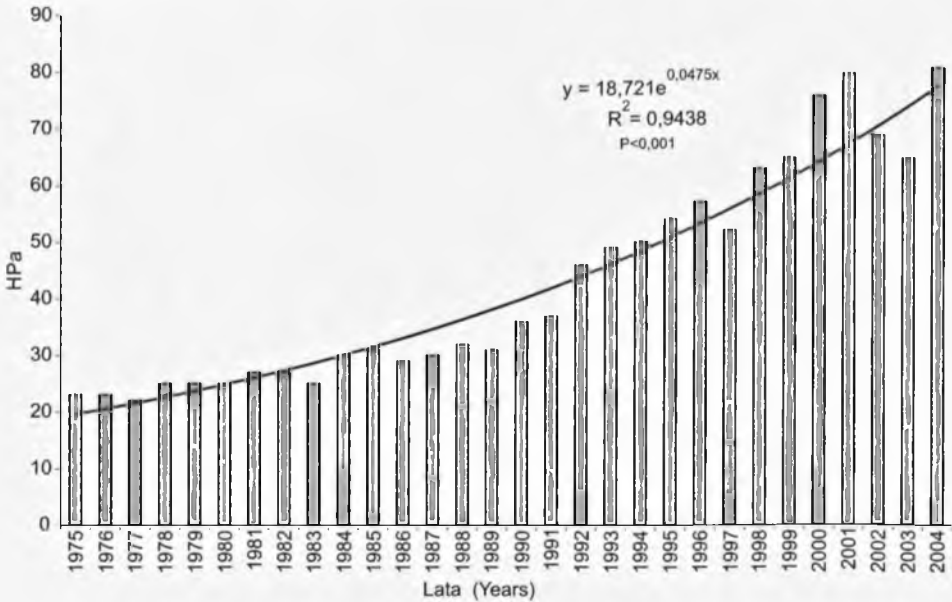
Ryc. 22. Wieloletnie zmiany wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) oraz udział par bez młodych (%HPo) bociana białego na Ziemi Pszczyńskiej (wg: Profus i Chromik 2001 i mat. niepubl.).

Fig. 22. Reproduction indices (JZa, JZm) and the percentage share of pairs without young (%HPo) of White Stork in the Pszczyna Region (according to Profus, Chromik 2001 and unpubl. data).



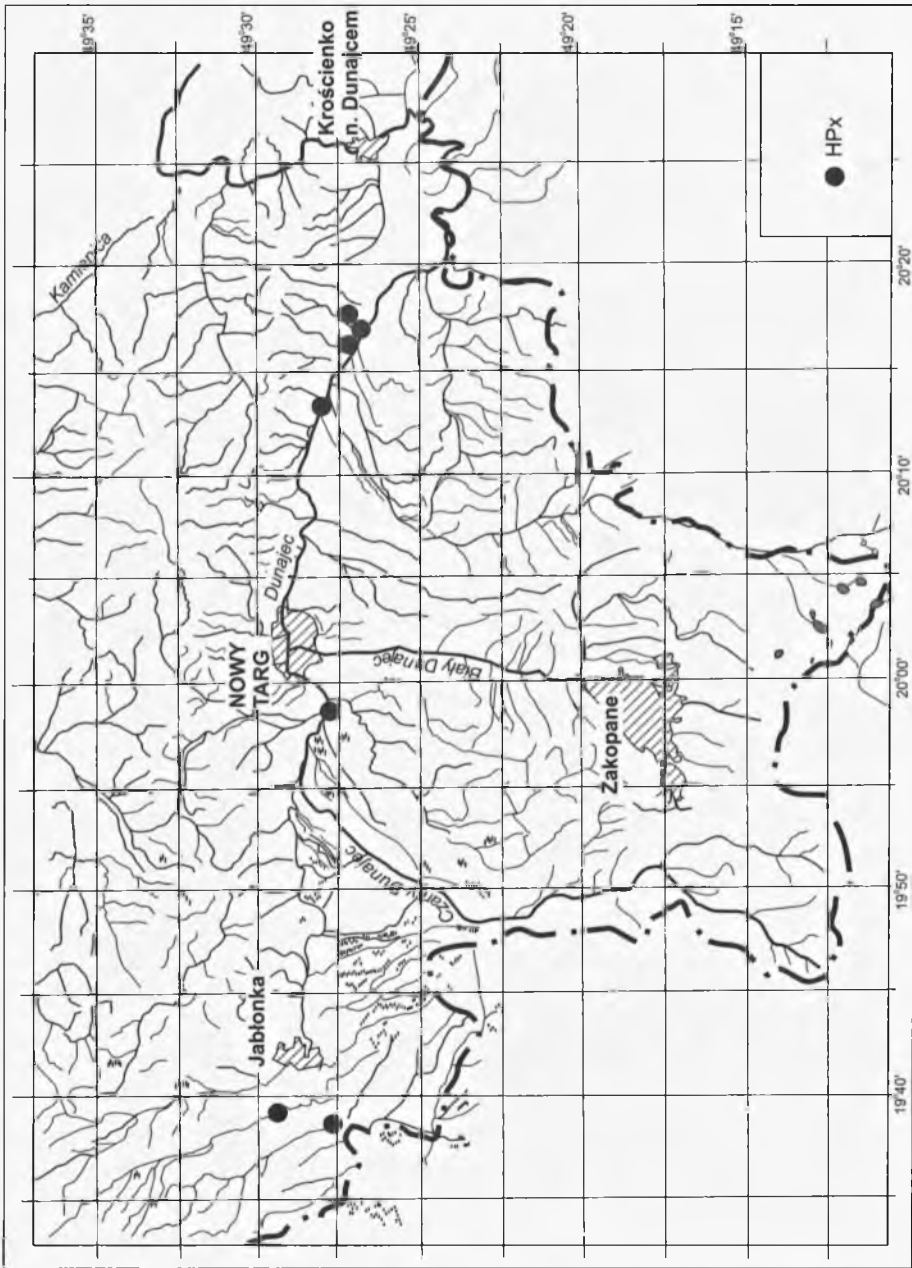
Ryc. 23. Kierunek zmian wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) bociana białego na Ziemi Pszczyńskiej (wg: Profus i Chromik 2001 i mat. niepubl.).

Fig. 23. Yearly reproduction indices (JZa, JZm) of White Stork in the Pszczyzna Region (according to Profus, Chromik 2001 and unpubl. data).



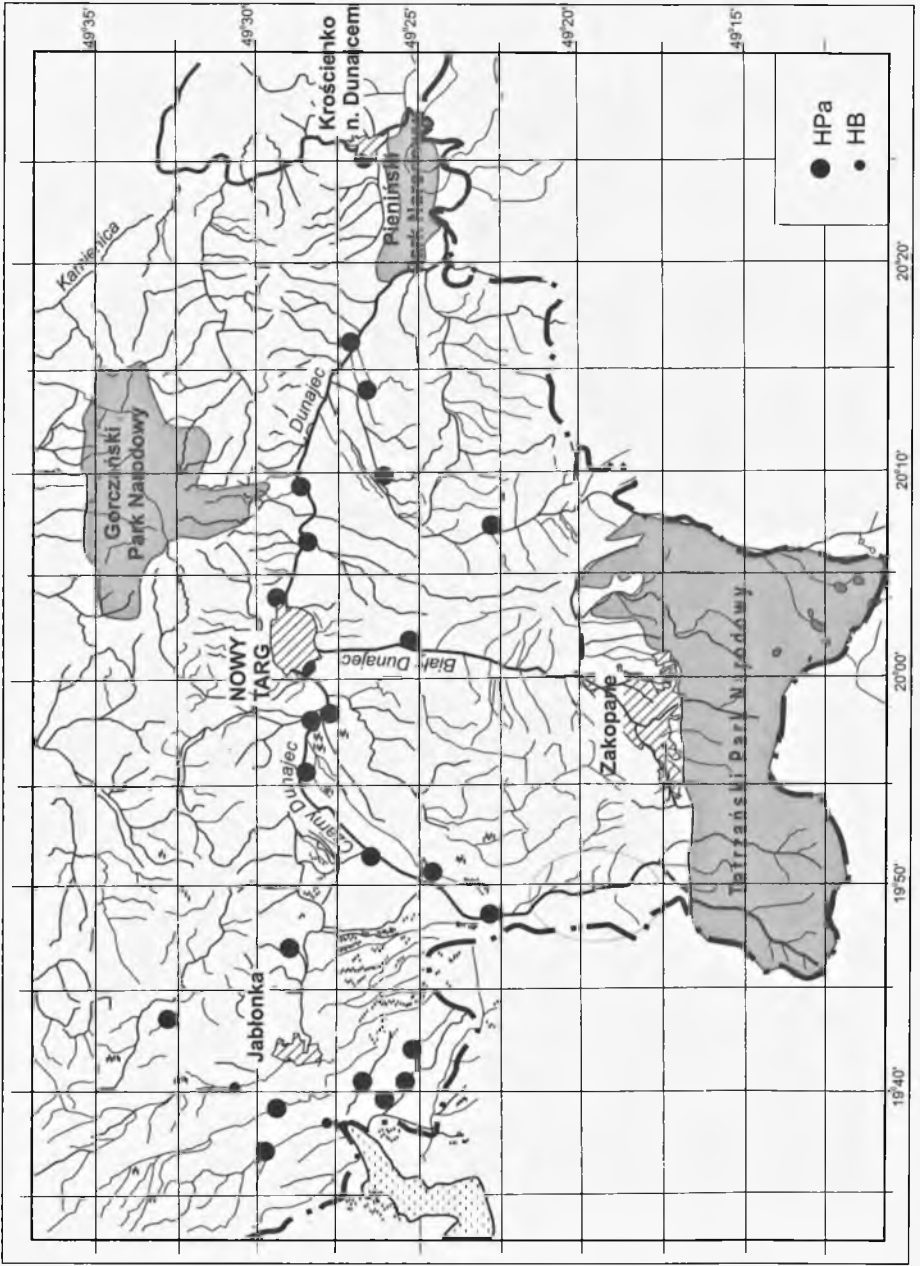
Ryc. 24. Zmiany liczebności bociana białego (HPa) na Podhalu i terenach sąsiednich (wg: Profus i Mielczarek 1981, Profus i Cichocki 2002 i mat. niepubl.).

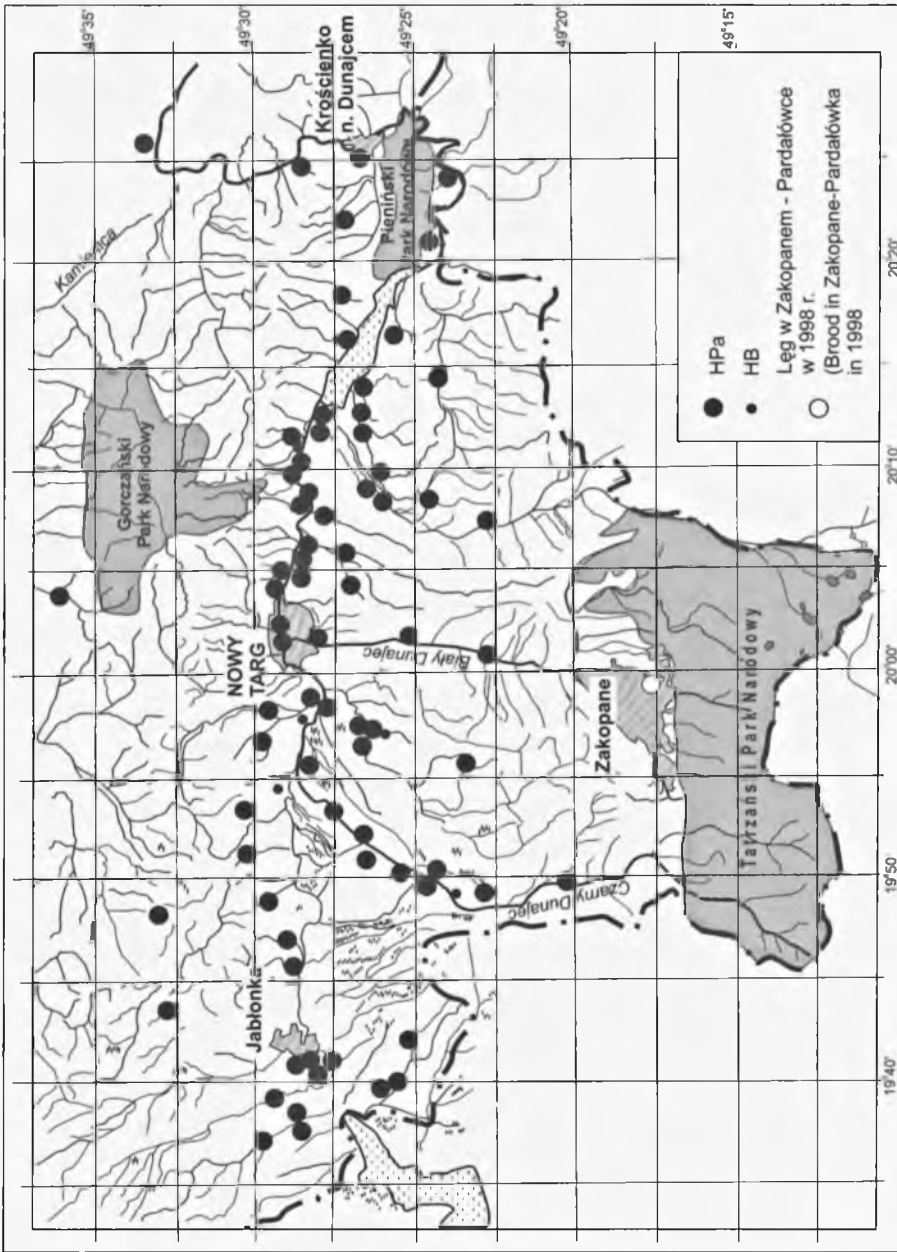
Fig. 24. Changes in the White Stork population (HPa) in Podhale and adjacent areas (according to Profus, Mielczarek 1981; Profus, Cichocki 2002 and unpubl. data).



Ryc. 25. Rozmieszczenie gniazd (HPx) bociana białego na Podhalu i terenach sąsiednich w 1933 r (wg: Wodzicki 1933).  
 Fig. 25. Distribution of White Stork nests (HPx) in Podhale and adjacent areas in 1933 (according to Wodzicki 1933).

Ryc. 26. Rozmieszczenie zajętych gniazd bociana białego (HPa, HB) na Podhalu i terenach sąsiednich w 1979 r.  
Fig. 26. Distribution of occupied White Stork nests (HPa, HB) in Podhale and adjacent areas in 1979.





Ryc. 27. Rozmieszczenie zajętych gniazd bociana białego (HPa, HB i HE) na Podhalu i terenach sąsiednich w 2000 r. (wg: Profus i Cichocki 2002, Cichocki, Profus 2003 i mat. niepubl.).

Fig. 27. Distribution of occupied White Stork nests (HPa, HB and HE) in Podhale and adjacent areas in 2000 (according to Profus, Cichocki 2002, Cichocki, Profus 2003 and unpubl. data).



„górska” populacja bocianów zasiedlała 123 gniazda, z których pary wyprowadziły łącznie 1260 podlotów (eliminowano efekt pierwszego roku). Wykazano istotne różnice w produktywności pomiędzy poszczególnymi strefami wysokości, w których zostały one odchowane ( $F_{122,1108} = 2,90$ ;  $P < 0,001$ ). Przyjmując za oddzielną jednostkę każdą z wydzielonych stref gniazdowania, wykazano wysoką korelację pomiędzy wskaźnikiem ciągłości zajmowania gniazda a liczbą sezonów, przez którą było ono zajmowane ( $r = 0,76$ ,  $p < 0,001$ ). Z gniazd nie zajętych w danym roku, w roku kolejnym pary wyprowadzały istotnie mniej podlotów ( $1,25 \pm 0,14$ ,  $n = 114$ ) niż z tych, które w roku poprzednim były zajęte ( $1,93 \pm 0,04$ ,  $n = 1073$ , t-test;  $t_{1185} = 4,85$ ,  $P < 0,001$ ). Podobnie, w gniazdach powstałych w danym roku, sukces lęgowy był niższy ( $1,19 \pm 0,11$ ,  $n = 167$ ) niż w gniazdach zajętych już w sezonie poprzednim ( $2,04 \pm 0,03$ ,  $n = 1073$ , t-test;  $t_{1238} = 7,17$ ;  $P < 0,001$ ).

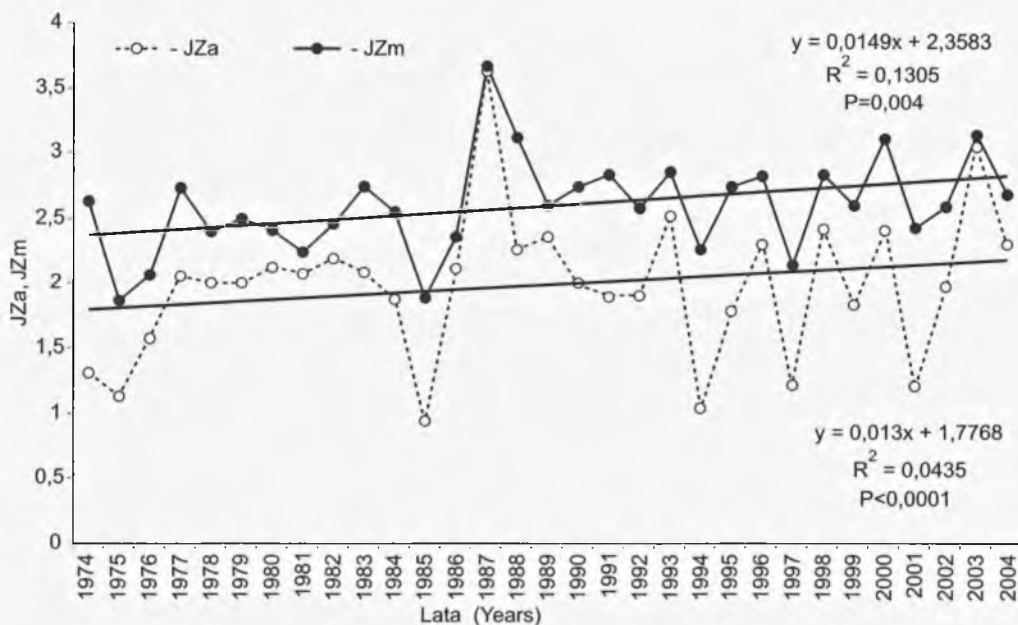
W każdej z trzech wydzielonych stref wskaźnik ciągłości zajmowania gniazd przyjmuje różną wartość ( $F_{2,908} = 12,05$ ;  $P < 0,001$ ). W obu niższych zakresach wysokości wskaźnik ten ma wyższą wartość (<580 m –  $5,53 \pm 0,26$  lat,  $n = 309$ ; od 580 do 680 m –  $6,75 \pm 0,27$  lat,  $n = 487$ ) niż powyżej 680 m n.p.m. ( $4,33 \pm 0,32$ ,  $n = 115$ ) (Tryjanowski i in. 2005d).

Mechanizm ekspansji pionowej na Podhalu i na terenach sąsiednich wydaje się przebiegać według następującego scenariusza: bociany zajmują „swoje” gniazda przez wiele sezonów w obrębie najlepszych siedlisk, w strefie od 580 m do 680 m n.p.m. Tutaj zlokalizowanych jest najwięcej starszych gniazd, zasiedlanych nieprzerwanie przez wiele lat. Są to jednocześnie gniazda charakteryzujące się wysokim sukcesem rozrodczym, a więc najbardziej produktywne. Wysoka przeżywalność i wysoki stopień filopatii młodych pozwala przypuszczać, że podloty właśnie z tych gniazd – po osiągnięciu dojrzałości płciowej – mogą kolonizować nie tylko obszary położone w tej strefie wysokości, ale również sąsiadujące: położone poniżej (<580 m) oraz powyżej (>680 m). Ekspansja pionowa wydaje się zachodzić jedynie w tych latach, gdy warunki klimatyczne wiosną są wyjątkowo sprzyjające. Taki fakt miał miejsce m.in. w roku 2004, gdy odnotowano pierwszy udany lęg w Zakopanem (W. Cichocki, P. Profus – mat. niepubl.).

Pierwszy cenzus bocianów przeprowadzony w Galicji w roku 1875 przez Janotę (1876), obejmujący m.in. niemal całe Karpaty, wykazał obecność zaledwie kilku gniazd jedynie w okolicach Starego i Nowego Sącza, Tarnowa i Krosna, usytuowanych na wysokości 300-350 m n.p.m. (Ryc. 29). Również w pierwszych dwudziestu latach XX w. bocian biały nie był jeszcze gatunkiem lęgowym na Podhalu, w Bieszczadach i w Kotlinie Żywieckiej, ale znany był tam z okresu migracji, zwłaszcza jesiennej.

Pierwsza wzmianka o zagnieżdżeniu się bocianów białych na polskiej Orawie pochodzi z 1931 r. i dotyczy Lipnicy Małej (Suchanek 1972). Wkrótce potem zostało zasiedlone Podhale; w roku 1933 znane były 2 zajęte gniazda na Orawie i 5 na Podhalu (Wodzicki 1933). Nieco wcześniej, w 1928 r., pierwsza para bocianów zasiedliła Kotlinę Żywiecką (Z. Jakubiec, inf. niepubl.).

W latach 1974-1986 na Podhalu, Orawie i Spiszu liczba par tylko nieznacznie wzrosła. Dopiero później tempo ekspansji zdecydowanie przybrało na sile (Indyk i in.



Ryc. 28. Wieloletnie zmiany wskaźników rozrodczości (JZa, JZm) bociana białego na Podhalu i terenach sąsiednich.

Fig. 28. Yearly reproduction indices (JZa, JZm) of White Stork pairs in Podhale and adjacent areas.

1979, Profus i Mielczarek 1981, Jakubiec i in. 1986, Profus i Cichocki 2002), a od roku 1987 corocznie powstają tu 1-2 nowe gniazda (por. Ryc. 24, 27).

W roku 1979 zagnieździła się pierwsza para bocianów w Krościenku nad Dunajcem, a od lat 1980. nieliczne pary zaczęły wnikać w głąb Gorców (Grywałd, a ostatnio Poręba Wielka i Kamienica) oraz Pienin (Sromowce Wyżne i Niżne). Ich osiedlaniu się sprzyjały liczne rozlewiska i płytkie zbiorniki wodne utworzone na dnie przyszłego Zbiornika Czorsztyńskiego. Stwierdzono w nich jedne z najbogatszych stanowisk płazów w południowej Polsce. Rybacki (1998) naliczył tu nie mniej niż 48 750 kłębów skrzeku żaby trawnej *Rana temporaria* oraz wysokie zagęszczenia godujących osobników.

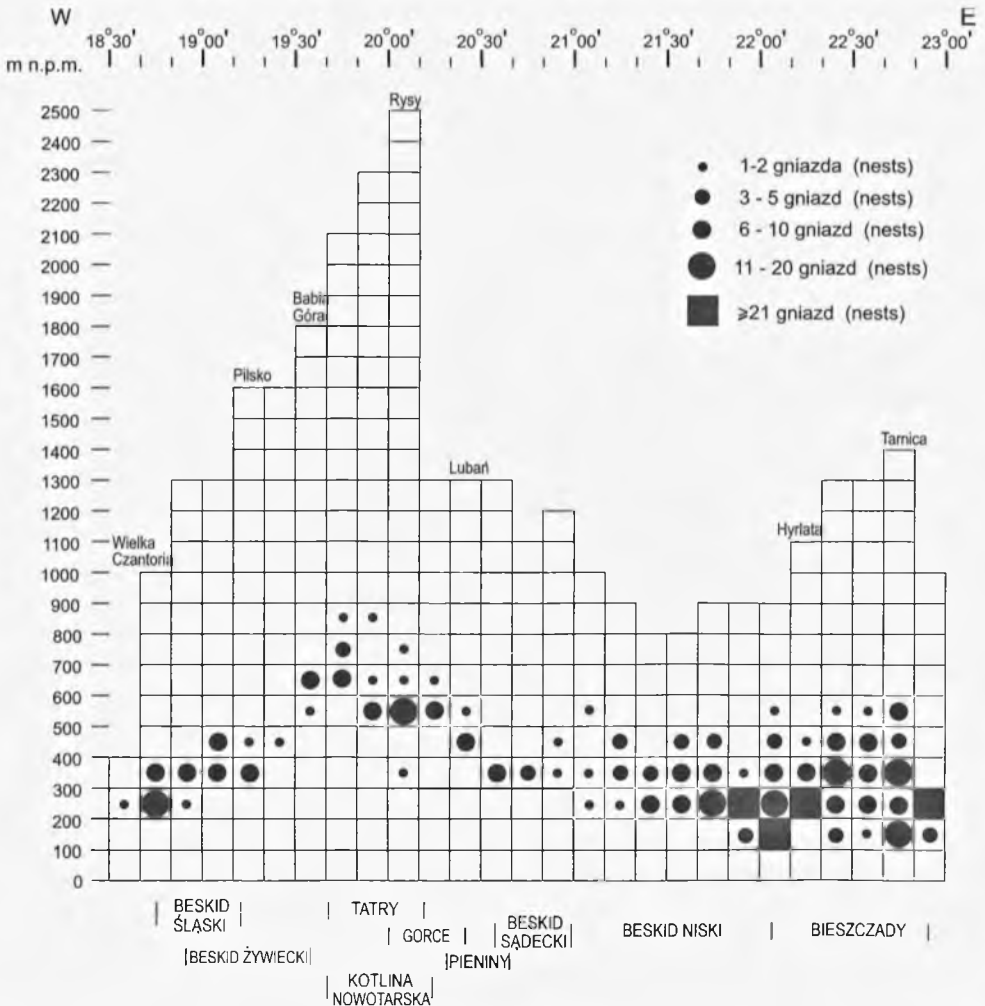
W latach 1970-1980 najwyżej zlokalizowane gniazdo w Polsce znajdowało się w Chochołowie (780 m n.p.m.) (Indyk i in. 1979, Profus i Jakubiec 1980, Profus i Mielczarek 1981), natomiast na początku lat 1990. w Witowie (820 m) i Zakopanem-Chramcówkach (830 m). Niepowodzeniem zakończył się lęg pary, która w 1998 r. zbudowała najwyżej do tej pory w Polsce położone gniazdo, w Zakopanem-Pardałowce (890 m) (Profus i Cichocki 2002). Dopiero w roku 2004 r., w Zakopanem-Harendzie (810 m n.p.m.) miał miejsce pierwszy, zakończony sukcesem lęg, gdy para odchowala 1 podlota (Profus 2006a).

W ostatnim ćwierćwieczu tempo ekspansji bociana białego nasiliło się także w Karpatkach Wschodnich: Bieszczadach Zachodnich i Górach Sanocko-Turczańskich. Zasiadanie nowych obszarów odbywało się tu prawie wyłącznie wzdłuż dolin rzecznych.

W latach 1934-1996 stwierdzono wzrost od 6 do 96 par. Również tutaj następowało najpierw dogęszczanie populacji autochtonicznej na terenach nieco niżej położonych (do 7 par/100 km<sup>2</sup>), a dopiero później, w latach korzystnych dla bocianów, zajmowane były położone wyżej siedliska suboptymalne. Dziesięć najwyżej położonych gniazd znajduje się tu obecnie na wysokości 500-600 m n.p.m. (Ćwikowski i Profus 2000). Aktualny obraz rozmieszczenia wysokościowego gniazd bociana w polskiej części Karpat przedstawia rycina 30.

### 1.3. Adaptacje do zmieniającego się otoczenia

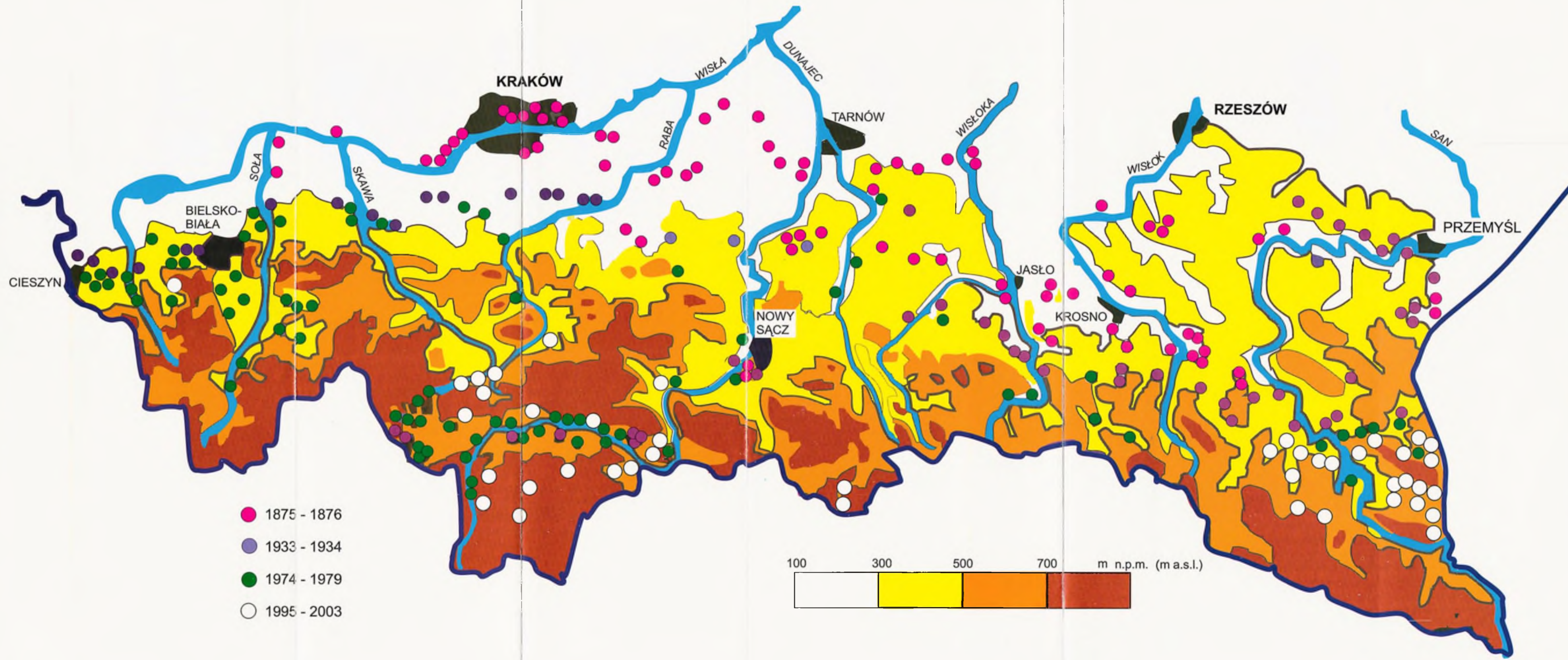
W niniejszym podrozdziale omówienie zmian w umiejscowieniu gniazd ograniczo-



Ryc. 30. Rozmieszczenie pionowe gniazd bociana białego w polskich Karpatach (>300 m n.p.m.) i na terenach przyległych w latach 1995-2002 (n= 443 gniazd).

Fig. 29. Frequency distribution of White Stork nests at different altitudes in the Polish Carpathians (>300 m a.s.l.) and in adjacent areas in the years 1995-2002 (n= 443 nests).





Ryc. 29. Ekspansja bociana białego w polskich Karpatach w latach 1875-2003.  
 Fig. 29. Expansion of the White Stork in the Polish Carpathians in 1875-2003.



no jedynie do obszarów badanych przez autora, bowiem literatura krajowa i europejska na ten temat jest już bardzo bogata (np. Profus i Mielczarek 1981, Jakubiec 1985, Jakubiec i in. 1986, Creutz 1988, Bogucki 1994, Kuźniak 1995, Schulz 1998). Obiektem badań były trzy zgrupowania gniazd na Górnym Śląsku, szczegółowo obserwowane w latach 1934 (Brinkmann 1935), 1975 i 1995 (Profus i Mielczarek 1981, P. Profus, mat. niepubl.)

Na miejsce założenia gniazda bociany białe wybierają niemal zawsze obiekty wysokie, górujące nad okolicą. W poprzednich wiekach ptaki te gnieździły się w Polsce zapewne wyłącznie na budynkach (np. kościołach) i drzewach. W latach 1994-1995 na Górnym Śląsku 18% zajętych gniazd zbudowanych było na budynkach, 33% na drzewach, 40% na słupach – niemal wyłącznie na słupach sieci energetycznej, a 9% na wysokich kominach i innych obiektach (n=1162; Kopij i in. 2001, P. Profus, mat. niepubl.).

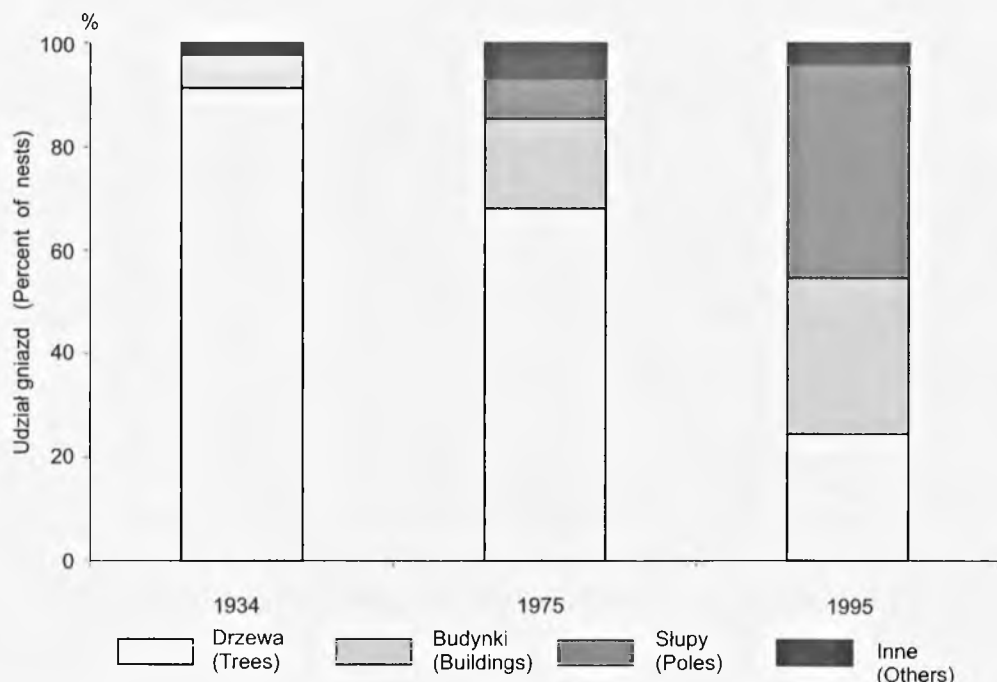
Analogiczne badania przeprowadzone na tym samym obszarze 60 i 20 lat wcześniej wykazały odmienny obraz lokalizacji gniazd. W 1934 r. zaledwie 6,3% z nich usytuowanych było na budynkach, 91,3% na drzewach, a 2,3% na wysokich kominach (n=654). Tylko 1 gniazdo umiejscowione było na słupie, mimo, iż już wówczas uprzemysłowiony Górny Śląsk był dobrze zelektryfikowany (Brinkmann 1935, Czudek 1935, Profus i Mielczarek 1981). Nawet w drugiej połowie XX w. słupów elektrycznych było jednak znacznie mniej niż obecnie. W 1975 r. najwięcej gniazd nadal znajdowało się na drzewach (68%) i budynkach (17%). Zdecydowanie wzrósł udział par gniazdujących na słupach elektrycznych (do 8%) oraz na wysokich kominach (7%) (n=768; Profus i Mielczarek 1981). W ciągu 20-lecia (1975-1994/95) nastąpiło dalsze zmniejszenie liczby gniazd nadrzewnych oraz niemal ośmiokrotny wzrost liczby gniazd na słupach (Ryc. 31).

Frekwencja zakładania gniazd w różnych miejscach różniła się istotnie pomiędzy czasookresami badań (1934-1975-1994/95; tablica kontyngencji, test  $\chi^2$ ,  $df=8$ ,  $df=763,6$ ,  $p=0,0001$ ), przy czym najbardziej istotny był wzrost liczby gniazd umieszczonych na słupach energetycznych.

Zdecydowane zmiany w umiejscowieniu gniazd bocianów odnotowano również w Karpatach: np. w Bieszczadach i Górach Sanocko-Turczańskich w latach 1974-1998 udział gniazd na słupach elektrycznych zwiększył się z 38% do niemal 70%. Czterokrotnie zmalał udział gniazd na drzewach, natomiast utrzymał się stabilny stan gniazd na budynkach (Ćwikowski i Profus 2001).

Na Podhalu i w terenach sąsiednich w roku 1979 na budynkach umiejscowionych było 43% gniazd, 32% na drzewach, 18% na słupach elektrycznych, a 7% na wysokich kominach (n=28; P. Profus, mat. niepubl.). W 2000 r. najwięcej ptaków odchowało młode w gniazdach umiejscowionych na słupach elektrycznych – 39% (ponad 90% z nich na przygotowanych przez ludzi platformach) i budynkach – 36%. Gniazd na drzewach było 13%, a na wysokich kominach 12% (n=78; W. Cichocki, P. Profus, mat. niepubl.).

Czy bociany białe mają jakieś korzyści z gnieźdzenia się na słupach elektrycznych? Ze wszystkich miejsc posadowienia gniazd najbardziej zagrożone wydają się być lęgi z gniazd ulokowanych na dachach. W okolicach Kętrzyna w 1995 r. największym za-



Ryc. 31. Zmiany w umiejscowieniu gniazd bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1934-1995.

Fig. 31. Changes in the location of White Stork nests in Upper Silesia in the years 1934-1995.

grożeniem dla nielotnych piskląt bocianów były kuny, zwłaszcza kamionka (*Martes foina*) (Peterson i in. 1999, P. Profus, mat. niepubl.). Drapieżniki te zniszczyły 3,8% jaj i spowodowały śmierć co najmniej 20% piskląt o znanej przyczynie śmierci. Straty powodowane przez te ssaki mogą być dla populacji bociana bardzo dotkliwe, m.in. z tego powodu, iż zwykle niszczą cały lęg. Około 70% gniazd bociana na tym obszarze zlokalizowanych było na budynkach, a więc w miejscach łatwych do penetracji przez tego drapieżnika.

Gniazda założone na słupach i platformach ulokowanych powyżej przewodów elektrycznych znacznie lepiej zabezpieczają lęgi przed kunami. Świadczą o tym, m.in. znajdowane pod nimi martwe kamionki porażone prądem. Bociany użytkujące takie gniazda powinny zatem mieć potencjalnie lepsze efekty lęgów. Tezę tę wspierają dane zebrane dla całej Polski w 2004 r.: wskaźnik rozrodu (JZa) w gniazdach założonych na słupach był wyższy niż w ulokowanych w innych miejscach i wyniósł 2,40 ( $n=30376$  HPa). Z gniazd na budynkach pary wyprowadzały średnio po 2,33 młodego ( $n=8549$  HPa; R. Guziak, Z. Jakubiec, mat. niepubl.).

Usytuowanie gniazda w miejscu osłoniętym lub nieosłoniętym może mieć istotny wpływ na sukces lęgowy. W gniazdach bez żadnej osłony, pisklęta częściej narażone są na straty w wyniku niekorzystnych warunków atmosferycznych (huragany, długotrwałe opady deszczu i gradobicia) niż w gniazdach zakładanych pod osłoną koron drzew, zwłaszcza liściastych.

Użytkowane nierzadko przez dziesięciolecia gniazda bociana białego mogą wyjątkowo osiągać do 4 m wysokości i ciężar ponad 2 tony (Creutz 1988). Jaja są składane

do dołka wymoszczonego trawą, sianem i innymi miękkimi materiałami. Dobrze izolowane gniazdo pozwala na oszczędzanie energii w okresie wysiadywania i we wczesnych fazach rozwoju postembrionalnego piskląt. Dzięki dobrej izolacji możliwe jest zmniejszenie strat ciepła potrzebnego do ogrzewania jaj i piskląt, a w efekcie skrócenie czasu na opiekę nad pisklętami i przeznaczenie go na zdobywanie pokarmu dla pokrycia własnych potrzeb energetycznych i polepszenia kondycji (Bezzel i Prinzinger 1990). Taka strategia jest korzystna dla pary i lęgu w okresie sprzyjających warunków atmosferycznych. Jednakże w czasie długich i intensywnych opadów deszczu, woda opadowa gromadząca się w zagłębieniu gniazda często staje się przyczyną śmierci całych lęgów bociana białego. Specyficzny behawior ptaków rodzicielskich, polegający na wykorzystywaniu do budowy i wyściełania gniazda nie przepuszczających wody płatów folii plastikowej, szmat oraz papieru, istotnie zwiększa to niebezpieczeństwo. Ptaki rodzicielskie wnoszą też do gniazda grudki ziemi i gliny, które przyczepiają się ich nóg w czasie żerowania. Grudki gliny zostają wymieszane z materiałem gniazdowym i ubite, tworząc rodzaj klepiska nie przepuszczającego wody. W jednym z gniazd użytkowanym przez 53 sezony, o masie 557 kg, stwierdzono m.in. 61 kawałków folii plastikowej i 9 szmat o łącznej masie 1,2 kg (P. Profus, mat. niepubl.).

Przewaga gniazda zbudowanego pod okapem drzewa w relacji do gniazda bez osłony polega na tym, że dorosłe bociany w okresie obfitych opadów dłużej pozostają zdolne do lotu, gdyż ich pióra wolniej przemakają, mogą więc efektywnie polować. W czasie opadów i niskich temperatur, zwierzęta stanowiące potencjalny pokarm bociana są mniej aktywne, dlatego ptaki mają poważne trudności ze znalezieniem dostatecznej ich liczby. Młode bociany białe uzyskują stałą temperaturę ciała (39,0-39,3°C) dopiero w wieku 29-35 dni, i dopiero przed pierwszym wylotem podnosi się ona do 41°C (Krapivnyj 1958). W czasie oziębienia i obfitych opadów, pisklęta – nie mające jeszcze sprawnej termoregulacji – wykazują wzmożone zapotrzebowanie na energię. Może to oznaczać, iż przy stałym opadzie deszczu podloty pozostają nie tylko mokre i odrętwiałe, ale nadto niedożywione.

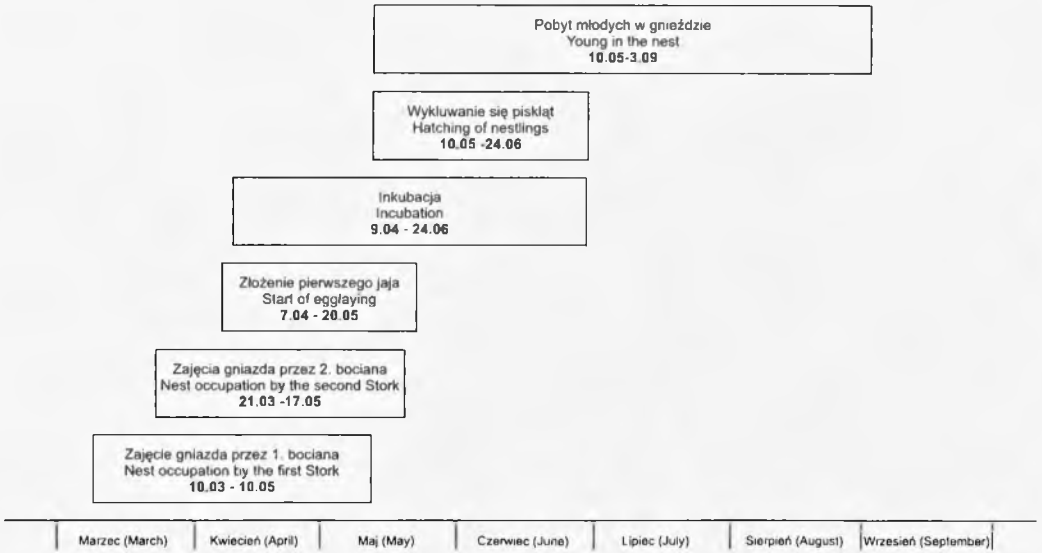
## 2. Biologia i ekologia rozrodu

### 2.1. Terminy zajmowania gniazd i fenologia lęgów

W latach 1992-2002 na Górnym Śląsku i terenach z nim sąsiadujących analizowano poszczególne fazy cyklu rozrodczego bociana białego (Ryc. 32). Zebrano 352 dokładne informacje fenologiczne dotyczące terminów zajmowania gniazd przez obu partnerów poszczególnych par bocianów (Ryc. 33).

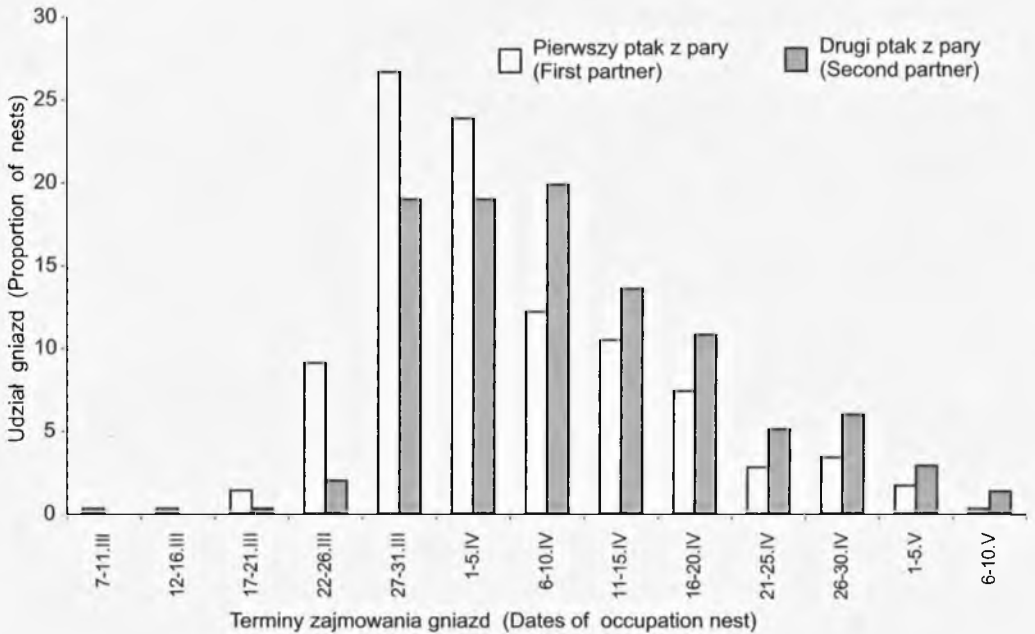
Przylot pierwszego osobnika na gniazdo odnotowano najwcześniej 10. marca, a drugi ptak tej pary pojawił się na nim 21. marca. Mediana terminu przylotu pierwszego i drugiego ptaka przypadała odpowiednio 4. i 9. kwietnia (n=352 par). Przylot partnerów tej samej pary różnił się o 5,0 dni, a różnica ta była statystycznie istotna (test Wilcozona,  $Z=14,19$ ,  $p<0,001$ ) (Ryc. 34). W skrajnym przypadku drugi ptak pojawił się na gnieździe dopiero 27 dni po pierwszym.

Rozstęp w przylotach na gniazdo pierwszego ptaka w ciągu 11 analizowanych sezo-



Ryc. 32. Fenologia rozrodu bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1990-2002.

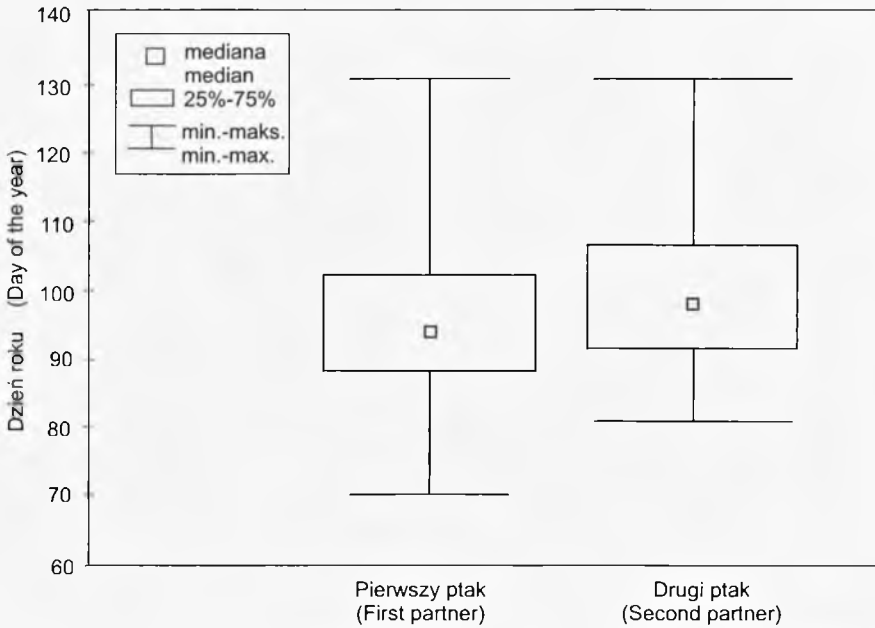
Fig. 32. Phases of the White Stork breeding cycle in Upper Silesia in the years 1990-2002.



Ryc. 33. Terminy zajmowania gniazd przez bociany białe na Górnym Śląsku w latach 1992-2002 (n=352 pary).

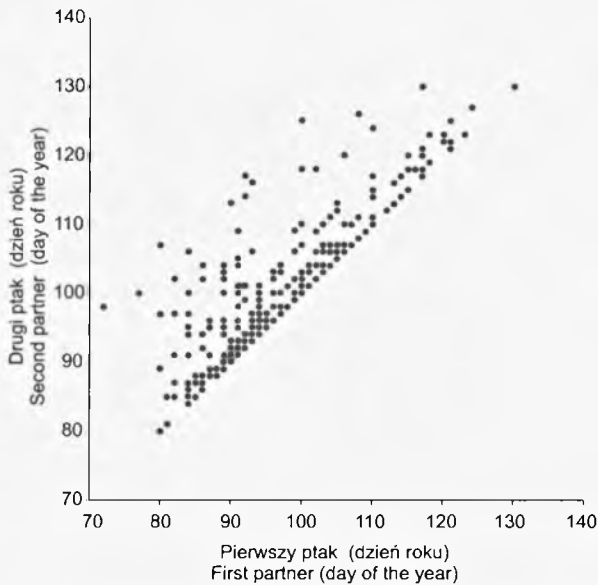
Fig. 33. Dates of nest occupation by White Storks in Upper Silesia in the years 1992-2002 (n=352 pairs).





Ryc. 34. Różnice w terminach przylotu partnerów lęgowych na gniazdo na Górnym Śląsku w latach 1992-2002 (test par Wilcoxon  $Z=14,164$ ,  $p<0,001$ ).

Fig. 34. Differences in the dates of arrivals of breeding partners to a nest (Wilcoxon test of pairs  $Z=14,164$ ,  $p<0,001$ ).

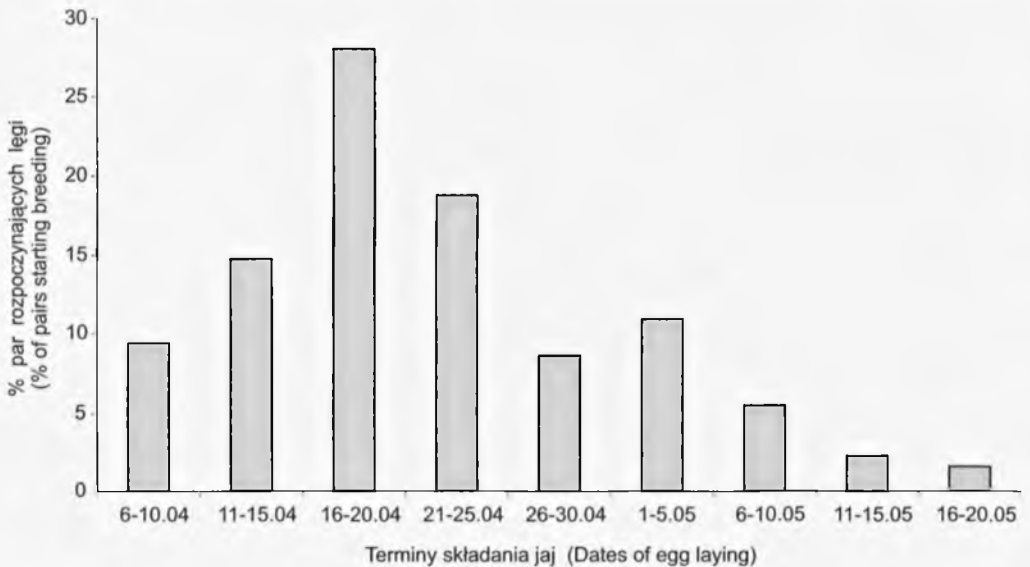


Ryc. 35. Zależność pomiędzy terminami przylotu pierwszego i drugiego bociana na gniazdo na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 (korelacja Spearmana,  $r = 0,83$ ;  $p<0,0001$ ;  $n = 352$ ).

Fig. 35. Correlation between the dates of arrivals of the first and second partners to a nest in Upper Silesia in the years 1990-2002 (Spearman correlation,  $r = 0,83$ ;  $p<0,0001$ ;  $n = 352$ ).

nów badawczych wynosił 61 dni (skrajne wartości 10 marca – 10 maja), a drugiego – 58 dni (21 marca – 17 maja). Pomiedzy terminami zajęcia gniazda przez obu partnerów stwierdzono statystycznie istotną korelację (korelacja Spearmana;  $r=0,82$ ,  $p<0,0001$ ,  $n=352$ ) (Ryc. 35).

*Fenologia lęgów.* Rozpoczynanie lęgów bociana białego na Górnym Śląsku następowało średnio  $10\pm 0,82$  dni (SE) po przylocie na gniazdo drugiego partnera ( $n=9$ ). Kontrole zawartości gniazd w latach 1990-2002 pozwoliły na dokładne ustalenie rozpoczęcia lęgów 128 par. Ogromna większość (80%) zniesień miała miejsce w kwietniu, a jedynie 20% w maju. Najwcześniejszą data złożenia pierwszego jaja był 7. kwietnia, a najpóźniejszą 20. maja. Największe nasilenie zniesień przypadało między 11-25. kwietnia, kiedy do lęgów przystąpiło około 60% par (Tab. 3, Ryc. 36). Dla tej próbkowej populacji mediana terminu złożenia pierwszego jaja przypadała 20. kwietnia, jednakże w poszczególnych sezonach termin ten był dość zróżnicowa-



Ryc. 36. Terminy składania jaj przez bociany na Górnym Śląsku latach 1990-2002 ( $n=128$ ).

Fig. 36. Percentage share of White Stork pairs starting breeding the years 1990-2002 ( $n=128$ ).

ne: 11.04.-03.05.

Szczyt rozpoczynania lęgów najwcześniej wystąpił w latach 1990 i 2002, średnia data zniesienia pierwszego jaja najwcześniej przypadła w latach 1990, 1993 i 2000, a najpóźniej w latach 1992 i 1997 (Tab. 3).

Stosując identyczną metodykę ustalono, że w latach 1974-1989 na Górnym Śląsku połowa par przystąpiła do składania jaj do 27. kwietnia. Wskazuje to, iż lęgi par w ostatnich latach (1990-2002) są przyspieszone o 7 dni w porównaniu z okresem wcześniejszym.

Na Górnym Śląsku, w okresie 1990-2002, od zniesienia jaja do wyklucia się pisklęcia mijało od 30 do 34 dób (średnio  $31,3\pm 2,44$  dnia; SE,  $n=6$ ).

Tabela 3. Terminy przystępowania do lęgów przez bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1990-2002  
 Table 3. Dates of the start of egg laying in White Stork in Upper Silesia in 1990-2002

Rok Year	Data złożenia pierwszego jaja Date of laying of the first egg										Średni termin złożenia pierwszego jaja Average date of laying the first egg		Liczba lęgów Number of broods
	6-10. 04	11-15. 04	16-20. 04	21-25. 04	26-30. 04	1-5. 05	6-10. 05	11-15. 05	16-20. 05	Mediana Median	Mediana Median		
1990	6	3	2	4	1	-	-	-	-	1	15.04.	17	
1991	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	20.04.	1	
1992	-	-	3	3	1	2	4	1	-	-	30.04.	14	
1993	1	4	3	-	-	-	-	-	-	-	15.04.	8	
1994	-	3	4	2	1	-	-	-	-	-	18.04.	10	
1996	-	1	8	1	2	4	1	-	1	-	20.04.	18	
1997	-	-	-	1	1	8	1	-	-	-	03.05.	11	
1998	-	3	10	6	2	-	-	-	-	-	20.04.	21	
1999	2	1	1	3	2	-	1	-	-	-	23.04.	10	
2000	3	1	3	-	-	-	-	-	-	-	11.04.	7	
2001	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	23.04.	3	
2002	-	3	-	2	1	-	-	2	-	-	22.04.	8	
1990-2002	12	20	35	24	11	14	7	3	2	20.04.		128	

## 2.2. Wielkość zniesień i rozmiary jaj

*Wielkość zniesień.* Na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 na parę przeciętnie przypadało  $4,23 \pm 0,08$  jaja. Niemal połowa zniesień składała się z 4 jaj, a ponad 1/3 z 5 jaj. Około 15% samic składało po 3 jaj, a zniesienia z 2 lub 6 jajami stanowiły znikomy procent całości (Tab. 4, Ryc. 37).

Przeciętna liczba jaj w latach „korzystnych” dla bociana była wyższa niż w latach „złych”. W latach „dobrych”, charakteryzujących się wcześniejszym rozpoczęciem lęgów, bociany składały średnio po 4,33 jaja ( $n=107$ ). W latach „złych” (1992 i 1997), późne przybycie z zimowisk i słaba kondycja ptaków były zapewne przyczyną niskich zniesień (3,81 jaja/parę;  $n=26$ ) (test Studenta,  $t=3,426$ ,  $df=132$ ,  $p<0,0082$ ).

Na Górnym Śląsku zniesienia w lęgach opóźnionych były przeciętnie mniejsze niż w rozpoczynanych wcześniej. W miarę upływu sezonu lęgowego następował stopniowy spadek wielkości zniesień, początkowo niewielki (o 0,1 jaj w ciągu dekady), a później wyraźny. Przeciętna wielkość zniesienia spadała o 0,3 jaja na dekadę, a pary przystępujące do lęgów do połowy kwietnia składały przeciętnie o 1,1 jaja więcej, niż pary przystępujące do lęgów 6 maja i później. Dla lat 1990-2002 zjawisko to zaznaczyło się stosunkowo słabo, natomiast było wyraźnie zauważalne w latach 1974-1989 (Profus 1986, 1991).

*Rozmiary jaj.* Masa świeżo zniesionego jaja bociana białego wynosi około 3,0% ciężaru samicy, a całego zniesienia około 14%. Jaja mają kształt owalny, czasami krótkoowalny lub eliptyczny. Skorupka jest z wierzchu kredowobiała, drobnoziarnista. Początkowo są one bez połysku, pojawia się on w trakcie wysiadywania. Około 78-82% wapnia koniecznego do uformowania szkieletu zarodka i regulacji procesów komórkowych pochodzi ze skorupki (Carey 1996). Masa skorupki jaj bocianów białych na Górnym Śląsku wahała się w granicach od 8,4 do 13,5 g, średnio  $10,4 \pm 0,32$  g (SE;  $n=17$ ).

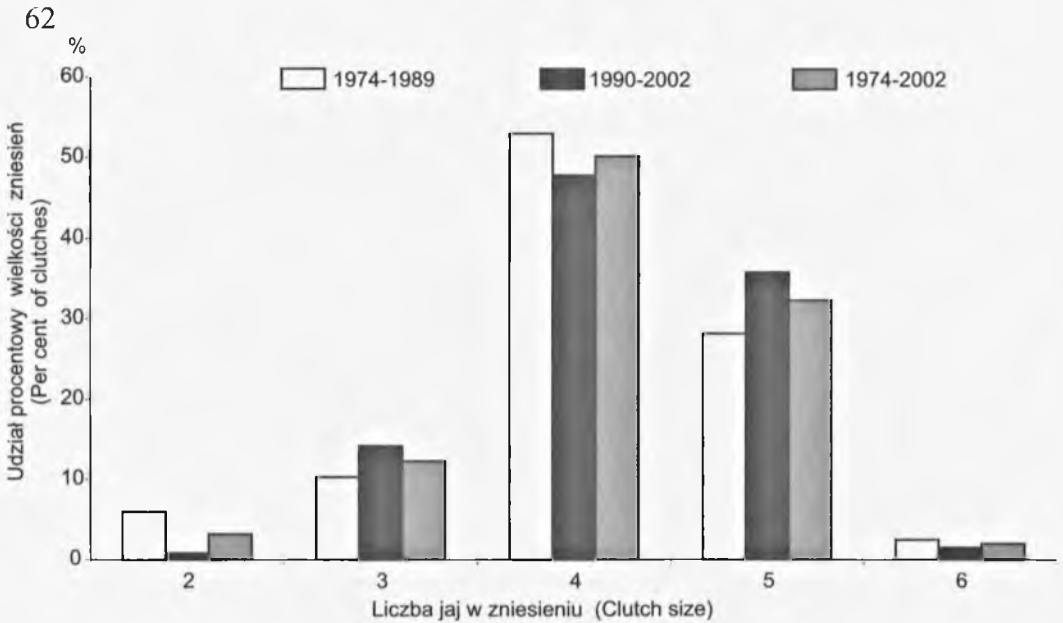
Już niewielkie różnice w rozmiarach jaj mogą mieć znaczny wpływ na wykluwalność, tempo wzrostu i przeżywalność piskląt – zwłaszcza w pierwszych dniach po wykluciu (Williams 1994). Termin „wielkość jaja” może dotyczyć wymiarów liniowych, masy lub objętości. Objętość jaja – wewnętrzna i całkowita – jest miarą bezpośrednio skorelowaną z jego wymiarami liniowymi – długością i średnicą.

Dokładne określenie świeżej masy jaja w okresie inkubacji jest teoretycznie możliwe, wiązałoby się jednak z jego zniszczeniem (Rahn i in. 1985). Większość gniazd bocianów jest trudno dostępna, a ich kontrola we wstępnym okresie wysiadywania nie jest zalecana z przyczyn ochroniarskich. Natomiast dokonywanie pomiarów ciężaru jaj w późniejszym okresie inkubacji daje wyniki zaniżone. Wynik odbiega od początkowego tym bardziej, im dłużej jajo jest wysiadywane. Możliwe jest jednak obliczenie tego parametru; konieczna do tego jest znajomość objętości całego jaja i jego ciężaru właściwego wkrótce po zniesieniu.

Ciężar właściwy zawartości jaj ptaków wynosi przeciętnie  $1,031$  g/cm<sup>3</sup>, a wartość ta u poszczególnych gatunków waha się w wąskich granicach ( $1,025$ - $1,038$  g/cm<sup>3</sup>). Istniejące różnice w gęstości powodowane są głównie różnym stosunkiem ilościowym żółtka do białka. Żółtko, zawierające więcej tłuszczu, ma nieco niższy ciężar właściwy (np.

Tabela 4. Wielkości zniszczeń bociana białego (EZ) na Górnym Śląsku w latach 1990-2002.  
 Table 4. Clutch size of the white stork (EZ) in Upper Silesia in years 1990-2002.

Rok Year	HPg	Liczba jaj w zniszczeniu (EZ) Clutch size (EZ)												Średnia±SE Average ±SE
		2		3		4		5		6		%		
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%		n	%
1990	15	-		3	20,0	9	60,0	3	20,0	-		-		4,00±0,17
1991	1	-		-		1	100	-		-		-		4,00
1992	14	1	7,1	4	28,6	6	42,9	3	21,4	-		-		3,79±0,24
1993	10	-		-		3	30,0	6	60,0	1	10,0	-		4,80±0,20
1994	11	-		2	18,2	3	27,3	6	54,5	-		-		4,36±0,24
1995	1	-		-		-		-		1	100,0	-		6,00
1996	18	-		3	16,7	10	55,5	5	27,8	-		-		4,11±0,16
1997	12	-		2	16,7	10	83,3	-		-		-		3,83±0,11
1998	21	-		2	9,5	5	23,8	14	66,7	-		-		4,57±0,15
1999	8	-		1	12,5	6	75,0	1	12,5	-		-		4,00±0,19
2000	12	-		1	8,3	6	50,0	5	41,7	-		-		4,33±0,19
2001	3	-		-		2	66,7	1	33,3	-		-		4,33±0,33
2002	7	-		1	14,3	2	28,6	4	57,1	-		-		4,43±0,30
Suma zniszczeń 1990-2002	133	1	0,8	19	14,3	63	47,4	48	26,1	2	1,5	-		4,23±0,64



Ryc. 37. Udział procentowy różnych wielkości zniesień bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 (n=133) i 1974-1989 (n=117) (dane z lat 1974-1989 wg: Profus 1991).

Fig. 37. Frequency distribution of White Stork clutches of different size in Upper Silesia in the years 1990-2002 (n=133) and 1974-1989 (n=117) (Profus 1991).

u kury domowej  $1,025 \text{ g/cm}^3$ ) niż białko ( $1,035 \text{ g/cm}^3$ ) (Rahn i Paganelli 1989). Dla bociana białego nie ustalono ciężaru właściwego płynnej zawartości jaja i z tego powodu do dalszych obliczeń przyjęto średnią wartość określona dla jaj ptaków ( $1,031 \text{ g/cm}^3$ ).

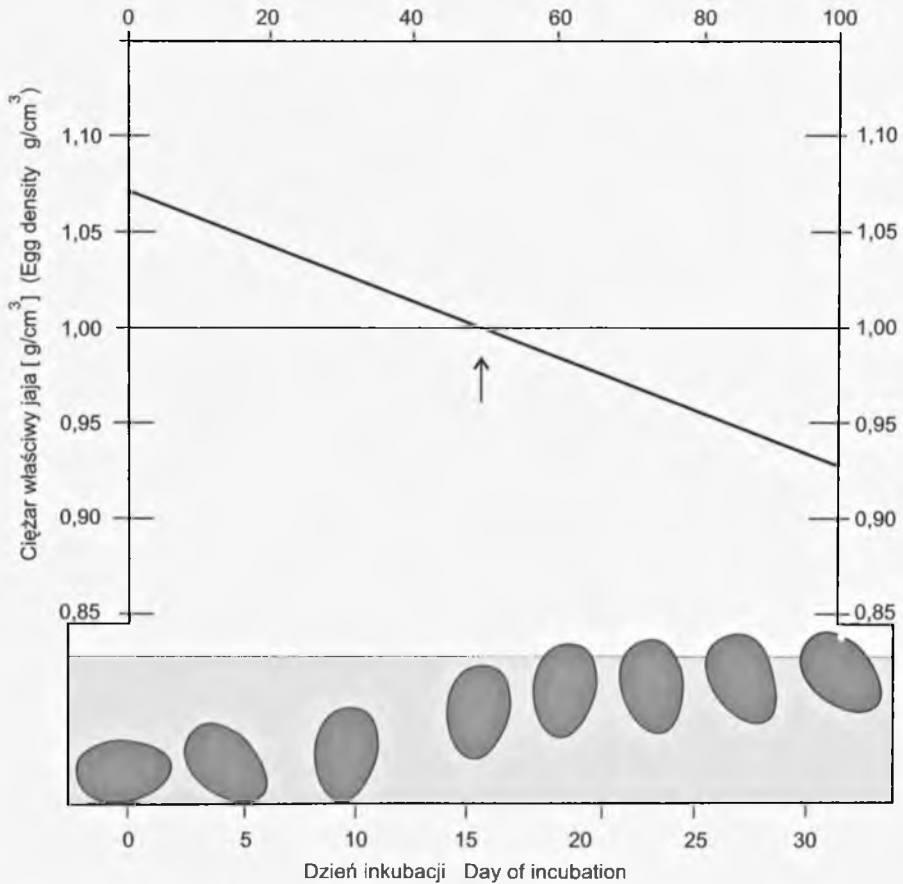
Ciężar właściwy skorupki ustalono na  $2,04 \text{ g/cm}^3$  (zakres:  $1,96\text{-}2,09 \text{ g/cm}^3$ ;  $n=8$ ), a błony na  $0,82 \text{ g/cm}^3$  (P. Profus, mat. niepubl.).

Aby obliczyć początkowy (maksymalny) i końcowy (minimalny) ciężar właściwy wysiadywanego jaja, konieczne było ustalenie ubytku masy w trakcie tego procesu. W tym celu dokonano kilkukrotnego pomiaru masy dziewięciu jaj (z trzech zniesień) w okresie od ich złożenia do początku rozpoczęcia wykluwania. Dla niektórych z nich nie udało się ustalić dokładnej masy końcowej i z tego powodu dane z ostatnich 2-3 dni wysiadywania zostały ekstrapolowane.

Wszystkie skontrolowane jaja, o łącznej masie  $1036 \text{ g}$  na początku wysiadywania, utraciły w trakcie jego przebiegu  $143 \text{ g}$  i tuż przed wykluwaniem piskląt ich łączną masę oceniono na  $893 \text{ g}$ . Przebieg tego zjawiska najlepiej opisuje równanie regresji:  $y = -0,4553x + 100,42$  przy  $r^2 = 0,998$ , gdzie  $y$  = masa jaja w dniu wysiadywania,  $x$  = dzień inkubacji.

Ciężar właściwy świeżo zniesionego jaja bociana białego obliczono znając początkową masę jaja oraz (wyliczoną) objętość całkowitą. Jego wartość oszacowano na  $1,074 \text{ g/cm}^3$ . Gęstość większa od ciężaru właściwego wody oraz brak komory powietrznej powoduje, że przed rozpoczęciem wysiadywania jajo włożone do naczynia z wodą leży poziomo na jego dnie. W miarę postępu inkubacji i rozwoju zarodka, jajo przyjmuje w wodzie charakterystyczne pozycje wynikające ze zmiany jego ciężaru właściwego

Zaawansowanie inkubacji [%] (Relative incubation period %)



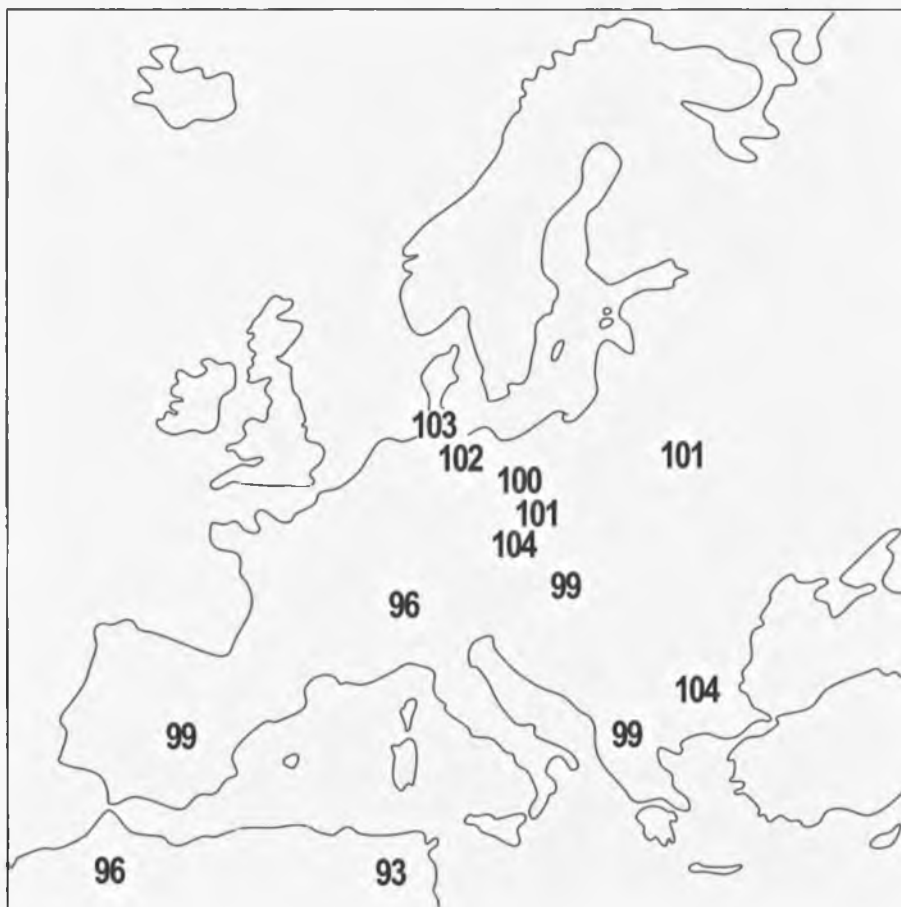
Ryc. 38. Położenie jaj bociana białego w naczyniu z wodą i zmiany ciężaru właściwego w trakcie inkubacji.

Fig. 38. Position of the White Stork egg in water, depending on a stage of embryo development (from the moment of egg laying to the moment of piercing the egg shell by a nestling).

oraz wielkości i kształtu komory powietrznej (Ryc. 38). Tuż przed wykuciem się piskląt ciężar właściwy jaja obliczono na  $0,926 \text{ g/cm}^3$ . W miarę wysiadywania, jaja bociana białego tracą 10,5-15,8% (średnio 13,8%) swojej masy wyjściowej.

Wartości masy jaj bocianów białych i innych gatunków ptaków podawane w niektórych publikacjach i podręcznikach często odbiegają od stanu rzeczywistego (Profus 1991). Przyczyna błędu bierze się stąd, że ich masy nie ustala się bezpośrednio po zniesieniu, ale później, na różnym etapie wysiadywania, czasami nawet tuż przed wykuciem się piskląt, i na ogół nie wspomina się o tym w metodyce badań.

Trudności te wyeliminowane zostały dzięki wprowadzeniu wzoru pozwalającego obliczyć objętość jaja bociana z wymiarów liniowych jaja. Wartość ta nie zmienia się w trakcie wysiadywania, a wyrażona jest tylko jedną liczbą, najbardziej obiektywnie cha-



Ryc. 39. Zmienność geograficzna rozmiarów jaj bociana białego w Europie i Afryce Północnej. Liczby oznaczają średnią objętość całkowitą jaja ( $\text{cm}^3$ ). Jaja z Czech, Słowacji i Węgier potraktowano jako 1 próbkę.

Fig. 39 Geographical variations in White Stork egg size in Europe and North Africa. Number denotes average egg volume ( $\text{cm}^3$ ). Eggs from the Czech Republic, Slovakia and Hungary were treated as one sample.

rakteryzującą wielkość jaja (Bogucki i Ożgo 1999, Profus i in. 2004). Poprzez zastosowanie tego wzoru – dysponując wymiarami liniowymi jaj (Profus 1991 i mat. niepubl.) – możliwe stało się obliczenie objętości całkowitej „statystycznego jaja” w różnych częściach zasięgu gatunku (Ryc. 39).

*Zmienność rozmiarów jaj w zniesieniach bociana na Górnym Śląsku.* Do analizy statystycznej wykorzystano tylko wyniki pomiarów pełnych lęgów. Przedmiotem analiz były: średnia długość i szerokość jaj, objętość całkowita oraz indeks kształtu wyrażony stosunkiem długości do szerokości, czyli elongacja. Ogólna charakterystyka rozmiarów jaj została przeprowadzona na podstawie średnich lęgowych, a nie cech pojedynczych jaj. Pozwoliło to uniknąć obciążenia statystycznego wynikającego z braku niezależności cech jaj wchodzących w skład danego lęgu (Bańbura i Zieliński 1998, Profus i in. 2004). Jedno ze zniesień, złożone z dwóch jaj: ekstremalnie dużego i małego, zostało



Tabela 5. Średnie rozmiary pełnych zniesień i ich zakres (Profus i in. 2004)

Table 5. Means and ranges of white stork egg measurements (Profus et al. 2004)

Cecha Trait	Średnie dla zniesień (SD) Clutch mean (SD)	Zakres (średnie dla zniesień) Range (clutch mean)	Zakres (wszystkie jaja) Range (all eggs)
Długość [mm] Length	72,10 (2,18)	65,73-78,08	59,0-83,1
Szerokość [mm] Breadth	52,19 (1,47)	48,35-55,65	46,3-56,7
Objętość [cm <sup>3</sup> ] Volume	100,49 (6,92)	82,45-118,02	75,46-135,12
Elongacja* Elongation	1,38 (0,05)	1,25-1,51	1,11-1,56
n	94	9	382

\* - indeks kształtu; stosunek długości do szerokości jaja - shape index; relation of length to breadth

Tabela 6. Powtarzalność rozmiarów jaj (r) bociana białego: długość, szerokość i współczynnik elongacji. Wszystkie współczynniki F są statystycznie istotne przy  $p < 0,00001$  (Profus et al. 2004)Table 6. Repeatability (r) of White Stork egg dimensions: length, breadth and elongation coefficient. All coefficient F are statistically significant at  $p < 0,00001$  (Profus et al. 2004)

Cecha Traite	Współczynnik F F-ratio	Stopnie swobody Degree of freedom d.f.	Powtarzalność Repeatability r	Granice ufności Confidence limits 95% CI
Długość Length	5,54	93	0,53	0,43-0,63
Szerokość Breadth	9,43	93	0,68	0,59-0,75
Objętość Volume	7,95	93	0,63	0,54-0,72
Elongacja Elongation	6,65	93	0,58	0,49-0,68

wyłaczone z analizy, bowiem nie spełniało założenia odnośnie do homogeniczności próby (Zar 1999). Próba obejmowała łącznie 95 zniesień zawierających po 2-5 jaj (średnio  $4,05 \pm 0,82$ ; SD) (Tab. 5-6). Współczynnik korelacji pomiędzy średnią długością a średnią szerokością jaj był statystycznie istotny ( $r_{94} = 0,25$ ,  $P = 0,0146$ ), lecz korelacja była słaba.

Największą zmienność pomiędzy analizowanymi 95 zniesieniami stwierdzono dla objętości całkowitej jaja ( $CV=4,37\pm 2,86$ ), następnie dla indeksu kształtu jaja ( $CV=2,68\pm 1,48$ ), długości jaja ( $CV=2,37\pm 1,46$ ) i jego szerokości ( $CV=1,68\pm 1,04$ ). Współczynnik zmienności różnił się istotnie dla rozmiarów jaj (test Friedman;  $\chi^2=124,251$ ,  $df=3$ ,  $n=94$ ,  $P<0,00001$ ) przy różnych wielkościach zniesienia. Nie stwierdzono natomiast istotnej różnicy pomiędzy analizowanym współczynnikiem zmienności objętości jaja w zależności od wielkości zniesienia (test Kruskala-Wallis,  $H_3=6,047$ ,  $P=0,1094$ ).

Średnia wyliczona powtarzalność dla długości, szerokości, objętości całkowitej i współczynnika kształtu wynosiła odpowiednio: 0,53, 0,68, 0,63, 0,58 (Tab. 5) i we wszystkich przypadkach była istotnie wyższa od zera. Oznacza to potwierdzenie tezy, iż najważniejszym źródłem zmienności cech jaj są indywidualne różnice między samicami.

W celu stwierdzenia, czy istnieje kompromis ewolucyjny pomiędzy rozmiarami jaj a ich liczbą w zniesieniu (ang. *trade-off*) zastosowano test jednoczynnikowej analizy wariancji. Nie stwierdzono jednak istotnych różnic w rozmiarach jaj w obrębie poszczególnych klas wielkości zniesień (odpowiednio dla długości, szerokości, objętości i współczynnika kształtu:  $F_{3,90}=0,587$ ,  $P=0,6249$ ;  $F_{3,90}=0,735$ ,  $P=0,5337$ ;  $F_{3,90}=0,570$ ,  $P=0,6363$ ;  $F_{3,90}=0,851$ ,  $P=0,4695$ ) (Profus i in. 2004).

### 2.3. Wykluwalność, sukces lęgowy i straty w lęgach

Na Górnym Śląsku, w latach 1990-2002 wykluwalność jaj obliczona dla 58 lęgów wynosiła 80,1% (Tab. 7). Odsetek wykluwających się piskląt zależał od wielkości zniesień. Największy procent piskląt wykluwał się w zniesieniach złożonych z 2-3 jaj (93,9%), w zniesieniach złożonych z 4 jaj był nieco mniejszy (90,6%). Najmniejszy procent piskląt wykluwał się w zniesieniach zawierających 5 i 6 jaj – średnio 67,5%.

Na Górnym Śląsku, zarówno wykluwalność jak i sukces lęgowy ustalono dla 111 par ze zniesieniami. Spośród nich, 9 zniesień ( $n=35$  jaj) uległo całkowitemu zniszczeniu w czasie inkubacji. Dla siedmiu udało się ustalić przyczyny strat, którymi były: upadki gniazd (3 razy), walki o gniazdo z obcymi bocianami (3 razy) i pożar gniazda (1 raz). Uwzględniając jedynie pary ze szczęśliwie odchowanymi pisklętami, sukces lęgowy wynosił 64,1% (Ryc. 40).

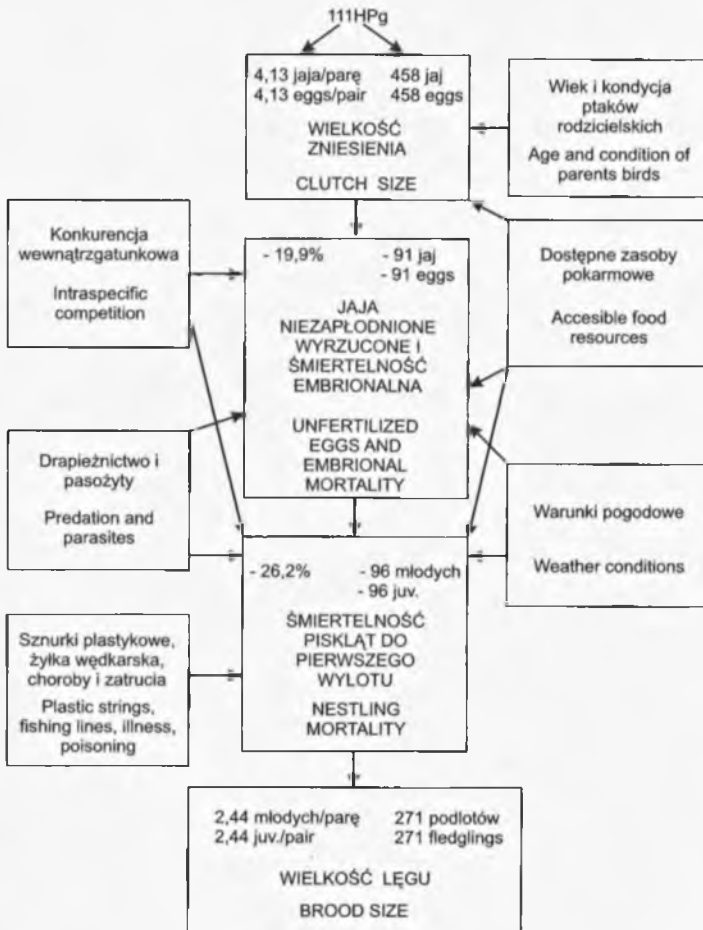
Sukces lęgowy bocianów na Górnym Śląsku był wyraźnie uzależniony od wielkości zniesień. Dla próbki 230 zniesień wykazano, że najwięcej młodych wyprowadzały pary składające po 5 i 6 jaj – odpowiednio 3,11 i 3,00 piskląt, ale ich sukces rozrodczy był najniższy (odpowiednio: 62,2 i 50,0% w relacji do zniesionych jaj) (Ryc. 41). Dość wysoka była również przeciętna liczba młodych odchowanych przez pary składające po 4 jaja. Wyprowadzały one średnio po 2,61 młodych, przy efektywności lęgów 65,2%. Średnia liczba piskląt wyprowadzonych przez bociany składające 2 i 3 jaja była najniższa (JZg odpowiednio 1,50 i 2,07), lecz te pary ponosiły proporcjonalnie najniższe straty w lęgach, dzięki czemu ich efektywność rozrodu była najwyższa (odpowiednio 75 i 69%).

Bardziej szczegółowej analizie poddano lęgi bocianów, w których dokonywano pomiarów jaj. Celem było stwierdzenie, czy istnieje zależność pomiędzy wiel-

Tabela 7. Wykluwalność piskląt (%SE) w zależności od wielkości zniesień na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 (n=58 HPm)

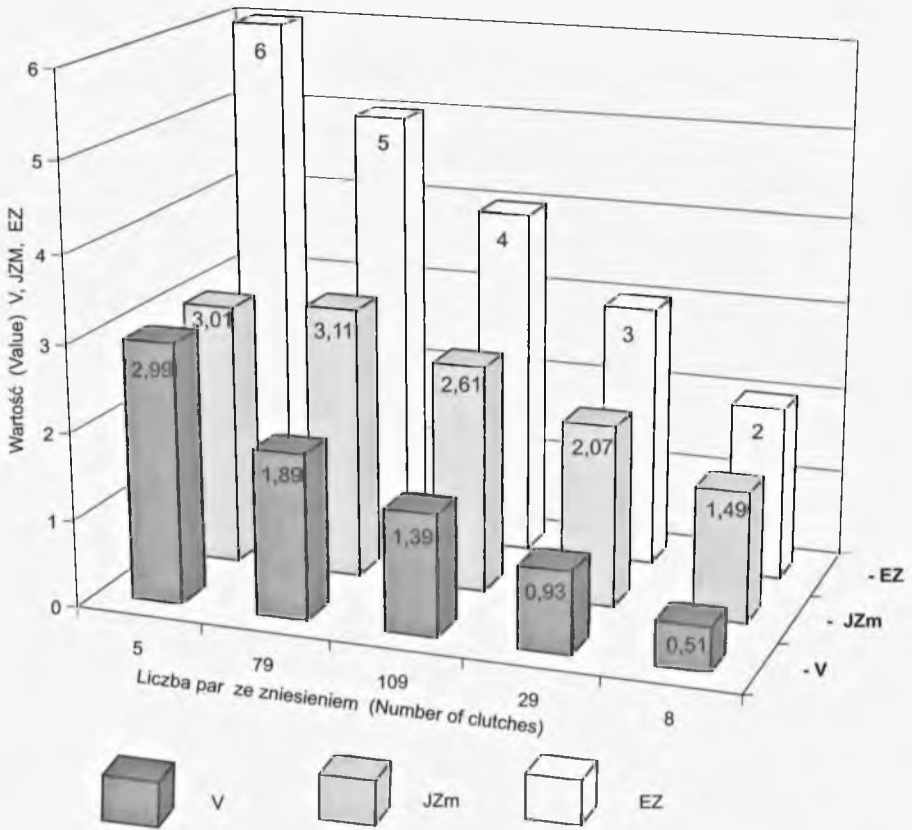
Table 7. Percentage of hatched nestlings (%SE) in relation to clutch size in Upper Silesia in 1990-2002 (n=58 HPm)

Liczba jaj w zniesieniu Clutch size	Liczba zniesień (HPm) Number of clutches (HPm)	Liczba zniesionych jaj /liczba wykłutych piskląt Number of laid eggs /number of hatched young	Średnia wielkość zniesień /średnia liczba wykłutych piskląt Average clutch size /average number of hatched young	Procent wykłutych piskląt (%SE) Hatching success (%SE)
3	11	33/31	3,00/2,82	97,3
4	24	96/87	4,00/3,63	90,6
5 i 6	23	117/79	5,09/3,43	67,5
Zakres/Range 3-6	$\Sigma = 58$	$\Sigma = 246/197$	Średnia/Mean 4,24/3,40	Średnia/ Mean 80,1



Ryc. 40. Główne czynniki kształtujące wielkość lęgu bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 (n=111 HPg).

Fig. 40. Main factors influencing the White Stork brood size in Upper Silesia in the years 1990-2002 (n=111 HPg).



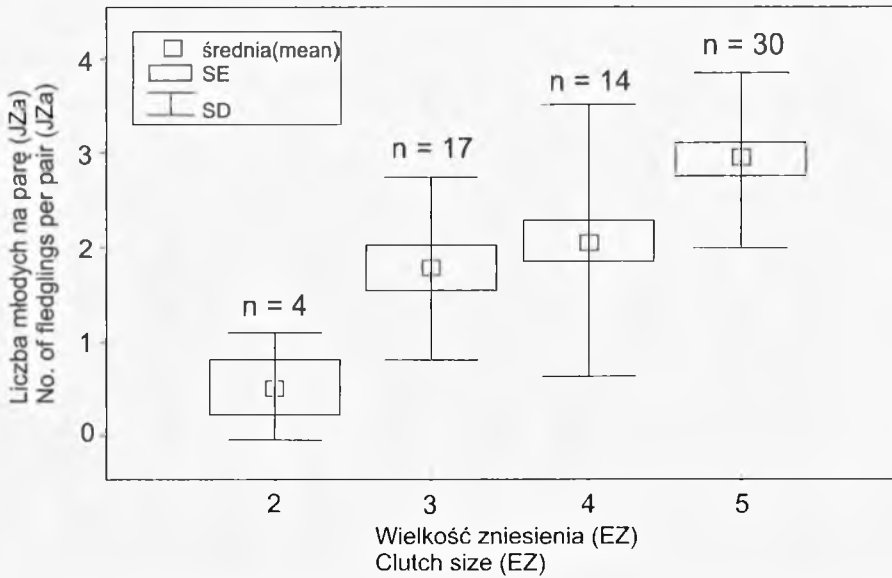
Ryc. 41. Średnia wielkość lęgu (JZm) i straty (V) dla par z młodymi w zależności od wielkości zniesień (EZ) na Górnym Śląsku w latach 1974-2002 (n=230 HPm).

Fig. 41. Average brood size (JZm) and losses (V) per pair with young, depending on clutch size (EZ) in Upper Silesia in the years 1974-2002 (n=230 HPm).

kością zniesień a liczbą wyprowadzonych piskląt oraz czy istnieje „optymalne zniesienie” (sensu Lack 1964). W tych analizach uwzględniono zarówno pary z udanymi lęgami (HPm) jak również te, których rozród zakończył się niepowodzeniem (HPo).

Wykazano istnienie istotnej zależności pomiędzy liczbą zniesionych jaj a liczbą odchowanych piskląt (korelacja Spermmana  $r_{95}=0,42$ ,  $P<0,0001$ ) oraz odnotowano istotne różnice pomiędzy średnią liczbą podlotów w odniesieniu do różnych wielkości zniesień (test Kruskala-Wallisa  $H_3=18,23$ ,  $P=0,0004$ ). Najbardziej „produktywne” okazały się pary ze zniesieniami złożonymi z 5 jaj, które wyprowadzały średnio więcej młodych w porównaniu do pozostałych par (test Studenta-Newmana-Kelusa,  $P<0,05$ ) (Ryc. 42; Profus i in. 2004).

*Masa świeżo wyklutych piskląt.* Na Górnym Śląsku określono masę pięciu świeżo wyklutych, ale już suchych piskląt, które wylęły się z jaj o znanej masie. Piskląta



Ryc. 42. Średnia liczba wyprowadzonych młodych na parę (JZa) w relacji do wielkości zniesienia (EZ) (Profus i in. 2004).  
 Fig. 42. Mean number of White Stork fledglings per pair (JZa) in relation to different clutch size (EZ) (Profus et al. 2004).

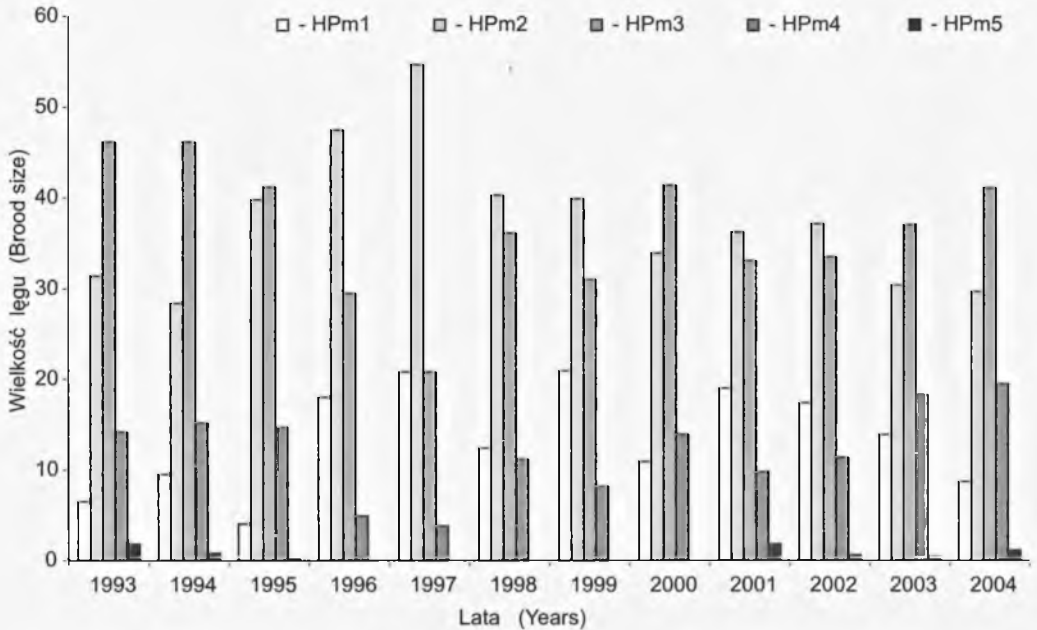
ważyły 52, 74, 79, 79 i 82 g. Próbkę ta była zbyt mała jako podstawa ewentualnych dalszych analiz, uzyskane wartości połączone więc z analogicznymi danymi ze Szwajcarii (Bloesch 1982, 1984), a wyniki omówiono w dyskusji.

*Długość przebywania młodych w gniazdach i terminy osiągnięcia zdolności do lotu.* Jak już wspomniano wcześniej, świeżo wyklute pisklęta nie mają zdolności regulowania temperatury ciała i muszą być ogrzewane przez ptaki dorosłe. Przez pierwsze 4-6 dni życia jest to główne zajęcie rodzica przebywającego w gnieździe. Przez kolejne 20-24 doby pisklęta w dalszym ciągu pozostają pod opieką jednego z rodziców, który chroni je przed ulewnymi opadami deszczu, nadmiernym nasłonecznieniem i drapieżnikami. W sumie więc przez 20-30 dni jeden z dorosłych ptaków jest stale obecny na gnieździe, drugi w tym czasie zajmuje się zdobywaniem pokarmu. W późniejszym okresie zapotrzebowanie młodych na pokarm gwałtownie wzrasta, dostarczają go więc oboje rodzice, a podloty pozostają w gnieździe bez opieki.

Na Górnym Śląsku pisklęta przebywają w gniazdach przeciętnie  $64,2 \pm 0,69$  dnia (SE;  $n=21$ ). Średni termin pierwszego wylotu młodych przypada na 30 lipca ( $n=190$ ). Młode, po osiągnięciu zdolności do lotu, zwykle jeszcze od 1 do 3 tygodni żerują w pobliżu gniazda i w nim nocują, a lęgowisko opuszczają najczęściej około połowy sierpnia, kilka do kilkunastu dni wcześniej niż ptaki rodzicielskie. Dorosłe bociany odlatują z miejsca lęgu w okresie od 9. sierpnia do 10. września (przeciętnie 27. sierpnia).

#### 2. 4. Wielkość lęgu i regionalne różnice w liczbie wyprowadzanych młodych

Wielkość lęgu, czyli liczba odchowanych podlotów jest miarą sukcesu rozrodczego pary ptaków. W odniesieniu do populacji ten parametr demograficzny można wyrazić



Ryc. 43. Udział procentowy różnych wielkości lęgu bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1993-2004 (n=3347).

Fig. 43. Frequency distribution of different White Stork brood sizes in Upper Silesia in 1993-2004 (n=3347).

dwojako: jako przeciętną wielkość lęgu, czyli średnią liczbę młodych w przeliczeniu na statystyczną parę z udanym lęgiem (JZm), albo jako proporcje poszczególnych kategorii wielkości lęgu w ogólnej liczbie lęgów (Bogucki 1994).

Wielkość lęgu wyrażona wskaźnikiem reprodukcji JZm nie uwzględnia frakcji par z lęgami nie zakończonymi sukcesem. Są to pary, których jaja są niezaplodnione lub zostają zniszczone /HPo(g)/ oraz pary, których wszystkie młode padły przed pierwszym wylotem z gniazda /HPo(m)/. Wskaźnik reprodukcji JZm wyraźnie odzwierciedla ilość dostępnego na miejscu lęgu pokarmu, a w mniejszym stopniu również wpływ czynników atmosferycznych. Przydatny do wykazania różnic w reprodukcji jest też wskaźnik JZa, przy obliczaniu którego uwzględnia się wszystkie pary o znanym efekcie reprodukcyjnym, również te, które utraciły lęgi, a nawet te bez zniesień /HPo(o)/.

Do analiz wykorzystano 3347 informacji o wielkości lęgu bociana białego zebranych w latach 1993-2004 na terenie Górnego Śląska. Zsumowane dane z różnych powierzchni cząstkowych odnoszące się do jednego sezonu stanowią jedną próbę (Tab. 8). Aby różnice w liczbie informacji z różnych lat nie wpływały w znaczący sposób na końcowe wyniki, zgodnie z sugestią Boguckiego (1994) do analiz użyto jedynie udziałów procentowych wielkości lęgów HPm1 ... HPm5 w ogólnej liczbie lęgów par zakończonych sukcesem (HPm) w danym roku.

W ciągu 12 lat badań, średnia wielkość lęgu bociana białego wynosiła 2,57 podlota na parę z sukcesem lęgowym, a zmienność średniej wartości JZm wahała się od 2,08 (w roku 1997) do 2,75 (w roku 2004). Średnie udziały procentowe lęgów różnej wielkości (HPm 1... HPm 5) w ogólnej liczbie 3347 analizowanych lęgów udanych oraz inne charakterystyki statystyczne zawarte są w tabeli 9.

Tabela 8. Liczba gniazd bociana białego z określoną liczbą odchowanych podlotów odnotowanych na Górnym Śląsku w latach 1993-2004

Table 8. Number of White Stork nests with determined brood size (number of fledglings) recorded in Upper Silesia in 1993-2004

Rok Year	Liczba lęgów Number of broods	Liczba podlotów Number of fledglings					JZm
		1.	2.	3.	4.	5.	
1993	169	11	53	78	24	3	2,73
1994	665	63	189	307	101	5	2,69
1995	768	31	306	316	113	2	2,67
1996	183	33	87	54	9	0	2,21
1997	106	22	58	22	4	0	2,08
1998	258	32	104	93	29	0	2,46
1999	158	33	63	49	13	0	2,27
2000	295	32	100	122	41	0	2,58
2001	163	31	59	54	16	3	2,39
2002	167	29	62	56	19	1	2,41
2003	230	32	70	85	42	1	2,61
2004	185	16	55	76	36	2	2,75
Razem Total	3347	365	1206	1312	447	17	
Srednia Mean							2,57

Zwraca uwagę zbliżona liczba lęgów zawierających po dwa i trzy podloty (Ryc. 43). Zmienność udziału wielkości lęgów HPm1 – HPm4 nie jest zbyt duża, a jedynie zmienność udziału lęgów HPm5 znacznie odbiega od średniej. Liczbowo wyrażają to współczynniki zmienności  $V$ , których układ wartości jest bardzo charakterystyczny i zawiera w sobie biologicznie ważne informacje. Najmniejszą, niemal identyczną zmienność wykazuje udział lęgów z trzema ( $V=20\%$ ) i dwoma ( $V=21\%$ ) młodymi. Są to jednocześnie najczęstsze kategorie wielkości lęgu, obejmujące łącznie 75,2% wszystkich lęgów. Zakres zmienności udziału par HPm2 zawiera się w granicach od 28,4% w 1994 r. do 54,7% w 1997 r. (średnio 37,4%), a par HPm3 odpowiednio od 20,8% w 1997 r. do 46,2% w latach 1993 i 1994 (średnio 36,4%).

Większą zmiennością charakteryzują się udziały lęgów dużych, złożonych z czterech młodych ( $V=40\%$ ), oraz lęgów najmniejszych tylko z jednym podlotem ( $V=41\%$ ). Zakres udziału zmienności par HPm4 zawiera się w granicach od 5% do 20% przy wartości średniej około 12%, a lęgów HPm1 od 4% do 21% przy średniej 13,5%. Największą zmiennością charakteryzują się udziały lęgów złożone z pięciu młodych, a przyczyną tego jest skrajnie asymetryczny rozkład ich liczebności. Zawiera się on w granicach od 0% do 1,8% przy średniej wartości nie przekraczającej 0,6% i modalnej równej 0.

Tabela 9. Charakterystyka statystyczna procentowych udziałów różnych wielkości lęgów bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1993-2004 (n = 12)

Table 9. Statistical characteristics of determined brood-size percentage in White Stork in Upper Silesia in 1993-2004 (n = 12)

HPm	Średnio % Average %	SD	SE	minimum minimum	maksimum maximum	V
1	13,50	5,72	1,65	4,0	20,9	0,42
2	37,44	7,75	2,24	28,4	54,7	0,21
3	36,43	7,40	2,14	20,8	46,2	0,20
4	12,09	4,86	1,40	4,9	19,5	0,40
5	0,57	0,68	0,20	0,0	1,8	1,20

Tabela 10. Macierz korelacji procentowych udziałów wielkości lęgu (HPm1 ... HPm5) bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1993-2004 (n = 12). Druk tłusty – korelacje istotne statystycznie

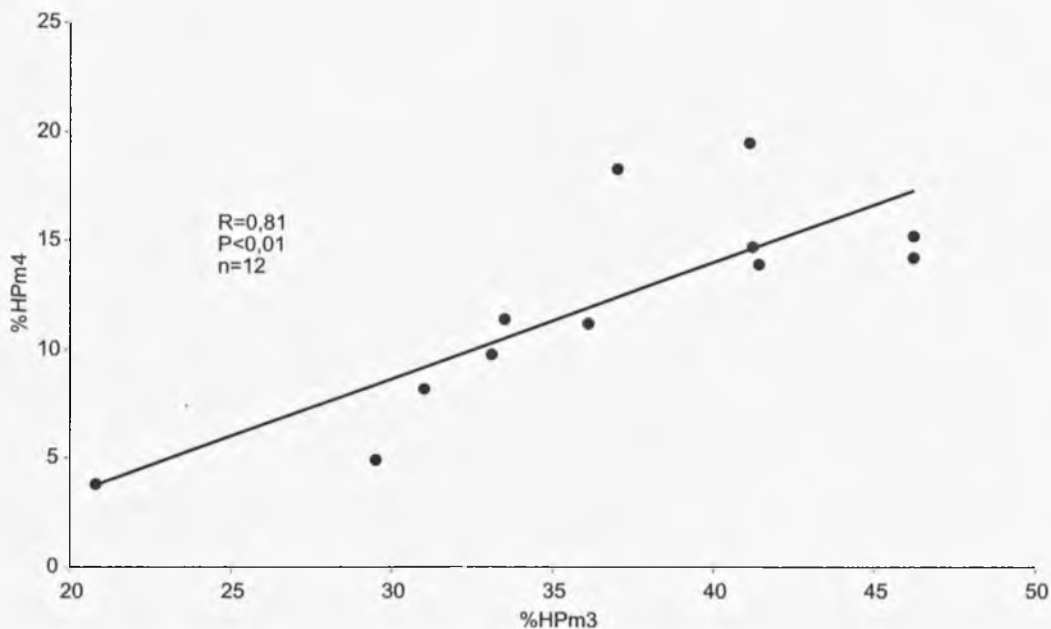
Table 10. The correlation matrix of the percentage of brood-sizes (HPm1 ... HPm5) in the White Stork of Upper Silesia in 1993-2004 (n = 12). Statistically significant correlations are given in bold

	HPm2	HPm3	HPm4	HPm5
HPm1	0,57 >0,05	<b>-0,87</b> <0,001	<b>-0,74</b> <0,001	-0,27 >0,05
HPm2		<b>-0,86</b> <0,001	<b>-0,88</b> <0,001	-0,54 >0,05
HPm3			<b>0,81</b> 0,001	0,44 >0,05
HPm4				0,36 >0,05

Stwierdzono, iż pomiędzy frekwencjami lęgów o różnej wielkości istnieją – niekiedy nawet silne – związki statystyczne (Tab. 10), które najlepiej ilustruje współczynnik determinacji ( $r^2$ ). Wskazuje on, jaką część zmienności jednej cechy można wyjaśnić zmiennością drugiej. Najsilniejsze korelacje stwierdzono pomiędzy następującymi wielkościami lęgu: 1) HPm1 i HPm3;  $r^2=76\%$ ; 2) HPm1 i HPm4;  $r^2=55\%$ ; 3) HPm2 i HPm3;  $r^2=74\%$ ; 4) HPm3 i HPm4;  $r^2=77\%$  oraz 5) HPm3 i HPm4;  $r^2=66\%$ , przy czym cztery pierwsze związki są ujemne, a piąty – dodatni. Wszystkie te korelacje są statystycznie bardzo wysoko istotne (Ryc. 44, 45).

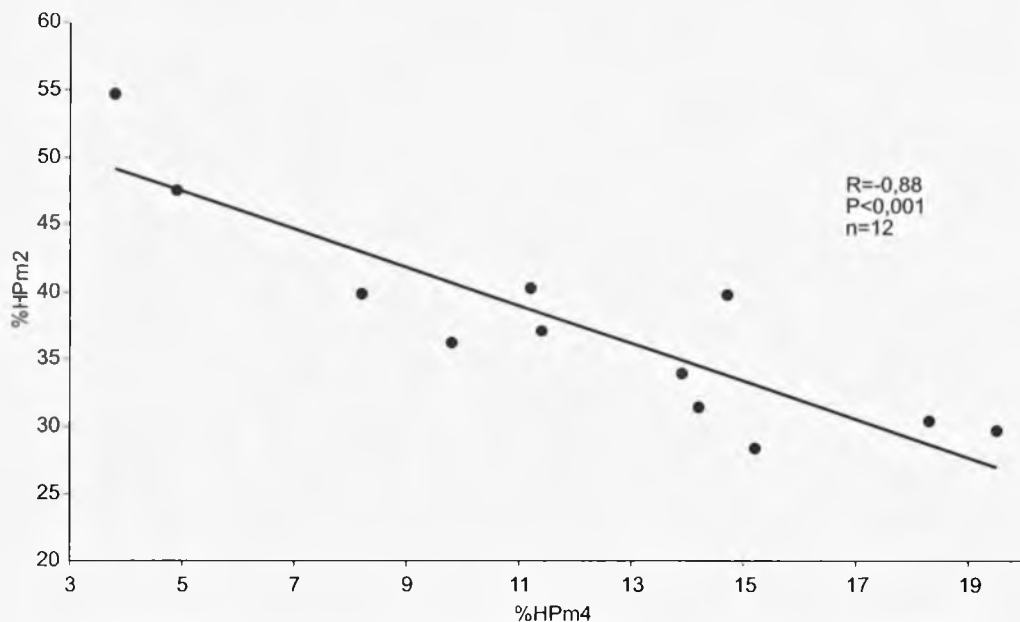
Współczynniki korelacji zebrane w tabeli 11 określają związek średniej liczby młodych odchowanych przez pary z udanym lęgiem (JZm) z procentowym udziałem poszczególnych wielkości lęgów. Okazuje się, że wszystkie korelacje – poza jedną, obliczoną dla bardzo nielicznej próby (HPm5) – są istotne statystycznie. Potwierdza się fakt najsilniejszego związku zmienności JZm z liczbą lęgów z trzema młodymi ( $r^2=90\%$ ) oraz znacznego wpływu liczby lęgów z czterema podlotami ( $r^2=88\%$ ) na tę wartość. Współczynniki determinacji dla lęgów HPm1 i HPm2 wynoszą odpowiednio 79% i 76%, a zatem wpływ par z jednym i dwoma młodymi na współczynnik reprodukcji JZm jest również wysoki (Ryc. 46, 47).





Ryc. 44 Korelacja frekwencji pomiędzy wielkościami lęgu (%HPm3 i %HPm4) bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1993-2004.

Fig. 44. Frequency correlation between brood sizes (%HPm3 and %HPm4) in the White Stork in Upper Silesia in 1993-2004.



Ryc. 45. Korelacja frekwencji pomiędzy wielkościami lęgu (%HPm4 i %HPm2) bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1993-2004.

Fig. 45. Frequency correlation between brood sizes (%HPm4 and %HPm2) in the White Stork in Upper Silesia in 1993-2004.

Tabela 11. Korrelacja udziału procentowego wielkości lęgu (HPm1 ... HPm5) i średniej liczby podlotów na parę z sukcesem lęgowym (JZm) bociana białego na Górnym Śląsku w latach 1993-2004 (n = 12). Druk tłusty – korelacja istotna statystycznie

Table 11. Correlation between the percentage of brood-sizes (HPm1 ... HPm5) and the average number of fledglings per successful pair (JZm) in the White Stork of Upper Silesia in 1993-2004 (n = 12). Statistically significant correlations are given in bold

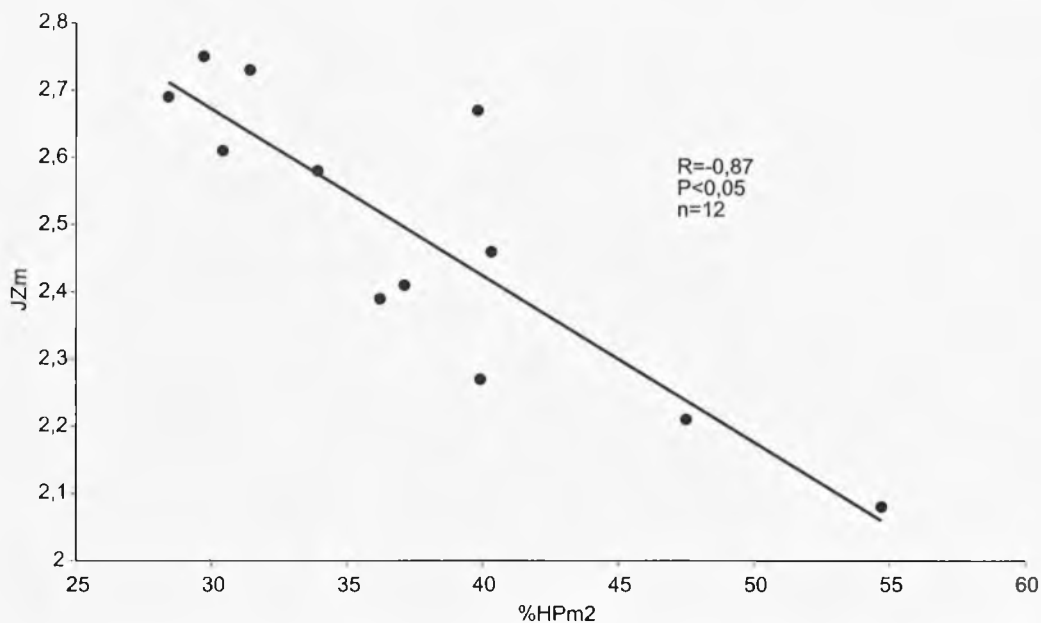
HPm	r	p	r <sup>2</sup> x100%
HPm1	<b>-0,89</b>	p<0.05	79
HPm2	<b>-0,87</b>	p<0.05	76
HPm3	<b>+0,95</b>	p<0.05	90
HPm4	<b>+0,93</b>	p<0.05	88
HPm5	+0,47	p<0.05	22

*Efekty rozrodu w nowo zbudowanych gniazdach.* Najwięcej danych dotyczących tego zagadnienia zebrano na Podhalu, Orawie i Spiszu. W latach 1995-2002 bociany założyły tam 50 nowych gniazd. Większość z nich (39) zbudowanych zostało przez pary ptaków i we właściwym terminie (kwiecień i pierwsza połowa maja). Natomiast pozostałe gniazda (11) zbudowały osobniki samotne (HE) oraz pary opóźnione, które przebywały w omawianym terenie przez 2-4 tygodnie (kategoria HB2), w pełni trwania sezonu rozrodczego.

Wykazano, że udział udanych lęgów w zgrupowaniu par rozpoczynających sezon lęgowy od zbudowania nowego gniazda (n=39) jest istotnie statystycznie mniejszy niż wśród par zajmujących gniazda zeszłoroczne i starsze (test  $\chi^2=21,45$ , df=1, p<0,001; n=472).

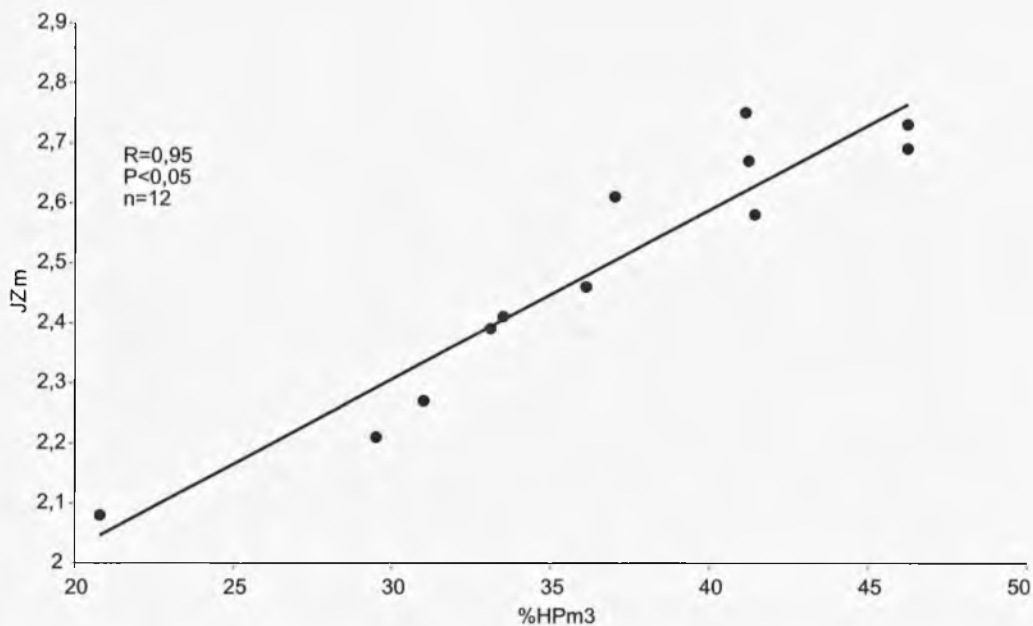
Wśród par zakładających nowe gniazdo, aż 64% pozostawało bez młodych (n=39). Natomiast wśród par zajmujących gniazda zlokalizowane na tym samym terenie, lecz istniejące dwa sezony lub dłużej, lęgów nie wyprowadziło tylko 29,7% (n=472). Udział par z nieudanymi lęgami znajduje najwyraźniejsze odbicie w jednym ze wskaźników rozrodu – JZa. Jest on bardzo niski (0,97) w grupie par budujących nowe gniazda, natomiast wśród bocianów zasiedlających gniazda starsze jest on dwukrotnie wyższy (1,96) (Ryc. 48, 49). Drugi ze standardowych wskaźników reprodukcji, określający średnią wielkość lęgu par z udanymi lęgami (JZm) jest w obu zgrupowaniach niemal identyczny. Może to wskazywać, iż wśród par budujących nowe gniazda znajdują się nie tylko osobniki młode, które charakteryzuje niska wartość wskaźnika JZm, ale również osobniki bardziej doświadczone, a zatem starsze, które prawdopodobnie już wcześniej przechodziły rozród.

*Sukces rozrodczy a terminy przylotów.* Końcowy efekt lęgu, mierzony średnią liczbą wyprowadzonych młodych, jest limitowany nie tylko przez lokalne warunki siedliskowe, ale także terminami przylotów. Te z kolei uzależnione są od warunków na zimo-



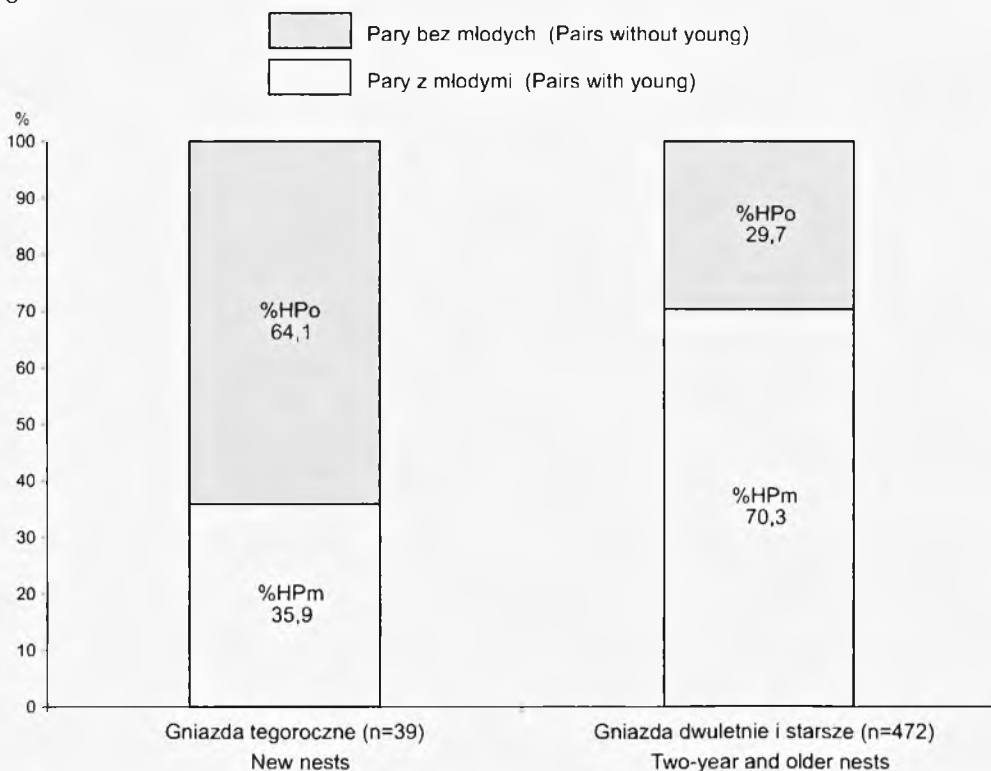
Ryc. 46. Korelacja frekwencji wielkości lęgu bociana białego (%HPm2) i średniej liczby młodych wyprowadzanych przez parę z udanym lęgiem (JZm) na Górnym Śląsku w latach 1993-2004.

Fig. 46. Frequency correlation between brood size (%HPm2) and (JZm) in the White Stork in Upper Silesia in 1993-2004.



Ryc. 47. Korelacja frekwencji wielkości lęgu bociana białego (%HPm3) i średniej liczby młodych wyprowadzanych przez parę z udanym lęgiem (JZm) na Górnym Śląsku w latach 1993-2004.

Fig. 47. Frequency correlation between brood size (%HPm3) and (JZm) in the White Stork in Upper Silesia in 1993-2004.



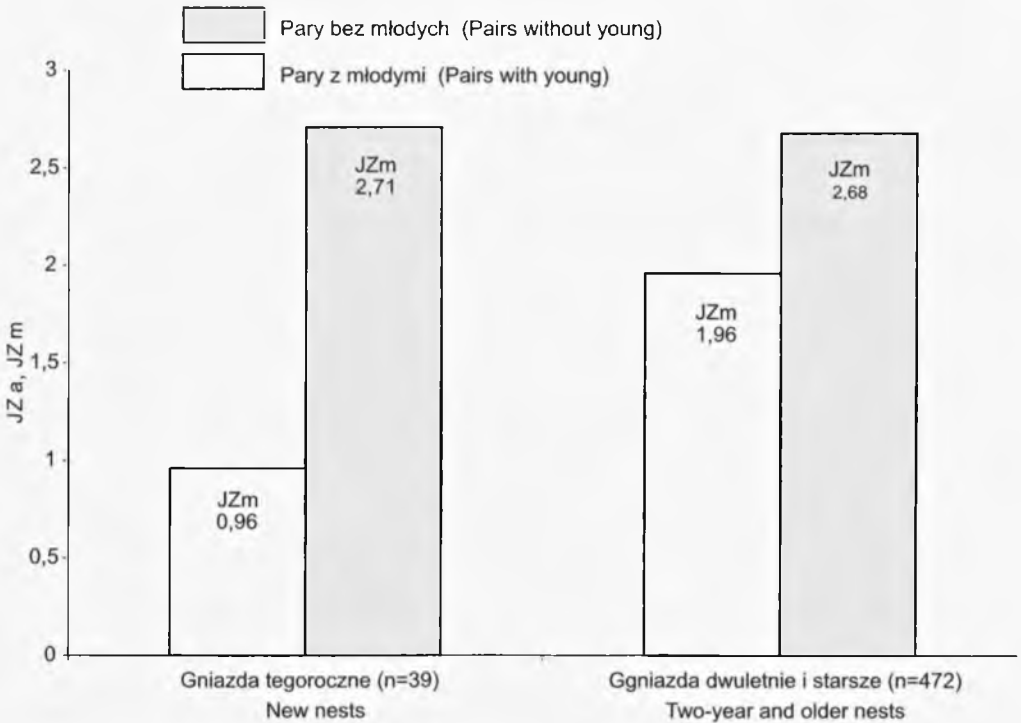
Ryc. 48. Różnice w udziale par z młodymi (%HPm) i par bez młodych (%HPo) bociana białego zasiedlających gniazda dwuletnie i starsze oraz tegoroczne na Podhalu i terenach sąsiednich.

Fig. 48. Differences in the reproduction indices HPm and HPO in White Storks from the Podhale region, occupying at least two-year old nests or building new nests.

wiskach i podczas wiosennej migracji. Pomędzy terminem rozpoczęcia lęgu a liczbą odchowanych podlotów istnieje istotna ujemna korelacja ( $r=-0,350$ ,  $p<0,001$ ,  $n=104$ ; Ryc. 50). Dysponując materiałem z Górnego Śląska dla ośmiu sezonów można zauważyć, że zależności pomiędzy terminami przylotu na gniazda a efektami lęgu są bardzo wyraźne (Ryc. 51). Z oczywistych względów najbardziej czuły dla wykazania tych relacji jest wskaźnik rozrodu JZa, którego wielkość uzależniona jest od sumarycznej liczby odchowanych podlotów oraz od sumy uczestniczących w rozrodzie par z udanymi i nieudanymi lęgami. Gdy w danym roku przyloty były opóźnione i do połowy kwietnia powróciło niewiele bocianów, wówczas wskaźniki rozrodu były niskie. W latach, gdy ptaki pojawiały się wcześniej, wskaźnik reprodukcji JZa był wysoki.

Wyraźny wpływ na wielkość zniesień i efektywność rozrodu ma termin rozpoczęcia lęgów. Skutkiem opóźnień jest wzrastający z upływem czasu odsetek strat w lęgach (V). Dla par przystępujących do lęgów do 15. kwietnia efektywność lęgów wynosi średnio 73,7% ( $JZm=3,04$ ), a dla bocianów rozpoczynających składanie jaj po 6. maja wartość ta wynosi tylko 47,6% ( $JZm=1,51$ ) (Tab. 12, Ryc. 52).

Liczba odchowanych podlotów dla dwóch wybranych lat (1997 i 2002) korelowała ujemnie zarówno z terminem przylotu pierwszego (1997;  $r1=-0,33$ ,  $p=0,086$ ,  $n=43$ ;



Ryc. 49. Średnia liczba odchowanych podlotów przez statystyczną parę z gniazdem (JZa) i parę z udanym lęgiem (JZm) w gniazdach dwuletnich i starszych oraz tegorocznych na Podhalu i terenach sąsiednich.

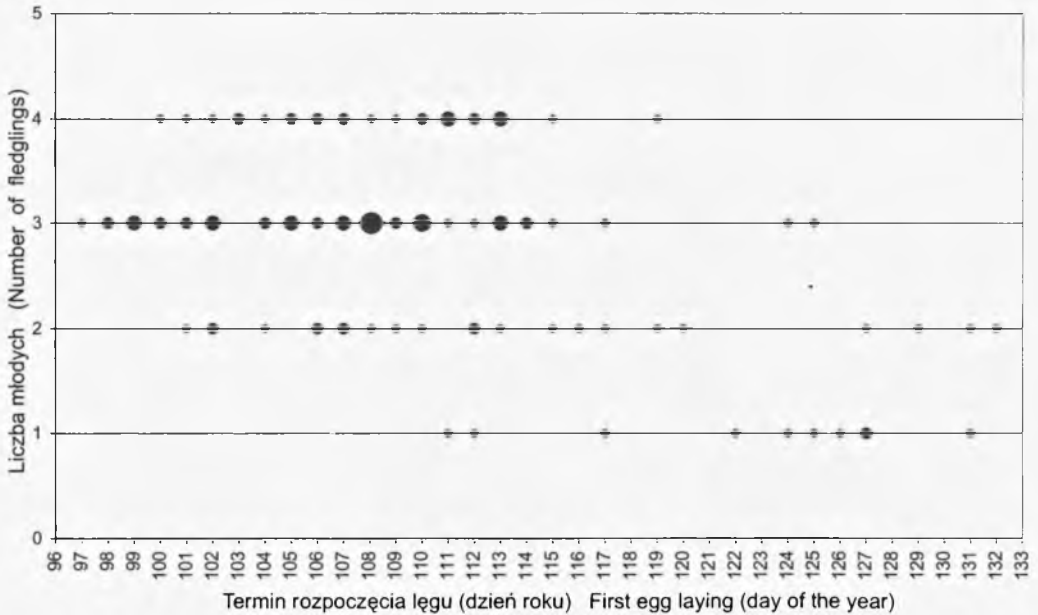
Fig. 49. Average number of raised fledglings per statistical pair (JZa) and pair with successful brood (JZm) in the Podhale region in the nests occupied for at least two years and in the newly built nests.

2002:  $r_1 = -0,037$ ,  $p = 0,0047$ ,  $n = 58$ ), jak i drugiego ptaka (1997:  $r_1 = -0,41$ ,  $p = 0,0059$ ,  $n = 43$ ; 2002:  $r_2 = 0,040$ ,  $p = 0,0017$ ,  $n = 58$ ) (Ryc. 53-56).

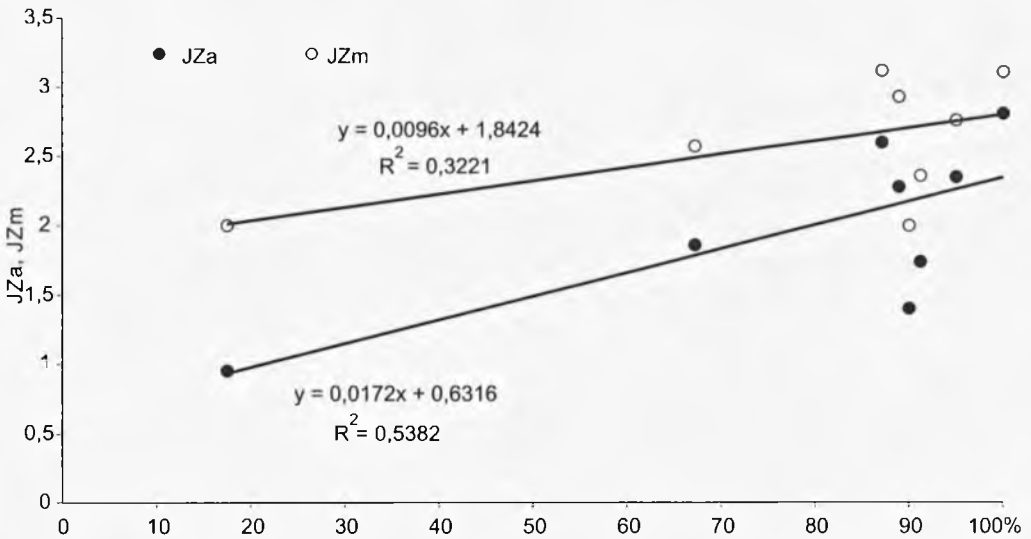
Konsekwencją późnych przylotów jest wysoki odsetek par bez lotnych młodych (% HPe) i niskie wskaźniki reprodukcji (JZa). Mniejsza jest produkcja młodych zarówno w skali populacji, jak i w przeliczeniu na statystyczną parę lęgową. Zaznaczyło się to na Górnym Śląsku szczególnie jaskrawo w roku 1997, kiedy to, np. spośród 46 par o znanych terminach przylotu ani jednej nie udało się odchować 4 młodych (por. Ryc. 53-54).

## 2.5. Zagęszczenie populacji a wskaźniki reprodukcji

W celu ustalenia tej zależności, wykorzystano materiały uzyskane we wcześniejszych badaniach przeprowadzonych na bocianach zasiedlających jedną z największych kolonii w Europie, w miejscowości Lwowiec na Mazurach (Peterson i in. 1999). W latach 1974-1997 liczba zajętych gniazd wahała się tam od 13 do 39. Analizie poddano efektywność reprodukcji par zasiedlających tę kolonię w dwóch okresach: niższej liczebności, gdy kolonia liczyła najwyżej 15 par, oraz wysokiej liczebności, gdy zasiedlała ją 21-39 par. Wykazano obecność istotnych różnic pomiędzy tymi okresami



Ryc. 50. Zależność pomiędzy terminem rozpoczęcia lęgu a liczbą odchowanych młodych bociana białego na Górnym Śląsku (korelacja Spearmana  $r_s = -0,350$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 104$ ). Zróżnicowana wielkość znaków odpowiada liczbie przypadków (1-5).  
 Fig. 50. Correlation between the laying date and the number of raised young in Upper Silesia (Spearman correlation  $r_s = -0,350$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 104$ ). Size of symbols corresponds to the number of cases (1-5).

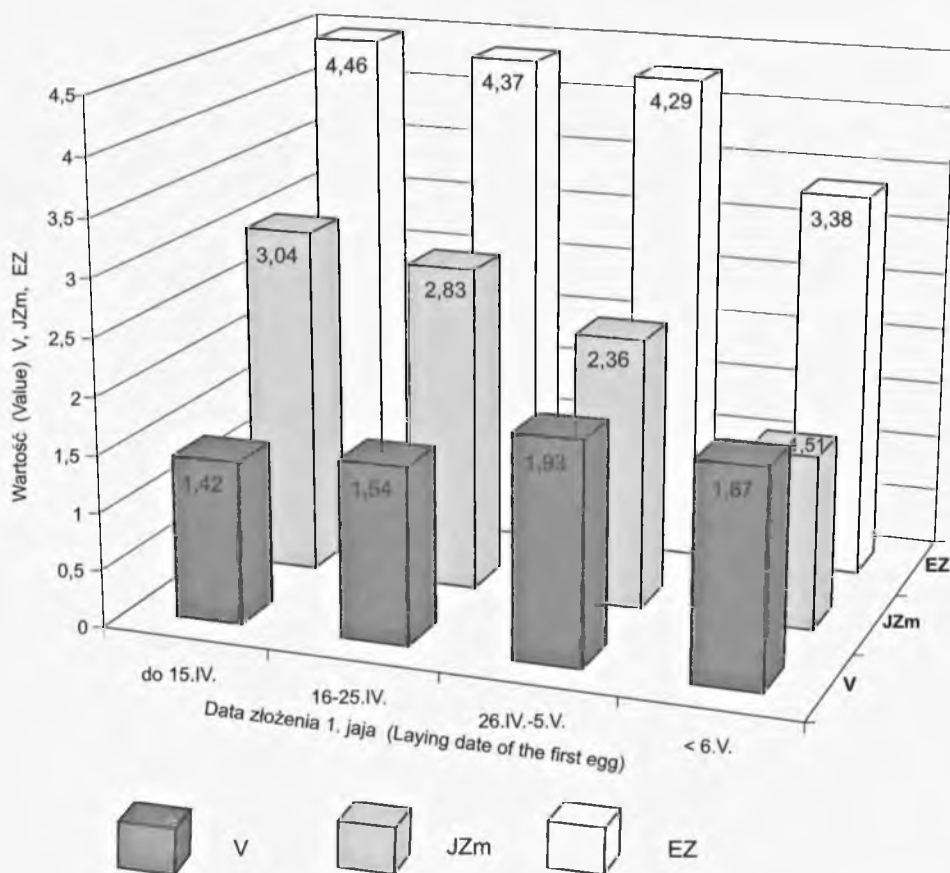


Ryc. 51. Zależność między terminem zajęcia gniazda przez drugiego partnera z pary a wskaźnikami reprodukcji (JZa, JZm) na Górnym Śląsku ( $n = 8$ ).  
 Fig. 51. Correlation between the date of nest occupation by the second partner and reproduction indices (JZa, JZm) in Upper Silesia ( $n = 8$ ).

Tabela 12. Sukces lęgowy par (% BE) oraz ich straty w lęgach (% V) w zależności od terminu rozpoczynania lęgów na Górnym Śląsku w latach 1974-1988 (Profus 1991) i 1990-2002

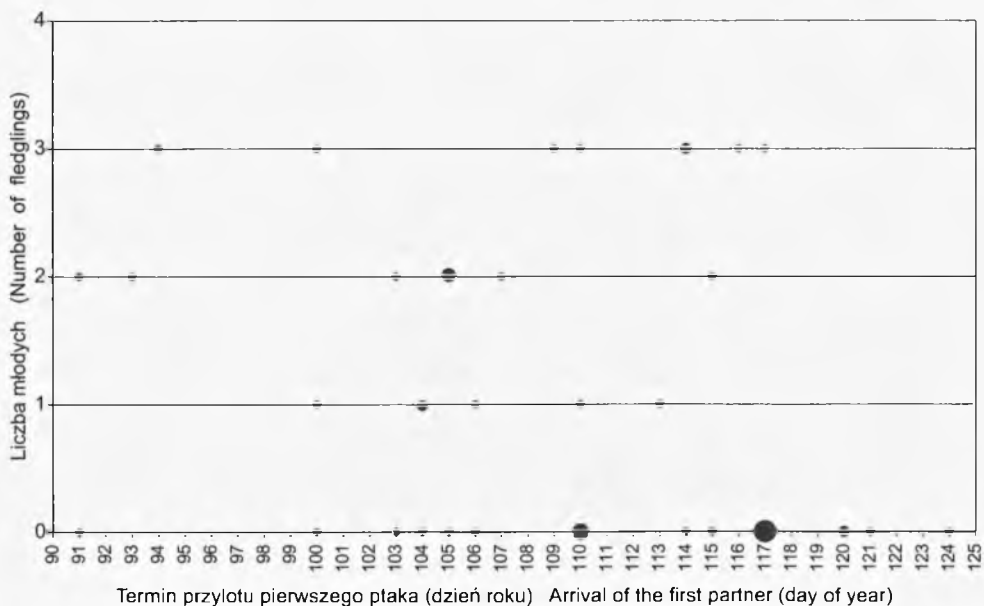
Table 12. Breeding success of pairs (% BE) and their losses in broods (% V) depending on the start of egg laying in Upper Silesia in 1974-1988 (Profus 1991) and 1990-2002

Początek składania jaj Start of egg laying	1974-1988 (n=78)		1990-2002 (n=100)		1974-2002 (n=178)	
	% BE	% V	% BE	% V	% BE	% V
Do/to 15.04	84,8	15,2	68,2	31,8	73,7	26,3
16-25.04	65,8	34,2	64,8	35,2	65,0	35,0
26.04.-5.05.	57,2	42,8	55,0	45,0	56,0	44,0
6.05 i później/and later	50,0	50,0	44,4	56,6	47,6	52,4



Ryc. 52. Wielkość zniesienia (EZ), wielkość lęgu (JZm) i straty w lęgach (V) par bociana z młodymi (HPm) w zależności od terminu złożenia pierwszego jaja na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 (n=100).

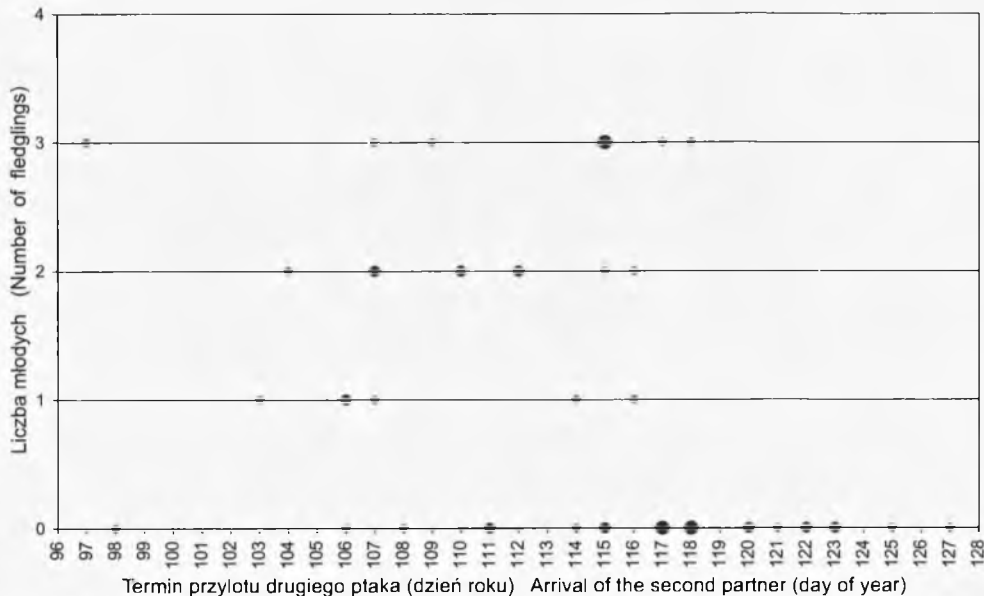
Fig. 52. Clutch size (EZ), brood size (JZm) and losses in broods (V) in White Stork pairs with young (HPm), depending on the first egg laying date in Lower Silesia in the years 1990-2002 (n=100).



Termin przylotu pierwszego ptaka (dzień roku) Arrival of the first partner (day of year)

Ryc. 53. Zależność pomiędzy terminem przylotu pierwszego bociana z pary a liczbą odchowanych młodych na Górnym Śląsku w roku 1997 (korelacja Spearmana  $r_s = -0,318$ ;  $p=0,031$ ;  $n = 46$ ). Zróżnicowana wielkość znaków odpowiada liczbie przypadków (1-5).

Fig. 53. Correlation between the date of arrival of the first breeding partner to a nest and the number of raised young in Upper Silesia in 1997 (Spearman correlation  $r_s = -0,318$ ;  $p=0,031$ ;  $n = 46$ ). Size of symbols corresponds to the number of cases (1-5).

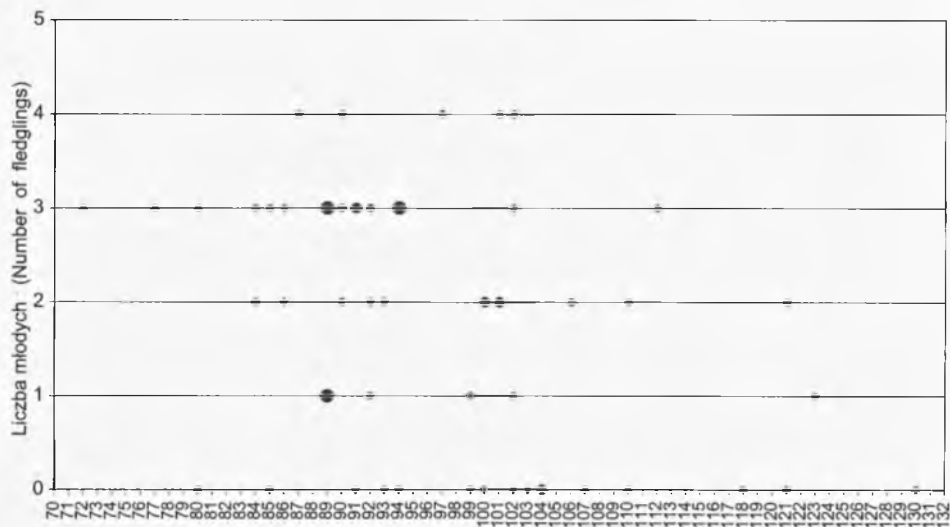


Termin przylotu drugiego ptaka (dzień roku) Arrival of the second partner (day of year)

Ryc. 54. Zależność pomiędzy terminem przylotu drugiego bociana z pary a liczbą odchowanych młodych na Górnym Śląsku w roku 1997 (korelacja Spearmana  $r_s = -0,404$ ;  $p=0,025$ ;  $n = 46$ ). Zróżnicowana wielkość znaków odpowiada liczbie przypadków (1-3).

Fig. 54. Correlation between the date of arrival of the second breeding partner to a nest and the number of raised young in Upper Silesia in 1997 (Spearman correlation  $r_s = -0,404$ ;  $p=0,025$ ;  $n = 46$ ). Size of symbols corresponds to the number of cases (1-3).

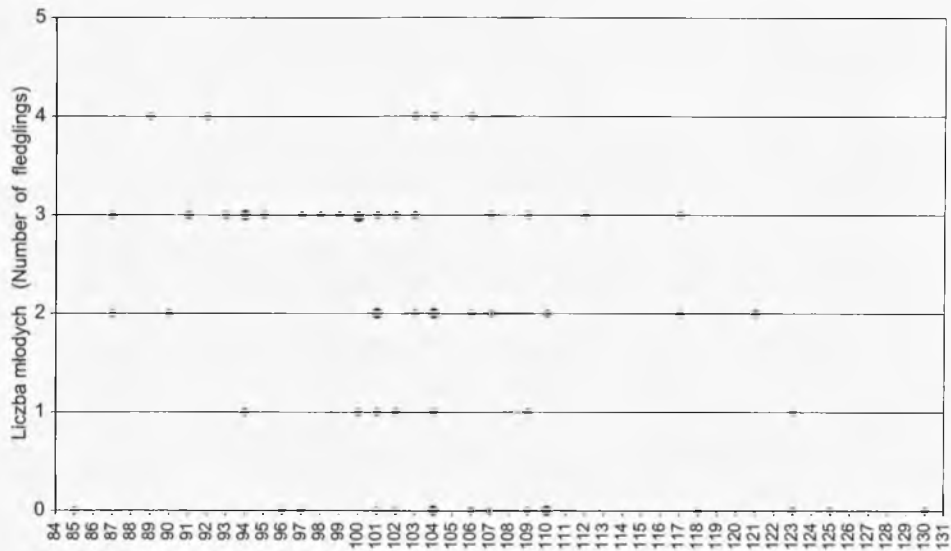




Termin przylotu pierwszego ptaka (dzień roku) Arrival of the first partner (day of year)

Ryc. 55. Zależność pomiędzy terminem przylotu pierwszego bociana z pary a liczbą odchowanych młodych na Górnym Śląsku w roku 2002 (korelacja Spearmana  $r_s = -0,366$ ;  $p = 0,005$ ;  $n = 58$ ). Zróżnicowana wielkość odpowiada liczbie przypadków (1-3).

Fig. 55. Correlation between the date of arrival of the first breeding partner to a nest and the number of raised young in Upper Silesia in 2002 (Spearman correlation  $r_s = -0,366$ ;  $p = 0,005$ ;  $n = 58$ ). Different size of symbols corresponds to the number of cases (1-3).



Termin przylotu drugiego ptaka (dzień roku) Arrival of the second partner (day of year)

Ryc. 56. Zależność pomiędzy terminem przylotu drugiego bociana z pary a liczbą odchowanych młodych na Górnym Śląsku w roku 2002 (korelacja Spearmana  $r_s = -0,0403$ ;  $p = 0,0017$ ;  $n = 58$ ). Zróżnicowana wielkość znaków odpowiada liczbie przypadków (1-2).

Fig. 56. Correlation between the date of arrival of the second breeding partner to a nest and the number of raised young in Upper Silesia in 2002 (Spearman correlation  $r_s = -0,0403$ ;  $p = 0,0017$ ;  $n = 58$ ). Size of symbols corresponds to the number of cases (1-2).

pod względem liczby odchowanych młodych. W okresach niższego zagęszczenia par, współczynniki reprodukcji były zdecydowanie wyższe ( $JZa=2,32$ ,  $JZm=2,97$ ) niż w okresach wysokiego zagęszczenia ( $JZa=1,57$ ,  $JZm=2,22$ ). W latach wysokiej koncentracji zajętych gniazd, młodych nie odchowało 29,3% par, a w latach niższej koncentracji tylko 20,9% (test U Manna-Whitneya;  $N_1=41$ ,  $N_2=339$ ,  $U=4640$ ,  $p<0,001$ ).

Powstaje pytanie, jakie jest znaczenie gniazdowania kolonijnego dla regionalnych populacji i czy bociany odnoszą z tego korzyść? Odpowiedź starano się uzyskać poprzez porównanie wskaźników reprodukcji dwóch zgrupowań par zasiedlających w roku 1995 Ziemię Kętrzyńską na Mazurach. Notowano tam wysokie zagęszczenia bocianów (średnie  $StD=41,8$ ; zakres: 23,2-81,3 par/100 km<sup>2</sup>,  $n=508$ ). Niemal połowa par na tym obszarze ( $n=256$ ) gniazdowała w dużych koloniach (po 5 i więcej par), a pozostałe ( $n=252$ ) pojedynczo lub w niewielkich skupieniach (od 2 do 4 par) (Peterson i in. 1999). Liczba podlotów odchowanych w dużych koloniach była nieco niższa ( $n=424$  podloty; 48,6% całej puli) niż w gniazdach rozmieszczonych pojedynczo i w niewielkich skupieniach ( $n=449$ ; 51,4%).

Udział par bez młodych w dużych koloniach był wyższy (30,1%) niż w grupie par gniazdujących pojedynczo lub w małych skupieniach (26,6%) (test  $\chi^2$ ;  $df=1$ ), różnica jest jednak nieistotna statystycznie.

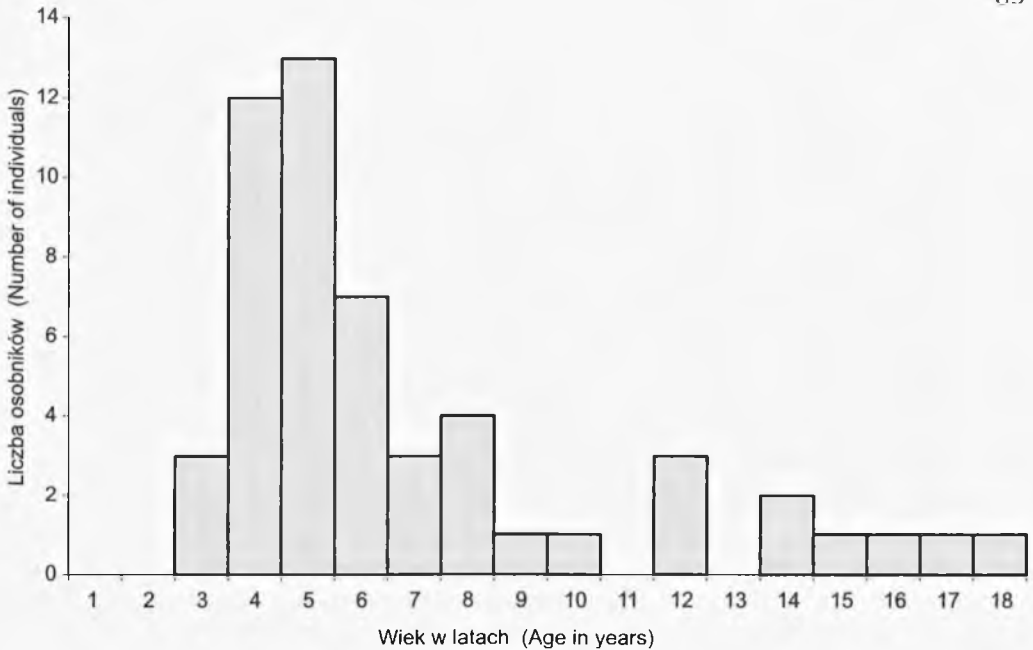
Interesująco kształtują się wskaźniki reprodukcji w obu analizowanych grupach par: w przeliczeniu na statystyczną parę z gniazdem, wskaźnik rozrodu  $JZa$  jest niższy w dużych koloniach (1,66) niż u par gniazdujących poza koloniami (1,78), jednakże w przeliczeniu na pary produktywne jest on dość zbliżony ( $JZm=2,37$  w dużych koloniach oraz 2,43 poza nimi; test U Manna-Whitneya:  $N_1=252$ ,  $N_2=256$ ,  $U=30641$ ; różnica statystycznie nieistotna).

## 2.6. Wiek ptaków lęgowych i struktura wiekowa populacji

Oprócz wskaźników reprodukcji, przeżywalności i struktury wiekowej czynnikiem wpływającym na dynamikę populacji lęgowej bociana jest wiek ptaków po raz pierwszy przystępujących do rozrodu. Na podstawie odczytanej numeracji obrączek 49 ptaków autochtonicznych i imigrantów uczestniczących w kolejnych latach w 104 lęgach ustalono, że przeciętny wiek bocianów na Górnym Śląsku wynosił 7,5 roku. Najmłodsze ptaki lęgowe miały 3-5 lat. Natomiast średni wiek ptaków przystępujących do lęgu po raz pierwszy ( $n=44$ ) oceniono na 5,8 roku (Ryc. 57). Ta ostatnia wartość jest prawdopodobnie nieco zawyżona, gdyż niektóre zaobrazkowane ptaki mogły nie zostać wykryte na obszarze badań podczas pierwszego lęgu, a część starszych ptaków mogła się już wcześniej gnieździć poza obszarem Górnego Śląska.

## 2.7. Dyspersja natalna i jej konsekwencje

Migracja młodego zwierzęcia z miejsca urodzenia do miejsca, w którym po raz pierwszy przystąpi ono do rozrodu, określana jest jako dyspersja natalna (ang. *natal dispersal*). Zjawisko to w dużym stopniu odpowiada za dynamikę i strukturę genetyczną populacji (Johnson i Gaines 1990, Withlock 2000), a wzorce dyspersji natalnej mogą mieć poważne implikacje dla ewolucji gatunków (np. Grant i in. 2005, Postma i van

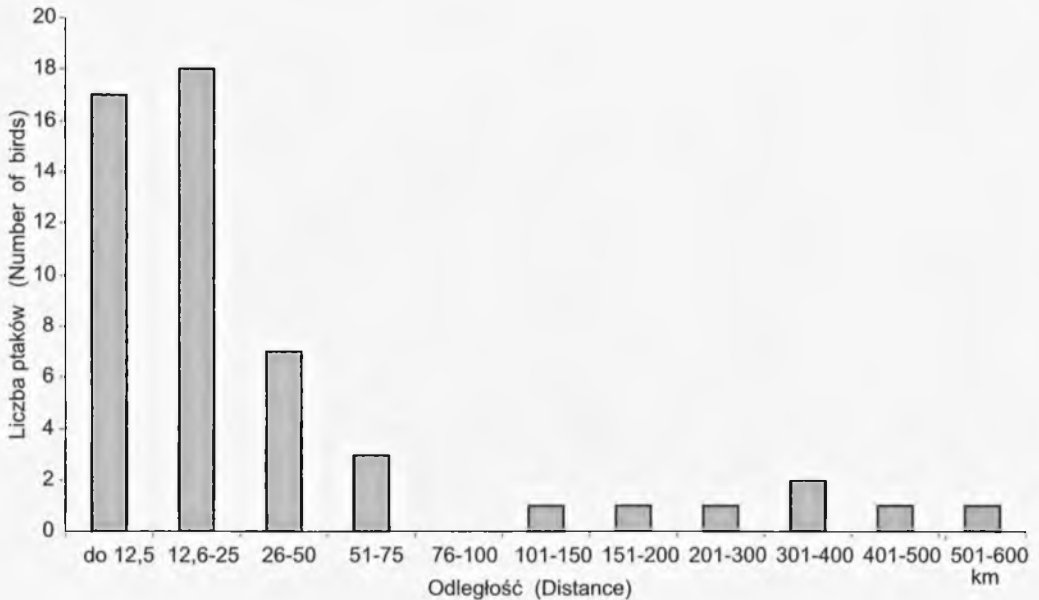


Ryc. 57. Struktura wiekowa bocianów białych gniazdujących na Górnym Śląsku i terenach z nim sąsiadujących (n=453).  
Fig. 57. Age structure in nesting White Storks in Upper Silesia and adjacent areas (n=53).

Noordwijk 2005). Zarówno u ptaków, jak i u ssaków, osobniki jednej płci przemieszczają się zwykle dalej od miejsca urodzenia, niż osobniki drugiej, co zapobiega efektom chowu wsobnego. Jeżeli kojarzą się ze sobą osobniki blisko spokrewnione, istnieje duże prawdopodobieństwo ujawnienia się szkodliwych, recesywnych alleli. Przeprowadzono już sporo badań odnośnie do dyspersji (Swingland 1983, Clobert i in. 2001), lecz wiele z nich było wykonywanych na zbyt małych powierzchniach próbnych, aby można było wykryć osobniki dyspersujące na dłuższe dystanse (Hanski i Gilpin 1997, Clobert i in. 2001).

Na powierzchni badawczej obejmującej Górny Śląsk i południową Wielkopolskę, najkrótsza odległość pomiędzy gniazdami wyklucia a gniazdami pierwszego lęgu (ang. *dispersal distance*) omawianego gatunku wynosiła 0,1 km, a maksymalna 463 km (średnio 94 km, SD=132,3, mediana – 26 km, pierwszy i trzeci kwartył odpowiednio 10 i 113 km; n=73; Chernetsov i in., w druku). Analizując odrębnie jedynie bociany z Górnego Śląska (włączając do obliczeń dodatkowo 2 osobniki nie uwzględnione w pracy Chernetsova i in., w druku) wartości te kształtowały się następująco: minimalna odległość 0,1, maksymalna 600 km od miejsc wylęgu (średnio 64,7 km, SD=125,2, mediana 19 km, pierwszy i trzeci kwartył: 11 i 34 km, n=49; w tym (Ryc. 58). Odległości średnie i maksymalne prawdopodobnie są w obu przypadkach zaniżone, bowiem prawdopodobieństwo odnalezienia ptaka lęgowego z obrączką poza powierzchnią próbną jest niższe niż w jej granicach.

Bocian biały wykazuje bardzo wysoki stopień przywiązania do miejsca, w którym po raz pierwszy przystąpił do rozrodu, i wielokrotnie wykorzystuje to samo gniazdo.



Ryc. 58. Dyspersja natalna: odległość pomiędzy pierwszym osiedleniem się a miejscem wylęgu bocianów białych na Górnym Śląsku (n = 52).

Fig. 58. Natal dispersal: distance between the first occupied nest and the place of birth in White Storks in Upper Silesia (n = 52).

Kontrolowane ptaki wykazywały wysoki stopień filopatry i corocznie przez wiele lat (maksymalnie 13 lat) powracały do tego samego gniazda. Tylko dwa osobniki po pierwszym lęgu zmieniły miejsce gniazdowania (ang. *breeding dispersal*) przenosząc się do innych gniazd położonych jednak w odległości nie większej niż 10 km.

Zbudowano model regresji wielokrotnej ze zlogarytmowaną odległością dyspersji jako zmienną zależną oraz predyktorami: rokiem wylęgu, wiekiem pierwszego stwierdzenia na lęgowisku, płcią oraz liczbą piskląt w gnieździe, z którego wywodził się ptak. Tylko rok narodzin i płeć okazały się istotnymi predyktorami (Tab. 13).

Samice po raz pierwszy przystępowały do lęgu w gniazdach zlokalizowanych dalej od miejsca swoich narodzin niż samce. Różnica pomiędzy płciami była istotna (test U Manna-Whitneya,  $Z=3,34$ ,  $p=0,0001$ ) (Ryc. 59). Wartość mediany dyspersji samca wynosiła 15 km ( $n=25$ ), a samic 177 km ( $n=19$ ). Dystans dyspersji był istotnie krótszy u ptaków narodzonych w drugiej części okresu badań (po 1994 r.) niż wcześniej ( $n_{po}=25$ ,  $n_{przed}=33$ , test U Manna-Whitneya,  $Z=3,05$ ,  $p=0,002$ ).

Starano się wykryć, jaki czynnik był odpowiedzialny za wystąpienie takiej zależności przed 1994 r., próbując włączyć do modelu wskaźnik populacji jako zmienną niezależną. Uwzględniono łączną liczbę podlotów w gniazdach na powierzchni próbnej w roku ich wyklucia oraz wskaźnik zagęszczenia populacji po 3 latach, gdyż większość polskich bocianów wraca na lęgowiska w 3. roku życia (Kania 1985). Także w analizowanym materiale bociany trzyletnie były najmłodszymi rocznikami uczestniczącymi w rozrodzie. Ża-

Tabela 13. Rezultaty analizy wieloczynnikowej odległości dyspersji w odniesieniu do roku wyklucia, płci i wieku pierwszego ponownego stwierdzenia ptaka. Przed analizą dystans dyspersji zlogarytmowano. Zmienną wieku wyłączono z modelu (wg Chernetsov i in. – w druku)

Table 13. Results of multiple regression analysis of dispersal distance on hatching year, sex and age at first resighting. Dispersal distance was log-transformed before analysis. Age variable was excluded from the model (after Chernetsov et al. – in press)

Zmienna/Variable	Beta ± SE	t	p
Rok/Year	-0,3588 ± 0,1254	- 2,86	0,006
Płeć/Sex	-0,4346 ± 0,1254	-3,47	0,0013
R <sup>2</sup> = 0.392			<0,0001
F <sub>2,41</sub> = 13,195	SE of estimate: 0,6379		

den z wymienionych wskaźników nie okazał istotny dla wyjaśnienia wielkości dyspersji.

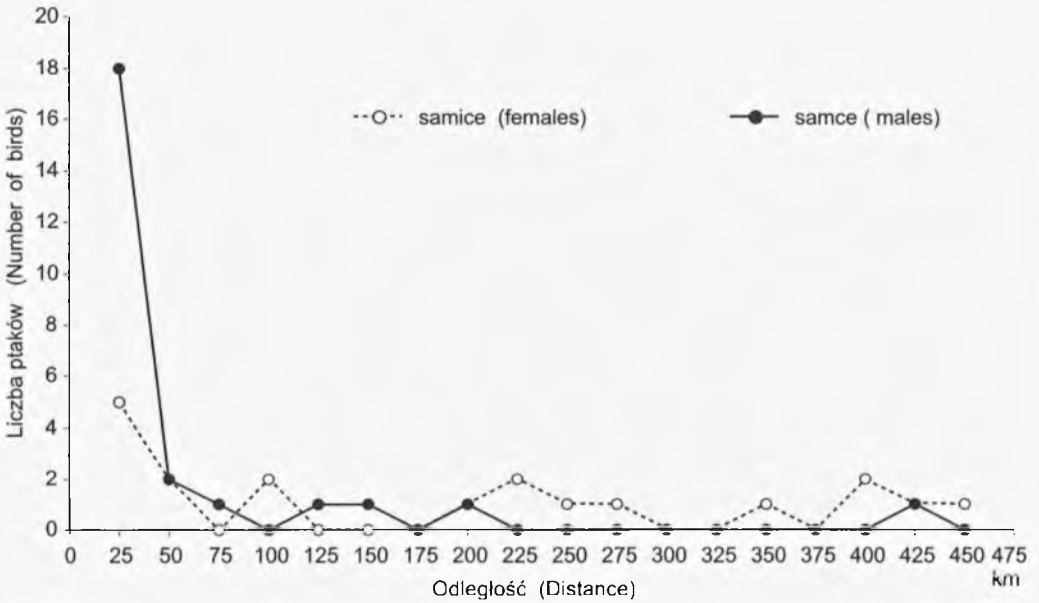
W celu sprawdzania, czy dyspersja jest ukierunkowana, czy też odbywa się w przypadkowych kierunkach, zastosowano test Rayleigha z modyfikacją Moora, ważąc kąty dyspersji przez jej wartość (Zar 1999). Kierunki dyspersji różniły się istotnie od rozkładu losowego ( $R^2=1,153$ ,  $n=70$ ,  $P<0,025$ ), a średnio wynosiły  $149^\circ$  ( $r=0,32$ ,  $P<0,001$ ,  $n=70$ ). Obrączkowane bociany wykazywały tendencję do osiedlenia się w kierunku południowo-wschodnim od miejsc wyklucia (Tab. 14, Ryc. 60). Wśród ptaków osiedlających się w promieniu 50 km od miejsca narodzin, wybór kierunku okazał się istotny dla samców ( $R^2=1,170$ ,  $P<0,01$ , średni kierunek  $184^\circ$ ,  $r=0,51$ ,  $P=0,011$ ,  $n=17$ ), lecz nie dla samic ( $R^2=0,441$ ,  $P>0,50$ , średni kierunek  $152^\circ$ ,  $r=0,25$ ,  $P=0,667$ ,  $n=7$ ). W przypadku samic liczebność próby była jednak bardzo mała. Jeśli uwzględnić tylko ptaki osiedlające się powyżej 50 km od gniazda rodzicielskiego, wynik testu staje się nieistotny ( $R^2=0,692$ ,  $p>0,10$ , średni kierunek  $129^\circ$ ,  $r=0,21$ ,  $P=0,286$ ,  $n=28$ ; Chernetsov i in., w druku).

Zaskakująco wysoka jest na Górnym Śląsku frakcja bocianów białych – imigrantów z odleglejszych terenów (>50 km). Ptaków napływowych odnotowano tu trzykrotnie więcej niż emigrantów (Ryc. 61).

## 2.8. Przyczyny śmiertelności

Głównymi przyczynami śmiertelności piskląt bocianów białych na Górnym Śląsku, od wyklucia do pierwszego wylotu, były czynniki naturalne, które odpowiadały za 97,4% strat. Wśród nich najczęstszą przyczyną śmierci nielotnych młodych były ulewne deszcze i chłód (41,8% wszystkich padłych piskląt) oraz upadki gniazda (11,2%). Kilkakrotnie zarejestrowano ataki obcych bocianów, które, pod nieobecność ptaków rodzicielskich, zabiły w gniazdach aż 18 podlotów. Przyczyn śmierci 32,4% piskląt nie ustalono. Zostały one znalezione martwe na brzegu gniazd albo pod nim. Z przyczyn antropogenicznych, śmierć piskląt spowodowało zaplątanie się ich w sznurki plastikowe (Tab. 15).

Wypadki śmiertelne lotnych młodych były w ogromnej większości (90,7%) następstwem oddziaływania czynników pochodzenia antropogenicznego, głównie uderzeń w



Ryc. 59. Dyspersja natalna: odległość pomiędzy pierwszym osiedleniem się a miejscem wylęgu samców (n=25) i samic (n=19). Różnica między płciami jest istotna (Mann-Whitney U-test:  $z=3,44$ ,  $P=0,0006$ ).

Fig. 59. Natal dispersal: Frequency distribution of dispersal distances in males (n=25) and females (n=19). Difference between sexes is significant (Mann-Whitney U-test: test:  $z=3,44$ ,  $P=0,0006$ ).

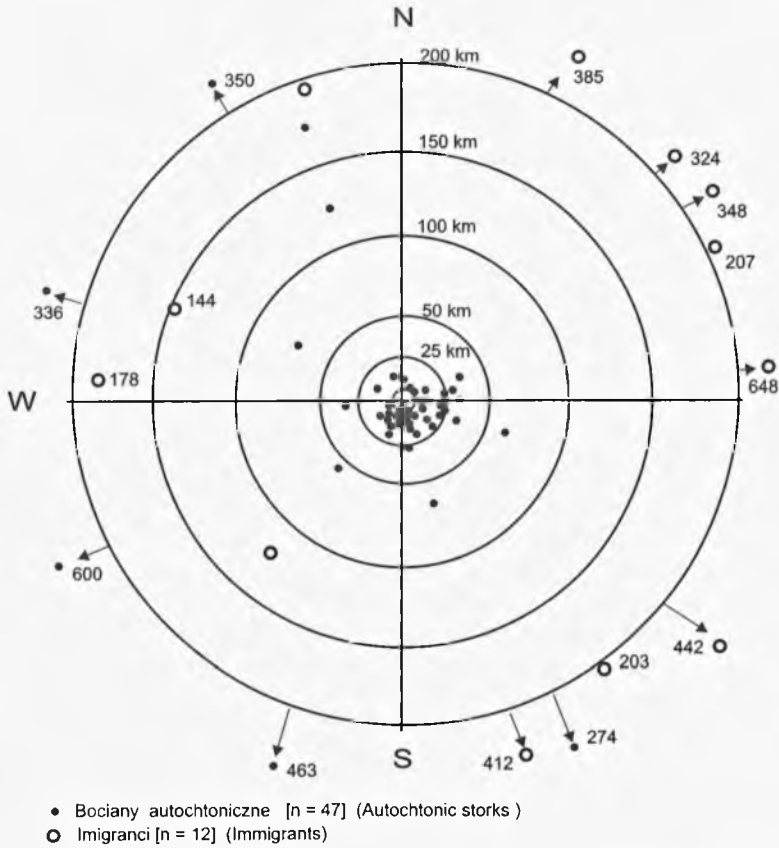
przewody linii napowietrznych i porażen prądem (Tab. 16).

Całokształt czynników naturalnych i antropogenicznych wpływających na dynamikę populacji bociana w ciągu całego życia przedstawiono na rycinie 62.

### 3. Pokarm i bioenergetyka populacji lęgowej

#### 3.1. Skład pokarmu i jego wartość energetyczna

*Skład pokarmu.* Bocian biały należy do oportunistów pokarmowych i chętnie korzysta z zasobów, które aktualnie są najłatwiej dostępne. Skład pokarmu bocianów górnośląskich zbadano głównie w rejonach obfitujących w stawy rybne (okolice Skoczowa i Izbicka koło Strzelec Opolskich). Łączną masę ofiar (92 kręgowce oraz kilkaset bezkręgowców, głównie dżdżownic) oszacowano na 4975 g (Tab. 17). Zwierzęta kręgowce stanowiły 90,4% masy pokarmu, natomiast zwierzęta bezkręgowce 9,6%. Główny udział w pokarmie miały ryby, stanowiąc 39% jego masy. Były one nie tylko stosunkowo łatwo dostępne, ale i bardzo wartościowe pod względem energetycznym, zawartości substancji białkowych, mineralnych itp. Największą zdobyczą był szczupak o szacunkowej masie 400 g i wartości energetycznej ok. 1900 kJ. Łowione były też bardzo niewielkie ryby, np. cierniki o masie 1,1 g, których wartość energetyczna nie przekraczała 4,2 kJ (kaloryczność 3,80 kJ/g biomasy; Massias i Becker 1990). Ważnym składnikiem diety bociana były również drobne ssaki, stanowiące 35,1% masy ofiar. Spośród nich najczęściej łowione były normiki zwyczajne (7,2-37 g; n=7). Interesujące było dość czę-



Ryc. 60. Kierunek i odległość pierwszego osiedlenia się bocianów białych na Górnym Śląsku w relacji do miejsca wylęgu. Gniazdo wylęgu w miejscu przecięcia linii.

Fig. 60. Directions and distances of natal dispersal in White Storks ringed in Upper Silesia and immigrants. The nest of birth is at the point of intersection of lines.

Tabela 14. Kierunki osiedlania się bocianów białych w odniesieniu do miejsca wylęgu – wszystkie ptaki łącznie (n=71) (wg: Chernetsov i in. – w druku).

Table 14. Dispersal directions, all birds pooled (n=71) (after Chernetsov et al. - in press).

Kierunek/Direction	Liczba ptaków/Number of birds
NW	14
SW	16
NE	10
SE	31

Tabela 15. Przyczyny śmiertelności nietlotnych piskląt na Górnym Śląsku  
 Table 15. Causes of mortality in White Stork nestlings in Upper Silesia

Kategoria strat i ich udział (%) Category of losses and percentage	Przyczyna śmierci piskląt Causes of young mortality	Liczba padłych piskląt Number of dead young	%
Naturalne Natural	Obfite, i długotrwałe deszcze i chłód Heavy rain and cold	164	41,8
	Spadek gniazda (wichury i inne) Fall of the nest (strong wind or others)	44	11,2
	Zabicie przez obce bociany Killing by intruding storks	18	4,6
	Gradobicie Hailing	4	1,0
	Zażądlenie przez pszczoły Stinging to death by bees	3	0,8
	Uderzenie pioruna Thunder strike	6	1,5
	Zabicie przez kunę domową Stone marten	8	2,0
	Choroby, zakażenia Diseases, infections	5	1,3
	Kronizm Cronism	1	0,8
	Antropogenne Anthropogenic	Zaplątanie w sznurki Strangulation with string	9
Niezabezpieczony pion:nochron Unsafe lighting-conductor		1	0,3
Nieznane Unknown	Martwe pisklęta w gniazdach i pod nimi Dead nestlings were found in or under a nest	127	32,4
Razem Total		392	100,0

ste odławianie kretów, zwłaszcza na obszarach o wysokim poziomie wód gruntowych. Sugeruje to, że krety na tych terenach są łatwiejsze do upolowania przez bociany niż w suchszych miejscach (gdzie mogą się chować głębiej). Ponadto w wypluwce znalezionej w gnieździe stwierdzone zostały szczątki młodych bocianów.

W diecie obserwowanych bocianów odnotowano jeszcze następujące gatunki kręgowców: suma afrykańskiego *Clarias gariepinus*, leszcza *Abramis brama* i okonia



Tabela 16. Przyczyny śmiertelności młodocianych bocianów na legowisku.  
Table 16. Causes of mortality in fledged young White Storks in Upper Silesian breeding areas

Kategoria strat i ich udział % Category of loss and percentage	Przyczyna śmiertelności Cause of mortality	Liczba padłych młodych Number of dead young	%
Naturalne Natural 2,3%	Utonięcie Drowning	1	2,3
Antropogeniczne Anthropogenic 90,7%	Porażenie prądem elektrycznym lub kolizja z napowietrznymi liniami energetycznymi i telefonicznymi Electrocution or collision with overhead cables	31	72,1
	Kolizja z samochodem Collision with motor vehicle	5	11,6
	Wysoki, niezabezpieczony komin High, unsafe chimney	3	7,0
Naturalne lub antropogeniczne Natural or anthropogenic 7%	Złamanie nogi Broken leg	3	7,0
Razem Total		43	100,0

*Perca fluviatilis* (Tab. 19). Pod gniazdami znaleziono nadto młodego jeża *Erinaceus* sp. oraz tołpygę białą *Hypophthalmichthys molitrix*, jednak ich masy nie udało się oszacować i z tego powodu nie zostały uwzględnione w tabeli.

**Wartość energetyczna pokarmu.** Kaloryczność zwierzęcia jest związana z jego podstawowymi składnikami ciała. Zależy ona głównie od zawartości tłuszczów, a w mniejszym stopniu od zawartości węglowodanów, białek i części mineralnych. Tłuszcze zwierzęce są substancjami wysokokalorycznymi, ich wartość energetyczna przekracza zwykle 9,0 kcal/g (Górecki 1967, Dolnik i in.1982). Wartość kaloryczna pozostałych składników ciała – białek i węglowodanów – jest blisko dwukrotnie niższa.

Powszechnie stosuje się trzy różne miary wartości kalorycznych. Pierwsza z nich, to wartość otrzymana bezpośrednio ze spalania w kalorymetrze, tzw. wartość opałowa górna, zwana też wartością kaloryczną suchej masy. Drugą wartość otrzymuje się z wartości kalorycznej suchej masy przez odjęcie zawartości popiołu; jest to tzw. wartość kaloryczna wolna od popiołu (ang. *ash-free*). Wartość ta przewyższa poprzednią



Ryc. 61. Bociany białe z Górnego Śląska emigrujące oraz imigranci z innych terenów (kwadraciki wskazują miejsce ich wylęgu). Zaznaczono jedynie ptaki osiedlające się powyżej 50 km od gniazda rodzicielskiego.

Fig. 61. Emigrating White Storks, ringed as nestlings in Upper Silesia and immigrants from other areas breeding here. Squares indicate places of their „birth” and ringing. Marked are only birds settling at least 50 km from the place of birth.

o udział procentowy popiołu w spalonej próbce. Ostatnia wreszcie wartość, używana bezpośrednio do przeliczeń ekologicznych, to wartość kaloryczna świeżej masy. Wartość tę uzyskuje się również z wyliczenia, uwzględniając zawartość wody w początkowej próbce.

Poszczególne gatunki mają następujące wartości energetyczne (w kJ) w przeliczeniu na 1 gram świeżej masy (w nawiasach podano wartości skrajne): piskorz – 6,58 kJ (6,00-6,94), pstrąg tęczy – 6,32 kJ (5,86-7,13), karaś – 5,81 kJ, pstrąg potokowy – 5,26 kJ, szczupak – 4,75 kJ, karp – 4,52 kJ (3,99-5,16), kiełb – 4,49 kJ (4,29-4,69). Niską kalorycznością charakteryzował się lin – 3,62 kJ oraz minóg ukraiński – 3,81 kJ/g biomasy (przed wytarciem) oraz 2,72 kJ/g (po wytarciu).

Latem energetyczna wartość dorosłego normika zwyczajnego (19,23 g) wynosiła 128 kJ, natomiast młode osobniki drobnych gryzoni, z powodu wysokiej zawartości wody (do 85%) mają zdecydowanie niższą wartość kaloryczną (3,11 kJ/g) niż osobniki dorosłe (Górecki 1967).

Na biomasę, a zarazem wartość energetyczną dżdżownic istotny wpływ wywiera zawartość ich przewodu pokarmowego. U *Lumbricus terrestris* zawartość przewodu

Tabela 17. Skład pokarmu bocianów białych na Górnym Śląsku  
Table 17. Diet of White Stork in Upper Silesia

Gatunek Species	Liczba ofiar Number of prey	Masa ofiar Mass of prey (g)	% biomasy % of biomass
<b>KRĘGOWCE VERTEBRATA</b>			
<b>RYBY PISCES</b>			
Pstrąg potokowy <i>Salmo trutta</i> m. <i>fario</i>	2	137,5	3,6
Kleń <i>Leuciscus cephalus</i>	1	150	3,0
Kiełb <i>Gobio gobio</i>	13	104	2,1
Karp <i>Cyprinus carpio</i>	19	845	17,0
Szczupak <i>Esox lucius</i>	1	400	8,0
Karaś <i>Carassius carassius</i>	1	300	6,0
Ciernik <i>Gasterosteus aculeatus</i>	2	2,5	0,05
<b>Łącznie ryby / Altogether fishes</b>	<b>39</b>	<b>1939</b>	<b>39,0</b>
<b>PLĄZY AMPHIBIA</b>			
Kumak nizinny <i>Bombina bombina</i>	2	12,0	0,2
Żaba trawna <i>Rana temporaria</i>	3	45	0,9
Żaba wodna <i>Rana esculenta</i>	1	32	0,6
Żaby nieoznaczone <i>Rana</i> sp.	4	160	3,2
<b>Łącznie płazy / Altogether amphibians</b>	<b>10</b>	<b>249</b>	<b>5,0</b>
<b>GADY REPTILIA</b>			
Zwinka <i>Lacerta agilis</i>	1	15	0,3
Zaskroniec <i>Natrix natrix</i>	2	300	6,0
<b>Łącznie gady / Altogether reptiles</b>	<b>3</b>	<b>315</b>	<b>6,3</b>
<b>PTAKI AVES</b>			
Krzyżówka <i>Anas platyrhynchos</i> – juv.	1	150	3,0
Bocian biały <i>Ciconia ciconia</i> – juv.	1	100	2,0
<b>Łącznie ptaki / Altogether birds</b>	<b>2</b>	<b>250</b>	<b>5,0</b>
<b>SSAKI MAMMALIA</b>			
Kret <i>Talpa europaea</i>	9	684	13,8
Ryjówka aksamitna <i>Sorex araneus</i>	1	9	0,2
Normik zwyczajny lub/i normik bury <i>Microtus arvalis</i> / <i>M. agrestis</i>	22	488	9,8
Karczownik ziemnowodny <i>Arvicola terrestris</i>	3	274	5,5
Zając <i>Lepus europaeus</i> juv.	2	260	5,2

Mysz <i>Apodemus</i> sp.	1	30	0,6
<b>Łącznie ssaki/Altogether mammals</b>	<b>38</b>	<b>1745</b>	<b>35,1</b>
<b>Łącznie kręgowce/ Altogether vertebrates</b>	<b>92</b>	<b>4498</b>	<b>90,4</b>
<b>BEZKRĘGOWCE INVERTEBRATA</b>			
Tasiemiec <i>Ligula intestinalis</i>	2	2	0,04
Zatoczek rogowy <i>Planorbis</i> sp.	1	+	
Rak <i>Astacus</i> sp. (skorupa)	1	+	
Pijawka końska <i>Haemopsis sanquisuga</i>	3	8	0,2
Chrabąszcz majowy <i>M. melolontha</i>	3	2	0,04
Dżdżownice <i>Lumbricidae</i>	kilkaset całych osobników i fragmenty some hundreds of whole individuals and fragments	455	9,3
<b>Łącznie bezkręgowce Altogether invertebrates</b>		<b>477</b>	<b>9,6</b>
<b>Łącznie kręgowce i bezkręgowce Altogether vertebrates and invertebrates</b>		<b>4975</b>	<b>100,0</b>

pokarmowego może stanowić 20% masy całej dżdżownicy (Satchel 1970). Wartość energetyczna 1 g świeżej masy dżdżownic oszacowano na 3,22-3,46 kJ. W przypadku osobników z wypełnionym ziemią przewodem pokarmowym wartość ta jest prawdopodobnie znacznie niższa (2,46 kJ/g świeżej masy: por. Żyromska-Rudzka 1983).

### 3.2. Zapotrzebowanie pary lęgowej i pisklęcia na pokarm i energię

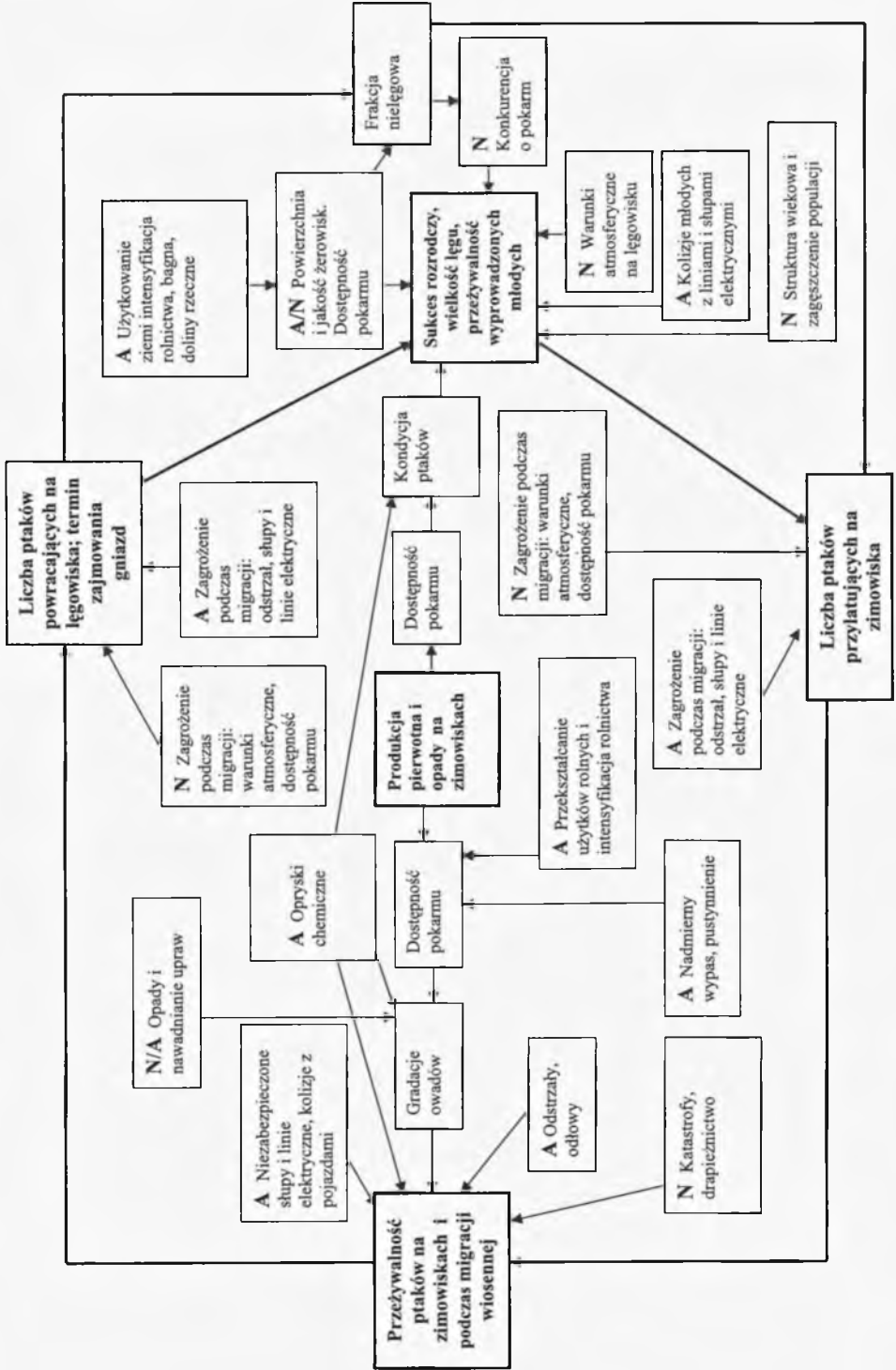
Ostatnio coraz częściej wprowadzana jest do badań metabolizmu energetycznego zwierząt izotopowa metoda „podwójnie znakowanej wody” („*doubly labeled water*” – DLW), zwana też „metodą ciężkiej wody” (Nagy 1987, Nagy i Obst 1991, Nagy i in. 1999). Ta wielce kosztowna, ale coraz powszechniej stosowana technika oznaczania metabolizmu w terenie (*field metabolic rate* – FMR) pozwala określić pośrednio całkowity koszt energetyczny ponoszony przez dziko żyjące zwierzęta w ciągu doby. Podstawą tej metody jest określenie tempa wymiany tlenu i wodoru w organizmie, z użyciem doświadczalnie wprowadzanych izotopów deuteru i tlenu  $^{18}\text{O}$  zawartego w cząsteczkach  $\text{D}_2^{18}\text{O}$  (Lifson i McClintock 1966, Keller i Visser 1999). Tę metodę uznaje się za najdokładniejszą z obecnie istniejących. Ocenia się, że błąd pomiędzy rzeczywistą wartością FMR, a uzyskaną empirycznie dla zwierząt żyjących na wolności nie przekracza 8%. W przypadku badań zwierząt w hodowli lub przebywających w wolierach, metoda pozwala na uściślenie pomiaru FMR nawet do 2% (Nagy 1987, Nagy i in. 1999).

Tabela 18. Wyliczone zapotrzebowanie dorosłego bociana białego na energię (Field Metabolic Rate) oraz konsumpcja (przy założeniu, iż 75% energii w pokarmie zostaje wykorzystane przez organizm; czyli FMR x mnożnik 100/75=1,333) w zależności od ciężaru ptaka. Zapotrzebowanie obliczono wg wzoru: Nagy'a (1987) dla ptaków:  $FMR (kJ) = 10,9 \times W^{0,640}$ . Wytłuszczony druk: wyliczona wartość FMR dla przeciętnego ciężaru samic i samców bez strat w legach (3747 i 4093 g) i ze stratami piskląt (2864 i 3410 g) (wg Sasvári i in. 1999)

Table 18. Calculated energy requirements in adult White Storks (Field Metabolic Rate) and consumption (at an assumption that 75% of the food energy is used by organism; i.e. FMR x coefficient 100/75=1,333) depending of body mass. Requirements were calculated following Nagy's (1987) formula for birds:  $FMR (kJ) = 10,9 \times W^{0,640}$ . In bold: FMR calculated for average body mass of females and males without (3747 and 4093 g) and with losses in broods (2864 and 3410 g) (according to Sasvári et al. 1999)

Ciężar bociana Body mass (g)	FMR (kJ)	Konsumpcja w celu pokrycia wydatków energetycznych Consumption to cover energy requirements DEE; FMR x 1,333
2600	1671	2228
2700	1712	2283
2800	1752	2335
<b>2864 (♀♀)</b>	<b>1778</b>	<b>2370</b>
2900	1792	2389
3000	1831	2441
3100	1870	2493
3200	1909	2545
3300	1947	2595
3400	1984	2645
<b>3410 (♂♂)</b>	<b>1988</b>	<b>2650</b>
3500	2021	2694
3600	2058	2743
3700	2094	2791
<b>3747 (♀♀)</b>	<b>2111</b>	<b>2814</b>
3800	2131	2841
3900	2166	2887
4000	2202	2935
<b>4093 (♂♂)</b>	<b>2234</b>	<b>2978</b>
4100	2237	2982
4200	2271	3027
4300	2306	3074
4400	2340	3119
4500	2374	3165

Ryc. 62. Czynniki wpływające na dynamikę populacji bociana białego w cyklu rocznym: A – antropogeniczne, N – naturalne.



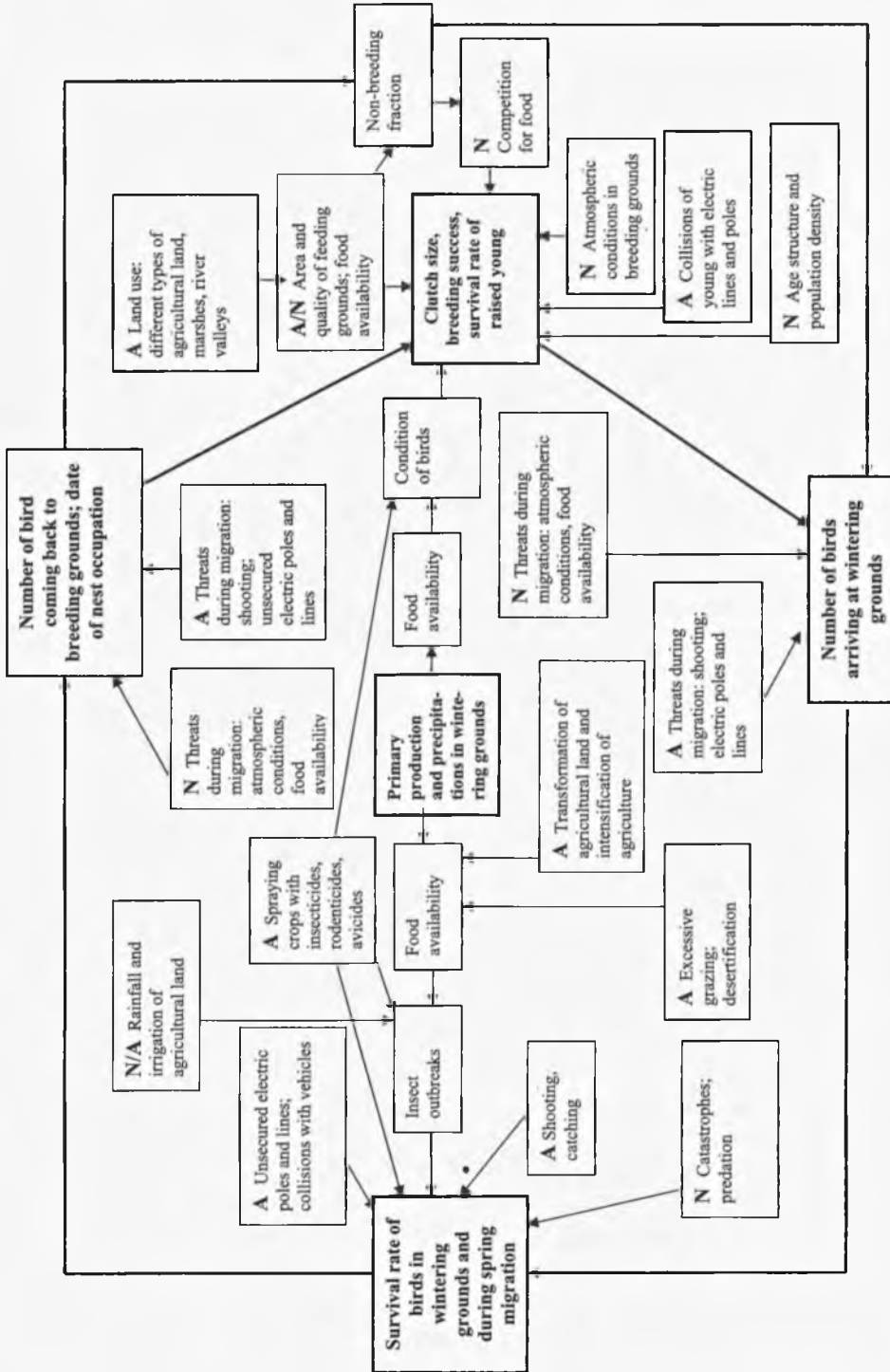


Fig. 62. Factors affecting the White Stork population dynamics: A - anthropogenic and N - natural.

Tabela 19. Dobbowe wydatki energetyczne (DEE; w kJ) par bocianów o różnym „statusie” w populacji oraz równoważna temu konsumpcja w gramach świeżej masy, przy założeniu, że para odżywiałaby się jednym rodzajem pokarmu. Wydzielono pary „doświadczone” (bez strat w lęgach) i „mniej doświadczone” (ze stratami w lęgach) (wg Sasvari i in. 1999) oraz „statystyczną” parę (o średniej masie ciała; wg Creutza 1988). Podstawą wydzielenia dwóch pierwszych grup były różnice w masie ciała. W nawiasach podano średnie masy ciała samca i samicy tej samej pary lęgowej. Wartości kaloryczne: dżdżownice: Żyromska-Rudzka (1981) i Profus (1986), żaba trawna – Z. Głowaciński (dane niepubl.), normik zwyczajny – Górecki (1967)

Table 19. Daily energy expenditures (DEE; in kJ) of White Stork pairs with different status in population and respective consumption, at the assumption that a pair would take only one kind of prey. Distinguished were “experienced” pairs (with no losses in broods) and “less experienced” (with losses in broods) (according to Sasvari et al. 1999) and a “statistical” pair (with average body mass; according to Creutz 1985). The first two groups were distinguished on the basis of differences in body mass. In parentheses: average body mass of a male and a female from the same breeding pair. Caloric values: earthworms: Żyromska-Rudzka (1981) and Profus (1986), common frog - Z. Głowaciński (unpubl. data), common vole – Górecki (1967)

„Status” pary “Status” of pair	Dobbowe wydatki energetyczne Daily energy expenditures DDE (kJ)	Konsumpcja wyłącznie dżdżownic Consumption of only earthworms (g) (2,46 i 3,20 kJ/g)	Konsumpcja wyłącznie żab trawnych Consumption of only common frogs (g) (4,40 kJ/g)	Konsumpcja wyłącznie normików zwyczajnych Consumption of only common voles (g) (6,65 kJ/g)
Para lęgowa „doświadczona” “Experienced” breeding pair (4093 i 3747 g)	5820	2366 - 1819	1323	875
Para lęgowa „mniej doświadczona” “Less experienced” breeding pair (3410 i 2864 g)	5040	2949 - 1575	1145	758
„Statystyczna” para lęgowa “Statistical” breeding pair (3800 i 3300 g)	5460	2220 - 1706	1241	821

Na wartość FMR składa się zarówno koszt metabolizmu bazalnego organizmu (BMR), jak i termoregulacja, poruszanie się, spanie, odżywianie się, trawienie, unikanie drapieżników i obrona przed nimi, czujność i inne wydatki energetyczne. Znanych jest szereg czynników mających wpływ na zapotrzebowanie pokarmowo-energetyczne ptaków, lecz najważniejszym z nich jest masa ciała (Nagy i Obst 1991).



*Zapotrzebowanie pary lęgowej na pokarm i energię.* Bocian biały, pomimo objęcia go bardzo szerokimi i różnorodnymi badaniami, nie doczekał się jeszcze opracowania pełnego budżetu energetycznego. Podjęto zatem próbę oceny zapotrzebowania na energię i pokarm rozradzającej się „statystycznej” pary bocianów oraz par wyróżniających się bardzo dobrą i skrajnie słabą kondycją (mierzoną masą ciała obu ptaków rodzicielskich).

W celu oszacowania konsumpcji całej populacji, konieczne jest najpierw określenie zapotrzebowania energetycznego „statystycznej” pary bocianów. Niestety, wśród gatunków badanych metodą „podwójnie znakowanej wody” nie było bocianów. W rezultacie, zapotrzebowanie energetyczne obliczono korzystając z równania ogólnego dla ptaków. Przydatna jest w tym przypadku allometria międzygatunkowa, czyli ocena zapotrzebowania energetycznego na podstawie równań potęgowych, opisujących wspomnianą zależność metabolizmu od masy ciała i dostosowanych do danej grupy zwierząt. Równanie ogólne dotyczące ptaków zaczerpnięto z pracy Nagy’*a* (1987), który – opierając się na wynikach prac szacujących metabolizm FMR 25 gatunków ptaków metodą podwójnie znakowanej wody – wyprowadził wzór pozwalający obliczyć wielkość metabolizmu FMR. Jest on następujący:

$$\text{FMR (kJ/dobę)} = 10,9 M^{0,64}$$

gdzie M oznacza świeżą masę ciała zwierzęcia wyrażoną w gramach (zob. także Bozinowic i Medel 1988).

Masę ciała lęgowych bocianów zaczerpnięto z pracy Sasváriego i Hegyi’*ego* (2001), dotyczącą ptaków węgierskich. Średnią masę samca i samicy obliczono odpowiednio na – 3814 g i 2378 g (n=62 par), a „statystycznego” bociana na 3596 g. Wyliczone wartości metabolizmu terenowego FMR dla przeciętnego rozradzającego się samca i samicy wynoszą zatem odpowiednio: 2136 i 1976 kJ/dobę, a dla „statystycznej” pary 4112 kJ. Dobowe wydatki energetyczne (DDE) ptaków są w rzeczywistości wyższe, bowiem nie całą pobraną w pokarmie energię organizm ptaka jest w stanie przyswoić. Przy 75% wykorzystaniu energii pokarmu, wartość FMR należy pomnożyć przez współczynnik 1,333. Stąd wydatki energetyczne brutto dla samca obliczono na 2847 kJ/dobę, a dla samicy na 2634 kJ/dobę. Wydatki energetyczne pary bocianów wynoszą zatem 5481 kJ/dobę. Ta wartość będzie stanowiła podstawę do wielu dalszych obliczeń.

Obliczono również dobowe wartości metabolizmu terenowego i dobowe wydatki energetyczne par o skrajnych masach ciała, bowiem ze względu na korelacje między masą ciała ptaków a wielkością legu – uznać je można za wartości skrajne, najwyższe i najniższe wśród par lęgowych. Posłużono się przy tym danymi Sasváriego i in. (1999a) odnoszącymi się do masy ciała samców i samic z lęgami bez strat i masy ciała ptaków wykazującymi straty piskląt. Dla par o wysokiej masie ciała wartości te wynoszą odpowiednio: 4345 kJ (FMR) i 5793 kJ (DDE), a dla par o najniższej masie 3766 kJ (FMR) i 5020 kJ (DDE) (Tab. 18).

Jeśli znane są całodobowe wydatki energetyczne pary bocianów, możliwe jest obliczenie ich dobowego zapotrzebowania na pokarm – DFI (ang. *daily food intake*), które

jest uzależnione od wartości kalorycznej pokarmu. Ilość pokarmu do pokrycia dobowych wydatków energetycznych można obliczyć dzieląc wartość DDE przez wartość energetyczną 1 g świeżej masy pokarmu. W tabeli 19. obliczono wielkość konsumpcji pary ptaków dla trzech rodzajów pokarmu o zróżnicowanej wartości kalorycznych.

*Zapotrzebowanie pisklęcia na pokarm i energię.* Zapotrzebowanie piskląt na pokarm i energię zależne jest przede wszystkim od stadium rozwoju osobniczego oraz od masy ciała. Całkowita ilość energii metabolizowanej przez organizm młodego ptaka (*total metabolized energy* – TME w kJ/pisklę) od narodzin do osiągnięcia zdolności do lotu, lub do osiągnięcia rozmiarów ptaka dorosłego, jest proporcjonalna do masy ciała dojrzałego osobnika danego gatunku (Weathers 1996). Do obliczenia całkowitej energii zmetabolizowanej TME wykorzystano zależność istniejącą pomiędzy tym parametrem, masą ciała pisklęcia (M w g) oraz okresem przebywania młodych w gnieździe ( $t_n$  w dniach). Weathers (1996) powiązał te zależności w jeden wzór:

$$TME=6,65 M^{0,85} \times t_n^{0,71}$$

Obliczona wartość energii TME dla „statystycznego” pisklęcia bociana wynosiła około 118 400 kJ, z wahaniami od 113 100 kJ (dla pisklęcia o masie 2935 g) do około 127 900 kJ (dla pisklęcia o masie 3392 g). Jest to suma energii netto. Według autora wzoru, który uwzględnił w nim parametry 30 gatunków ptaków, błąd średni dla poszczególnych z nich nie przekracza 14%, a dla połowy jest niższy niż 10% (Weathers 1996).

Wydatki energetyczne pisklęcia (energia brutto) są większe od metabolizmu terenowego (FMR), bowiem energia w pokarmie nie jest wykorzystywana w pełni. Należy zatem dodatkowo uwzględnić stopień wykorzystania energii z pokarmu. Nie jest on znany dla piskląt bociana białego, wiadomo jednak, że młode ptaki bardziej efektywnie wykorzystują pokarm niż dorosłe. Rosnące pisklę lepiej wykorzystuje pokarm i zawarte w nim sole mineralne, które niezbędne są m.in. do budowy szkieletu, rozwoju upierzenia itp.

Założono, że pisklę bociana asymiluje 85% energii zawartej w pokarmie. Wydatki energetyczne pisklęcia (DEE) są zatem wyższe o współczynnik 1,176 od wyliczonej wcześniej wartości FMR. Dla „statystycznego” pisklęcia wartość DEE wynosi ok. 139 200 kJ, natomiast dla piskląt o masach 2935 i 3392 g odpowiednio 133 000 oraz 150 400 kJ.

Zakładając, że młody „statystyczny” bocian w czasie pobytu w gnieździe otrzymuje tylko jeden rodzaj pokarmu, to na pokrycie jego zapotrzebowania energetycznego i wzrost konieczne jest dostarczenie mu 43,5-56,5 kg dżdżownic (3,2 względnie 2,46 kJ/g świeżej masy), 41,4 kg kijanek żab trawnych i grzebiuszek ziemnych (średnia kaloryczność 3,36 kJ/g), względnie 31,6 kg żab trawnych (4,4 kJ/g) lub 20,9 kg normików zwyczajnych (6,65 kJ/g świeżej masy).

Warto jeszcze ocenić najwyższe dobowe zapotrzebowanie pisklęcia na energię i pokarm, które przypada na okres najszybszego wzrostu. Maksymalne zapotrzebowanie na energię (maks. DME) można obliczyć ze wzoru Weathersa (1996):

$$\text{maks. DME}=11,7 M^{0,91} \times t_n^{-0,43}$$

gdzie  $M$  jest masą ciała pisklęcia (g), a  $t_n$  określa wiek pisklęcia (w dniach). Otrzymaną ze wzoru wartość mnożymy przez wskaźnik asymilacji pokarmu – 1,176. Wyliczona w ten sposób wartość wynosi dla „statystycznego” pisklęcia 3450 kJ na dobę. Tyle energii zawartej jest w 784 g pokarmu o wartości kalorycznej 4,4 kJ/g świeżej masy. Wartości skrajne wynoszą: 3287 kJ dla pisklęcia o masie 2934 g oraz 3750 kJ dla pisklęcia o masie 3392 g, co odpowiada masie pokarmu 747g oraz 852 g.

Każda „statystyczna” para lęgowa wychowująca 1 pisklę w okresie jego maksymalnego zapotrzebowania na energię i pokarm musi zdobyć dziennie 1246 g dla siebie i 784 g dla pisklęcia (łącznie na dobę 2030 g pokarmu, np. żab trawnych o wartości kalorycznej 4,40 kJ/g).

Pary z dwoma młodymi muszą zdobyć w ciągu doby około 2845 g, natomiast pary z trzema młodymi około 3600 g pokarmu o kaloryczności 4,40 kJ/g. Dla par odchowujących 4, 5 oraz 6 młodych otrzymamy wartości odpowiednio wyższe: około 4300, 5050 oraz 5800 g. Pary wychowujące 5 piskląt, w najtrudniejszym okresie, dla zaspokojenia potrzeb pokarmowych piskląt muszą przekazać im 74% zdobytego przez siebie pokarmu, natomiast pary z jednym młodym przekazują mu 38-39% pokarmu zdobytego w ciągu dnia.

*Wartość energetyczna jaja i zniesienia.* Średnia masa świeżo zniesionego jaja bociana na Górnym Śląsku wynosiła 107,9 g. Przyjmując wartość energetyczną jaja na 5,42 kJ/g (Vleck i Vleck 1996), wartość energetyczna całego jaja obliczono na 585 kJ.

Przeciętną wartość energetyczną zniesienia bociana można obliczyć mnożąc średni ciężar jaja przez wielkość zniesień (średnio 4,22) i wartość kaloryczną 1 g biomasy jaja. Na Górnym Śląsku wynosi ona 2468 kJ (107,9 g x 4,22 x 5,42 kJ/g). Rzeczywiste koszty wytworzenia jaj są jednak wyższe, bowiem wydatkowanie energii w procesie powstawania jaja odbywa się z 77% efektywnością (Vleck i Vleck 1996). Zatem koszty syntezy jaj należy zwiększyć o współczynnik 1,30. Przy takiej wydajności, statystyczna samica bociana musi dodatkowo zasymilować 742 kJ energii na zniesienie, a zatem cały wydatek energetyczny związany z produkcją pełnego zniesienia oszacować należy na 3210 kJ.

Samice bocianów składają jaja najczęściej w odstępach dwudniowych (Bloesch 1980), a zatem zniesienie składające się z 4 jaj zostanie złożone w ciągu 6 dni, ale synteza składników pierwszego jaja rozpocznie się już kilka dni wcześniej. Produkcja jednego jaja w ciągu 2 dni stanowi dodatkowe obciążenie budżetu energetycznego samicy o 402 kJ/dobę. O taką wartość wzrosną (przez  $\pm 8$  dni) dobowe wydatki energetyczne statystycznej samicy w okresie składania jaj (średni ciężar samicy 3482 g; FMR=2015 kJ; wielkość konsumpcji dla pokrycia FMR=2620 kJ) i będą wynosiły łącznie 3022 kJ/dobę.

### 3.3. Bilans pokarmowy populacji

Ilość pokarmu, którą na lęgowisku musi zdobyć para bocianów w celu zaspokojenia swoich potrzeb pokarmowych oraz odchowania 1-6 młodych obliczono przyjmując następujące założenia:

- a) para przebywa na lęgowisku 144 dni;
- b) średnia wartość energetyczna pokarmu wynosi 4,4 kJ/g świeżej masy;
- c) pary słabsze kondycyjnie (wyprowadzające 1-2 młode) konsumują 1141 g pokarmu/dobę, a pary silne (z 3-6 młodymi) konsumują w ciągu doby średnio 1317g pokarmu;

d) jedno pisklę od wyklucia do pierwszego wylotu otrzymuje od rodziców 34,3 kg pokarmu, a po pierwszym wylocie (przez następnych 10 dni) jeszcze 3 kg pokarmu (2,5 kg zdobywa w tym czasie samodzielnie) (Tab. 20).

W czasie pobytu na lęgowisku, zapotrzebowanie na pokarm ptaków wyprowadzających młode oceniono na 179,4 kg, natomiast para bez młodych (przebywająca w naszym kraju średnio 130 dni) musi spożyć łącznie 141,7 kg pokarmu. Odchowanie jednego

Tabela 20. Ilość pokarmu (w kg; o średniej wartości energetycznej 4,4 kJ/g biomasy), którą na lęgowisku musi zdobyć para bocianów dla zaspokojenia swoich potrzeb pokarmowych oraz odchowania 1-6 młodych (a), ilość pokarmu konieczna do odchowania piskląt od wyklucia do uzyskania samodzielności (b) i od osiągnięcia samodzielności do odlotu (c)

Table 20. Amount of food (in kg; of average energy value 4,4 kJ/g biomass), which should be taken by a pair of White Storks to satisfy their own energy requirements and cover costs of rearing 1-6 young (a), amount of food needed to rear nestlings from hatching to fledging from a nest (b) and from fledging to departure (c)

Liczba odchowanych piskląt	Ilość pokarmu konieczna dla pokrycia wydatków energetycznych pary rodzicielskiej i ich młodych			Wyliczony podział pokarmu zebranego przez parę dla pokrycia własnych wydatków pokarmowych oraz koniecznych dla pokrycia zapotrzebowania pokarmowego piskląt (w %)
	Amount of food needed to cover energy expenditures of a breeding pair and young			
Number of reared young	a	b	c	para : pisklęta
				pair : young
1	201	37	7	82 : 18
2	238	74	14	69 : 31
3	279	99	21	65 : 35
4	314	124	28	61 : 39
5	344	154	35	55 : 45
6	374	184	42	51 : 49

pisklęcia od wyklucia do osiągnięcia samodzielności wymaga dostarczenia mu około 37,3 kg pokarmu, a do odlotu młode samo zdobywa jeszcze około 7 kg pokarmu.

Prawdopodobna konsumpcja całej populacji bociana w Polsce, obejmującej populację lęgową, odchowane i padłe młode oraz frakcję niełęgową, w 1995 r. mogła przekroczyć 12 000 ton pokarmu, a w 2004 r. nawet 15 000-16 000 ton. Postawić należy pytanie o wielkość zasobów pokarmowych, z których mogą korzystać bociany i inne gatunki ptaków. Nie zostały one dotychczas oszacowane ani w granicach całego zasięgu w Europie, ani nawet na wybranych powierzchniach. Wyjątkiem są badania stanu płażów przeprowadzone w optymalnych siedliskach na łąkach nadnarwiańskich i w dolinie Nidy (Licznier i in. 2002, Krzyściak-Kosińska 2005).

W dolinie Nidy najwyższą średnią biomasa płażów stwierdzono na niekoszonych łąkach świeżych (27,1 kg/ha; zakres 15,5-38,7 kg/ha), a odłowy na pastwisku dały tylko nieco niższe wyniki (26,4 kg/ha). Około 3-4 krotnie niższą biomasa tych zwierząt odnotowano na łąkach wilgotnych (średnio 5,6 kg/ha; zakres 5,0-6,2 kg/ha) (Krzyściak-

Kosińska 2005). Uwzględniając obecność innych zwierząt stanowiących potencjalny pokarm, w okresie wychowu piskląt bociany miały tam do dyspozycji prawdopodobnie znacznie więcej niż 1 tonę pokarmu (w tym 800 kg żab brunatnych) na 100 ha powierzchni.

Innym ważnym składnikiem diety bociana są dżdżownice. Według Kasprzaka (1986), na użytkach zielonych ich świeża masa może dochodzić do 200 g/m<sup>2</sup> (2 tony/1ha).

## VI. Dyskusja

W Polsce od dawna utrzymuje się wysoki stan populacji bociana białego. Z tego powodu nasz kraj jest wyjątkowo predestynowany do badań nad tym gatunkiem, a także ponosi szczególną odpowiedzialność za jego dalszy byt w przyrodzie.

Pierwsze międzynarodowe liczenie, przeprowadzone w 1934 r. w znacznej części Europy, w Polsce objęło około połowy obecnego terytorium naszego kraju. Wykazano wówczas około 14 000 par. W 1974 r. na tym samym obszarze gnieździło się około 12 000 par, a w całym kraju 33 900 par. Pod koniec XX w. w Polsce gniazdowało ponad 20% światowej populacji bociana białego. Wyniki uzyskane w 2004 r. wskazują najwyższy w historii stan tego gatunku – około 52 500 (Guziak, Jakubiec 2006). Duży wzrost odnotowano zwłaszcza we wschodniej części Polski, natomiast regionalnie zaznaczył się spadek liczebny, m.in. na Górnym i Dolnym Śląsku odpowiednio o 16% i 20% (Profus 2006a, b, Wuczyński 2006). Główną przyczyną tego spadku upatruje się w zmniejszaniu powierzchni użytków zielonych. W ostatnich 10 latach, z 15 krajach europejskich, z których istnieją wyniki cenzusu z 2004 r., w zdecydowanej większości odnotowano wzrost liczebności bociana białego, w Czechach stan jest stabilny, a jedynie w Grecji i Danii nastąpił spadek (por. Ryc. 2).

Przedstawione w niniejszej pracy wyniki 13 lat badań dotyczące dynamiki liczebności, wskaźników rozrodu, śmiertelności, zapotrzebowanie na pokarm oraz jego składu i wartości energetycznej porównano ze stanem liczebnym i wskaźnikami ekologicznymi różnych populacji środkoeuropejskich, zgromadzonymi w obszernej literaturze.

*Zasiedlanie terenów górskich.* Jednym z bardziej interesujących zagadnień jest trwająca już 3/4 wieku ekspansja terytorialna bociana na obszary górskie. Przyczyny i mechanizmy tego procesu, omówione na przykładzie niższych położań polskiej części Karpat, porównano z tym samym zjawiskiem obserwowanym w innych górach Europy Środkowej.

Tendencję do zasiedlania terenów wyżej położonych wykazują, od przynajmniej półwiecza, bociany zasiedlające podnóże polskich Sudetów. W latach 20. ubiegłego wieku w Podgórzyźnie u podnóży Sudetów istniało jedno gniazdo. W latach 1922 i 1934 gatunek w Sudetach nie występował, ale już w 1955 r. w Kotlinie Kłodzkiej były 4 zajęte gniazda, a ankieta z 1958 r. wykazała istnienie dwóch gniazd (Wuczyński, 2006). Obecnie w Sudetach najwyżej położone gniazda znajdują się na wysokości 560 m n.p.m. – około 300 m wyżej niż w latach 1920.; stan liczebny populacji od 1934 r. zwiększył się pięciokrotnie, a od 1974 r. dwukrotnie. W ostatnich latach zasiedlanie Sudetów uległo zahamowaniu, a nawet ma miejsce regres (Wuczyński 1997, 2006). Obserwowane

tam, relatywnie niskie wieloletnie efekty lęgów ( $JZa=1,66$ ) mogą wskazywać, że populacja utrzymuje się tam jedynie na drodze wzmożonej imigracji bocianów z obszarów o wyższych parametrach rozrodu lub/i wysokiej przeżywalności ptaków lęgowych.

Dobrze udokumentowane w Europie jest jeszcze zasiedlenie saksońskich Rudaw. Dotyczyło jednak tylko 18 par gniazdujących na wysokości 300-660 m n.p.m. (Bäßler i in. 2000). Z innych obszarów górskich naszego kontynentu brak jakichkolwiek informacji na ten temat. Wiadomo natomiast, że z niektórych pogórzy i dolin górskich, np. ze Szwarzwaldu w Niemczech i kantonu Schwyz w Szwajcarii (700 i 900 m n.p.m.), bocian wycofał się już dawno temu (Bauer i Glutz von Blotzheim 1966).

Nasuwa się pytanie, z jakiego powodu bocian biały, uważany tradycyjnie za gatunek bytujący na nizinach (Creutz 1988, Schulz 1998), powiększył w Karpatach zasięg swojego pionowego rozmieszczenia o niemal 500 m? Przyczyny wydają się być różnorakie. Po pierwsze, gatunek ma potencjał biologiczny do kolonizowania nowych obszarów, w tym także górskich. W obrębie jego areалу geograficznego istnieją bowiem lokalne populacje gnieźdzące się na znacznych wysokościach, np. do 2500 m n.p.m. w górach Atlas w Maroku, 2300 m w Turcji i do 2000 m w Armenii nad Jeziorem Sewan (Sauter i Schüz 1954, Creutz 1988, Adamjan 1990). Na Półwyspie Iberyjskim (Sierra de Gredos, Hiszpania) dochodzi do 1350 m n.p.m., a w Bułgarii i Serbii do 1300 m. Na południowych stokach Tatr na Słowacji najwyżej położone gniazda zlokalizowane są na wysokości 880 m n.p.m. (Creutz 1988, Stollmann 1989).

Po drugie, w wyniku zmian klimatycznych oraz zmian w strukturze upraw rolnych powstały nowe siedliska, oferujące bocianom białym nowe możliwości. W ciągu ostatnich 30-40 lat na Podhalu i na terenach z nim sąsiadujących stopniowo wycofywano się z upraw zbóż i ziemniaków, a rozwijano bardziej opłacalną hodowlę bydła i owiec, co wymagało większych powierzchni łąk i pastwisk. Istotne znaczenie odegrało także wprowadzenie na te tereny roślin motylkowych, a zwłaszcza koniczyny (szczególnie *Trifolium pratense*) i lucerny *Medicago sativa*. Te wysokobiałkowe rośliny wraz z niektórymi gatunkami traw stanowią m.in. pokarm nornika zwyczajnego *Microtus arvalis*, który w niektórych latach może być ważnym składnikiem diety bociana (Profus i Mielczarek 1981). Gryzonie te, szczególnie w latach gradacji, wpływają bardzo korzystnie na obsadę gniazd oraz efekty reprodukcji bociana (Tryjanowski i Kuźniak 2002). Gradacje takie miały miejsce na Podhalu, Orawie i Spiszu m.in. w latach 1987 i 1988 i ponownie na początku lat 1990. Zapewne z tego powodu polepszył się stan żerowisk i wzrosła produktywność par bocianów (por. Ryc. 28).

Wiadomo, iż szczególnie w górach rozmieszczenie bociana białego jest wyjątkowo silnie uzależnione od temperatury (Carrascal i in. 1993). Analizy wykonane dla nizinnej populacji bociana białego dokumentują, iż odnotowane wczesnowiosenne ocieplenie klimatu może wpływać na przyspieszenie przylotów, jak również implikować lepszy sukces rozrodczy (Ptaszyk i in. 2003, Tryjanowski Z. i in. 2004). Jest bardzo możliwe, iż również na Podhalu ocieplenie klimatu przyspieszyło ekspansję na tereny uważane dotychczas za suboptymalne, a nawet niedostępne dla tego gatunku.

Obecność heterogenicznych siedlisk wokół gniazd bocianów oraz konserwatyzm behawioralny, polegający m.in. na osiedlaniu się przynajmniej samców blisko miej-

sca swoich narodzin, ma istotne konsekwencje dla populacji: 1) wraz ze wzrastającym zagęszczeniem populacji rośnie udział terytoriów niższej jakości – suboptymalnych, 2) skutkiem progresywnego wykorzystywania terytoriów suboptymalnych jest spadek produktywności *per capita*, jako efekt działania mechanizmów zależnych od zagęszczenia (Newton 1998, Sergio i Newton 2003). Zgodnie z założeniami teoretycznymi można było oczekiwać, iż dłużej użytkowane gniazda będą się charakteryzowały wyższą produktywnością, niż gniazda użytkowane krócej lub z przerwami. Zgodnie z teorią, najpierw zajmowane są przez ptaki gniazda w najlepszych rewirach, a w miarę upływu czasu gniazda w rewirach suboptymalnych. Także ciągłość zajmowania gniazda okazała się wiarygodną cechą oceny jego jakości, zwłaszcza wtedy, gdy nie wszystkie terytoria są zajęte przez bociany.

Dokumentacja ekspansji bocianów białych u podnóża Tatr była możliwa dzięki temu, że istniały historyczne doniesienia z lat 1875 oraz 1931 i 1933 o stanie populacji oraz bardzo szczegółowe studia populacyjne prowadzone w ciągu ostatnich 30 lat (Indyk i in. 1979, Profus i Mielczarek 1981, Profus i Cichocki 2002 i mat. niepubl.). Dotychczasowe badania, wykazujące zależności pomiędzy zmianami klimatycznymi a powiększaniem zasięgu pionowego różnych zwierząt, bazowały na słabszych podstawach metodycznych, np. w oparciu o „studia atlasowe” na dużych obszarach (Konvicka i in. 2004) lub tylko na dwukrotnie powtórzonych badaniach (Archaux 2004). Zastosowane przez tych autorów „uproszczone” metody mogą nie być wystarczająco czułe do wykrywania i dokumentowania takich zmian (por. Davies i in. 1998). Problem ten, w oparciu o przykłady z bocianem białym, szerzej dyskutują Sparks i Tryjanowski (2005).

*Wskaźniki reprodukcji utrzymujące stałą liczebność populacji.* Z obliczeń Wojciechowskiego (1992) wynika, iż statystyczna para bocianów powinna wyprowadzać w ciągu sezonu 1,99 podlota (JZa), aby populacja mogła utrzymać się na stałym poziomie. Autor ten oparł swoje obliczenia na dwóch założeniach, a mianowicie, że połowa samic pierwszy raz przystępuje do lęgów w czwartym roku życia, oraz że przeżywalność populacji krajowej jest zbliżona do obserwowanej w populacji zachodnioeuropejskiej.

Dotychczas brakowało konkretnych danych wykazujących wpływ warunków na afrykańskich zimowiskach na przeżywalność i – pośrednio – również na stan liczebny wschodniej populacji bocianów białych na lęgowiskach. Schaub i in. (2005) stworzyli model pozwalający oszacować przeżywalność bocianów polskich i wschodniemieckich oraz ocenić wpływ warunków klimatycznych we wschodnim Sahelu oraz we wschodniej i południowej Afryce na to zjawisko. Średnie roczne wskaźniki przeżywalności młodych ptaków z Polski były wyraźnie wyższe (0,415; SE=0,043) niż pochodzących we wschodnich Niemiec (0,330; SE=0,034). Przeżywalność dorosłych bocianów zasiedlających nasz kraj była tylko nieco wyższa (0,862; SE=0,026) niż ptaków z tej części Niemiec (0,843; SE=0,018). Zgodnie z oczekiwaniami, amplituda zmian przeżywalności młodocianych bocianów była 5-7-krotnie większa niż u dorosłych (CV dla ptaków młodych z Polski i Niemiec odpowiednio: 25,1% i 30,7%; CV dla ptaków dorosłych odpowiednio: 5,2% i 4,6%).

Dużą zbieżność z oceną Wojciechowskiego (1992) wykazały obliczenia wykonane wcześniej przez Burnhausera (1983) dla bocianów lęgających się w Bawarii. Autor ten

sugeruje, że – przy nie zmieniającej się strukturze wiekowej – dla utrzymania stabilnej populacji, statystyczna para bocianów powinna wyprowadzać po 2,02 podloty w ciągu sezonu.

Mimo odnotowanego ostatnio wzrostu liczebności bociana w Niemczech, wartość współczynnika reprodukcji  $JZa$  wielu populacji lokalnych jest niższa. Wnioskuje się stąd, iż notowany ostatnio przyrost liczebności nie nastąpił ani w wyniku podjętych przedsięwzięć ochroniarskich, ani na skutek polepszenia stanu siedlisk i żerowisk. Ochrona i utrzymywanie odpowiednich żerowisk bocianów ma zwykle miejsce na tak małych obszarach, iż nie można oczekiwać znacznego polepszenia stanu całej populacji rozrodzkiej (Schulz 1999). Jedną z hipotez zakłada, że populacja zasiedlająca Niemcy nie jest w stanie sama się utrzymać i konieczne jest jej zasilanie z populacji centralnej (głównie polskiej i czeskiej; Bäßler i in. 2000, Schimkat 2004). Hipoteza przeciwna zakłada, że odnotowany ostatnio wzrost liczebny na północy Niemiec nastąpił głównie w wyniku bardzo dobrych wskaźników rozrodu populacji autochtonicznej w latach 1991-1994 (Meybohm 1996). Wiadomo bowiem, iż zdecydowana większość młodych bocianów po raz pierwszy przystępuje do rozrodu zwykle w odległości do 50 km od miejsca swoich narodzin (np. Meybohm i Dahms 1975, Chernetsov i in., w druku).

*Analiza przyczyn zmian w fenologii bociana.* Wpływ globalnych zmian klimatycznych w ciągu ostatnich 80 lat spowodował, że w zachodniej Polsce 14 z 16 badanych gatunków ptaków przylatuje obecnie wcześniej na łęgowiska niż dawniej (Tryjanowski i in. 2002). W nowszej pracy (Tryjanowski i in. 2005b) przedstawiono mocniejsze argumenty świadczące o przyspieszonych przylotach 24 spośród 30 badanych gatunków. W Wielkopolsce udokumentowano, że także bociany białe przylatują około 10 dni wcześniej niż kilkadziesiąt lat temu (Ptaszyk i in. 2003). Stopień wrażliwości różnych gatunków ptaków na zmiany klimatu jest zróżnicowany; zmiany te działają najsilniej na taksony migrujące wczesną wiosną, do których należy również bocian biały. Wpływ zmian klimatycznych jest słabszy w odniesieniu do gatunków przylatujących później (Berthold 2000).

Ptaki pojawiające się najwcześniej na łęgowiskach nie napotykają na konkurentów, dzięki czemu mogą zająć najlepsze do rozrodu gniazdo i w konsekwencji zwiększyć swój sukces rozrodczy (Potti 1998, Kokko 1999, Forstmeier 2002). Wyniki długoterminowych analiz wykonane przez Tryjanowskiego i Sparksa (2001) wykazały, że zależności te są dość skomplikowane i mogą być modyfikowane przez wiele czynników.

Dobór naturalny powinien faworyzować osobniki przylatujące wcześniej (Drent i Dann 1980, Dann i in. 1986, Barbraud i in. 1999, Tortosa i in. 2003). Jednakże ptaki przylatujące wcześniej mogą płacić koszty związane z lokalnymi fluktuacjami pogodowymi, ostrym nawrotem niekorzystnych warunków atmosferycznych, takich jak gwałtowne spadki temperatury i opady śniegu (Whitmore i in. 1977). Wpływ warunków meteorologicznych na trasach wędrówek i na terenach łęgowych może dotyczyć nie tylko poszczególnych osobników czy niewielkich stad, ale nawet całych populacji. W przypadku wschodniej populacji migracyjnej bociana białego zaznaczyło się to szczególnie wyraźnie na przełomie zimy i wiosny 1997 r. Późne odloty z zimowisk i wyjątkowo niekorzystne warunki w czasie migracji przez Bliski Wschód (Kaatz 1999, 2004,



Berthold i in. 2002) były przyczyną znacznych opóźnień w przylotach bocianów na łągowiska środkowej i wschodniej Europy, co odnotowano również na Górnym Śląsku (Ograbek 1997, Profus i Chromik 2001, P. Profus, mat. niepubl.). Pierwszego ptaka stwierdzono tu na gnieździe dopiero 1. kwietnia, a mediana terminu przylotu pierwszego i drugiego z partnerów przypadała na 20. i 25. kwietnia (n=46 par). „Pierwsze ptaki” zajmowały gniazda pomiędzy 1. kwietnia a 4. maja, a ich łągowi partnerzy pojawiali się od 7. kwietnia do 7. maja (n=46). Ptaki, które przyleciały jeszcze później (po 20. maja), tworzyły krótkotrwałe związki partnerskie (kategoria HB2) nie kończące się łągiem (P. Profus, W. Chromik, mat. niepubl.). Za jedną z przyczyn opóźnionych przylotów uważa się m.in. wpływ zjawiska El Niño, którego efekty w postaci ekstremalnie wysokich opadów ujawniły się szczególnie wyraźnie na przełomie 1996 i 1997 r. w Afryce Wschodniej (Kaatz 2004).

Wpływ niekorzystnych warunków pogodowych wczesną wiosną na stan populacji bociana białego opisywano wielokrotnie (Schulz 1998, Kaatz 1999, Profus i Chromik 2001). W ich konsekwencji część ptaków przylatujących później nie przystępuje do rozrodu lub czas rozpoczynania łągów jest na tyle spóźniony, iż kończy się niewielkim sukcesem. Nie potwierdził się więc teoretyczny model zakładający, iż selekcja powinna działać na osobniki przylatujące w zimnych latach wcześniej, a preferować osobniki przylatujące w tych latach później (Tryjanowski i in. 2004).

*Terminy przylotów.* Na Przedgórzu Sudeckim pierwszy partner pojawiał się na łągowisku 4. kwietnia (mediana; n=232) a drugi 9. kwietnia (n=186). Tylko w trzech przypadkach na 7 terminów pierwszych obserwacji ptaków na gniazdach były one tożsame z jego permanentnym zajęciem (Wuczyński 2005).

W latach 1974-1989, w Polsce Południowej 12% gniazd zajmowanych było przez oba ptaki w tym samym dniu, a 88% najpierw przez jednego z nich (31: 221 gniazdo; Profus 1991). Na Ziemi Leszczyńskiej proporcje te były dość zbliżone – 18% i 82% (Kuźniak 1994).

Regułą jest, że samce powracają na gniazda wcześniej niż samice. Różnice w terminach przylotu obu ptaków rodzicielskich tłumaczone są różną rolą, jaką muszą spełnić obaj partnerzy. Celem samca jest zajęcie najlepszego gniazda na obszarze obfitującym w pokarm. W przypadku starszych samców jest to często gniazdo zajmowane w poprzednim sezonie. Samiec, czekając na partnerkę, opuszcza gniazdo tylko na krótko, aby się pożywić w jego pobliżu (Bauer i Glutz von Blotzheim 1966). Wczesny przylot samicy jest dla pary niezwykle istotny, ze względu na konieczność odbudowania w krótkim czasie rezerw energetycznych w celu produkcji jaj. Dallinga i Schoenmakers (1989) wysuwają tezę, iż samice, po wyczerpującym locie z zimowiska, nie są w stanie szybko odbudować substancji białkowych koniecznych do syntezy jaj, bowiem tuż po przylocie zasoby pokarmowe na łągowiskach są dość ograniczone. Wydaje się, iż pogląd ten jest tylko w części prawdziwy. Na przełomie marca i kwietnia w Europie Środkowej rozpoczynają się bowiem masowe gody żab trawnych *Rana temporaria* i żab moczarowych *R. arvalis* (Juszczak 1987, Günther 1996), które zwłaszcza na terenach podmokłych są ważnym składnikiem pokarmu bociana (Krapivnyj 1957). Jeśli tylko ziemia nie jest zamrznięta, głównym pokarmem ptaków wkrótce po ich przylocie są

dżdżownice, co podkreśla wielu autorów (Bauer i Glutz von Blotzheim 1966, Lakeberg 1985 i in.).

Zaobserwowano, że pewną rolę w terminach przylotów pełni doświadczenie ptaków. Ptaki rozpoczynające lęgi wcześniej są osobnikami starszymi niż bociany lęgące się później. Numery obrączek tych samych ptaków, odczytywane corocznie na lęgowiskach wskazują, iż starsze bociany częściej przylatywały na gniazda wcześniej niż osobniki młodsze (J. Haecks, mat. niepubl.), np. w południowej Francji ptaki trzyletnie ( $n=13$ ) przylatują średnio 15,7 dnia po siedmioletnich ( $n=7$ ; Barbraud i Barbraud 1999). Zależność taką potwierdziły także ostatnie badania telemetryczno-satelitarne (Berthold i in. 2002). Samce pojawiały się na gnieździe przeciętnie 10. marca $\pm$ 18,9 dni ( $n=46$ ), a samice 18. marca $\pm$ 16,4 dni (33, Barbraud i Barbraud 1999).

*Skracanie dystansu między zimowiskiem a lęgowiskiem.* Osobniki zimujące bliżej swoich lęgowisk mają do pokonania mniejszą odległość podczas migracji i mogą przylatywać wcześniej na tereny lęgowe.

Zdecydowana większość bocianów białych z Europy Środkowej i Wschodniej migruje na swoje tradycyjne afrykańskie zimowiska: do Sudanu, Czadu i Etiopii oraz centralnej, wschodniej i południowej części Afryki (Berthold i in. 2001a, b, 2002, 2004, Kaatz 2004).

Bociany wędrujące trasą zachodnią powracają na lęgowiska środkowoeuropejskie zwykle 10-20 dni przed bocianami wędrującymi trasą wschodnią (Schulz 1998). Na obszarach rozrodu osobników należących do obu populacji migracyjnych, np. w Saksonii-Anhalt pod koniec marca 2003 r. niektóre pary populacji zachodniej siedziały już na zniesieniach, podczas gdy znaczna frakcja ptaków wędrujących trasą wschodnią przebywała jeszcze pomiędzy północnym Sudanem a Turcją, co potwierdzone zostało badaniami telemetryczno-satelitarnymi (Kaatz 2004, M. Kaatz, mat. niepubl.).

Od pewnego czasu wśród bocianów migrujących na południowy-zachód zaobserwowano tendencję do zimowania w relatywnie niewielkiej odległości od miejsca lęgu. Część ptaków lecących tą trasą nie osiąga swoich tradycyjnych zimowisk w subsaharyjskich państwach zachodniego Sahelu, lecz zimuje na Półwyspie Iberyjskim. Liczni autorzy (Hernandez 1995, Marchamalo de Blas 1995, Schulz 2001), za przyczynę tego zjawiska uznali złagodzenie klimatu, całoroczny dostęp do źródeł pokarmu, m.in. na wysypiskach śmieci, oraz zwiększający się udział frakcji osobników „wpółdomowionych” (pochodzących z reintrodukcji). Koncentracja dużych stad bocianów w pobliżu wysypisk śmieci może też wskazywać na zmniejszające się zasoby pokarmu w siedliskach naturalnych (Tortosa i in. 2003, Kaatz 2004).

Niektóre osobniki bociana białego wschodniej populacji migracyjnej zimują w Izraelu, a czasem w Egipcie i Arabii Saudyjskiej, a więc niemal na tradycyjnej trasie przelotów. W Izraelu zimuje 1000-4700 ptaków, a dla niektórych osobników kraj ten stał się „stałym” miejscem zimowania. Połowa z oznakowanych ptaków po pierwszym pobycie pojawia się ponownie w roku następnym, a niektóre z nich nawet 4-5 lat pod rząd. Interesujące jest, iż zdecydowana większość zimujących tu osobników była samcami (Van den Bossche i in. 2002). Niektóre bociany zimują już w Bułgarii (Nankinov 1994).

W tym kontekście ciekawe wydaje się być zjawisko „odwrotne” – powstanie lęgowisk w Afryce Południowej, miejscu tradycyjnych zimowisk gatunku. W pobliżu

miejsc ich rozrodu, przez cały rok spotyka się stada przelotnych bocianów, zwłaszcza w okresie tamtejszego lata – od listopada do lutego (Herrmann 1999). Również w Izraelu notuje się pierwsze nieliczne lęgi bocianów, np. w latach 1994/1995 stwierdzono 13 par (Schulz 1999). Wskazuje to, że drogi migracji i mechanizmy powstawania układu zimowiska-lęgowiska mogą podlegać zmianom.

W niektórych regionach Europy środkowo-zachodniej (Szwajcaria, Holandia, Alzacja) istnieją eksperymentalne hodowle bocianów, których celem są (lub były) próby odbudowanie samodzielnych „dzikich” populacji na terenach, na których populacje autochtoniczne wymarły (np. Bloesch 1980). Część osobników uczestniczących w tym eksperymencie, a pochodzących z reintrodukcji, zatraciło instynkt do wędrówki i nie odlatuje na zimowisko pozostając w pobliżu miejsc dokarmiania. Osobniki te, będące w dobrej kondycji, nie dopuszczają do lęgów ptaków „dzikich”, osłabionych daleką wędrówką. Dzięki dokarmianiu np. kilkakrotnie zimował bocian w Danii: robił wrażenie zdrowego, przeżył w zimie okresy, podczas których temperatura spadała do  $-25^{\circ}\text{C}$ , i zajmował gniazdo znacznie wcześniej, niż ptaki powracające z zimowisk. Bociany białe wytrzymują silne mrozy (Skov 1999, Mata i in. 2001), dlatego temperatura może mieć raczej pośredni wpływ na migracje, np. poprzez ograniczenie dostępu do źródeł pokarmu (Hughes 2000, Kosicki 2004).

*Czynniki wpływające na fenologię lęgów.* Okres inkubacji poszczególnych jaj w zniesieniu bociana białego trwa od 29 do 34 dni (Schulz 1998). Stałe śledzenie losów lęgów przy pomocy kamery, prowadzone przez Hofmüller (2001), wykazało, iż inkubacja trwała 31-33 dni. Wyjątkowo zarejestrowano krótszy czas inkubacji wynoszący 26 dni (Gebauer 1988).

W literaturze ornitologicznej podawane są rozmaite czynniki bezpośrednie (ang. *proximate factors*) wpływające na termin złożenia pierwszego jaja (por. Tortosa i in. 2003). Czynniki różnicującymi terminy przystępowania do lęgów przez poszczególne pary mogą być: 1) termin przylotu z zimowisk, 2) wiek i kondycja samicy po przybyciu na tereny lęgowe, 3) wiek i kondycja samca wcześniej zajmującego rewir z gniazdem oraz 4) niektóre dodatkowe czynniki wpływające na efektywność zdobywania żeru, jak np. opady, wiatr i temperatura oraz zagęszczenie populacji. Złe warunki atmosferyczne mogą ponadto podnosić koszty termoregulacji ptaków. Dotychczas jedynie wpływ niektórych z powyższych czynników został udowodniony: temperatury i opadów atmosferycznych w okresie przedlęgowym, ilości dostępnego pokarmu oraz wieku rodziców i ich indywidualnych cech. Powstaje pytanie o mechanizm działania tych czynników. Wydaje się, że wiele stwierdzanych empirycznie zależności mogłaby tłumaczyć „hipoteza kondycyjna” (ang. *body condition hypothesis*) (Buczek i Keller 1994). Przyjęto w niej, że warunkiem rozpoczęcia przez samicę składania jaj jest osiągnięcie przez nią odpowiedniej kondycji, w tym – wzrostu masy ciała. Przyjmując za punkt wyjścia „hipotezę kondycyjną” i jej dalsze konsekwencje, skonstruowano model (Ryc. 63) zawierający próbę interpretacji obserwowanych w terenie zjawisk.

*Wielkość zniesień.* Wyniki dotyczące wielkości zniesień na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 można porównać z większą próbą z tego samego terenu obejmującą lata 1974-2002. W tym okresie skontrolowano na Górnym Śląsku 262 gniazda bocianów

białych ze zniesieniami, które uznano za pełne. Zawierały one łącznie 1087 jaj. Liczba jaj w zniesieniach wahała się pomiędzy 2 a 6, a 95,4% wszystkich lęgów składało się z trzech, czterech i pięciu jaj. Najliczniejsze były zniesienia składające się z czterech jaj; stanowiły one łącznie 50,4% wszystkich zniesień oraz 48,6% wszystkich zniesionych jaj. Zniesień zawierających 6 jaj było zaledwie 5 (1,9%), a z jednym jajem – dwukrotnie więcej (3,8%). Średnia wielkość zniesienia dla wszystkich lęgów wynosiła  $4,15 \pm 0,07$  jaj (SE;  $n=262$ ). W latach 1974-1989 bociany składały przeciętnie  $4,07 \pm 0,07$  jaja (SE;  $n=128$ ) (Profus 1991), podczas gdy w latach 1990-2002 przeciętnie  $4,23 \pm 0,08$ . Wyjątkowo bociany białe mogą składać siedem jaj (Mazaraki 1979, Pugacewicz 2000), ale na badanym terenie przypadków takich nie zanotowano. W Danii stwierdzono zniesienie aż z ośmiu jaj (Skov 1999).

Danych porównawczych, zebranych podobną metodą, jest niewiele. Jedynie w Saksonii-Anhalt (Niemcy) w 234 lęgach stwierdzono przeciętnie po 3,89 jaj. Podobnie jak na Górnym Śląsku, najliczniejsze były tam zniesienia złożone z 4, 5 i 3 jaj (Arendt i in. 2001).

Wielkość zniesień bociana zmienia się w różnych latach, co pozwala na wyróżnienie tzw. lat „dobrych” i „złych”, charakteryzujących się skrajnymi wartościami. Zależność taką odnotowano na obszarze Górnego Śląska w okresie 1990-2002, co potwierdziło dane uzyskane tu wcześniej, w latach 1974-1989: 4,4 jaja ( $n=54$ ) stwierdzono średnio u par w latach „dobrych”, a tylko 3,9 ( $n=30$ ) w latach „złych” (Profus 1991).

Na Węgrzech wykazano obecność największych zniesień (4,48-4,51;  $n=20$ ) w gniazdach użytkowanych przez bociany corocznie przez wiele lat. Gniazda te zajmowane były przez ptaki w bardzo dobrej kondycji (średnia masa samic około 3,7, a samców około 4,1 kg), na obszarach o niskim zagęszczeniu populacji. Nieco niższe były zniesienia par na terenach o wysokim zagęszczeniu (4,39-4,41;  $n=15$ ). Gniazda zasiedlane nie w każdym sezonie, zlokalizowane w siedliskach suboptymalnych, zajmowały ptaki o mniejszych rozmiarach ciała (średnia masa samic 2,8-2,9 kg, samców 3,4-3,5 kg). Składały one przeciętnie mniej jaj: 3,76 – na terenach słabiej zasiedlonych ( $n=6$ ) i 3,87 na terenach o wysokim zagęszczeniu populacji lęgowej ( $n=20$ ) (Sasvári i in. 1999a). W latach 1992-1997 średnią wielkość zniesień na Węgrzech obliczono na 4,20 jaj/parę (zakres 3,78-4,45;  $n=62$ ) (Sasvári i Hegyi 2001).

W Hiszpanii najczęściej jaj składają samice przystępujące do lęgów najwcześniej: w pierwszej dekadzie marca (średnio 4,77 jaj/parę), a najmniej rozpoczynając lęgi w pierwszej dekadzie maja (średnio 1,5 jaja/parę). Szczyt rozpoczynania lęgów przypada tu między pierwszą dekadę marca a pierwszą dekadą kwietnia, ale sezon znoszenia jaj trwa od końca lutego do początku maja ( $n=197$  zniesień) (Chozas 1983, 1986). W Hiszpanii wielkość zniesień jest wyraźnie niższa ( $3,59 \pm 0,9$ ;  $n=203$ ) niż w Europie Środkowej. Z danych tej autorki wynika istnienie podobnej zależności pomiędzy wielkością zniesień a zagęszczeniem, jak w populacji węgierskiej bociana. W regionach o niskim zagęszczeniu stwierdzono wyższe zniesienia (4,00-4,66 jaj/parę; okolice Madrytu, Stara Kastylija, dolina rzeki Ebro), natomiast na obszarach o najwyższym w kraju zagęszczeniu miejsc lęgowych (dolina Tagu), pary składają przeciętnie tylko 2,86 jaj (Chozas 1986).

Ryc. 63. Czynniki i mechanizmy regulujące wielkość modelowej populacji bociana białego na łęgowsku.

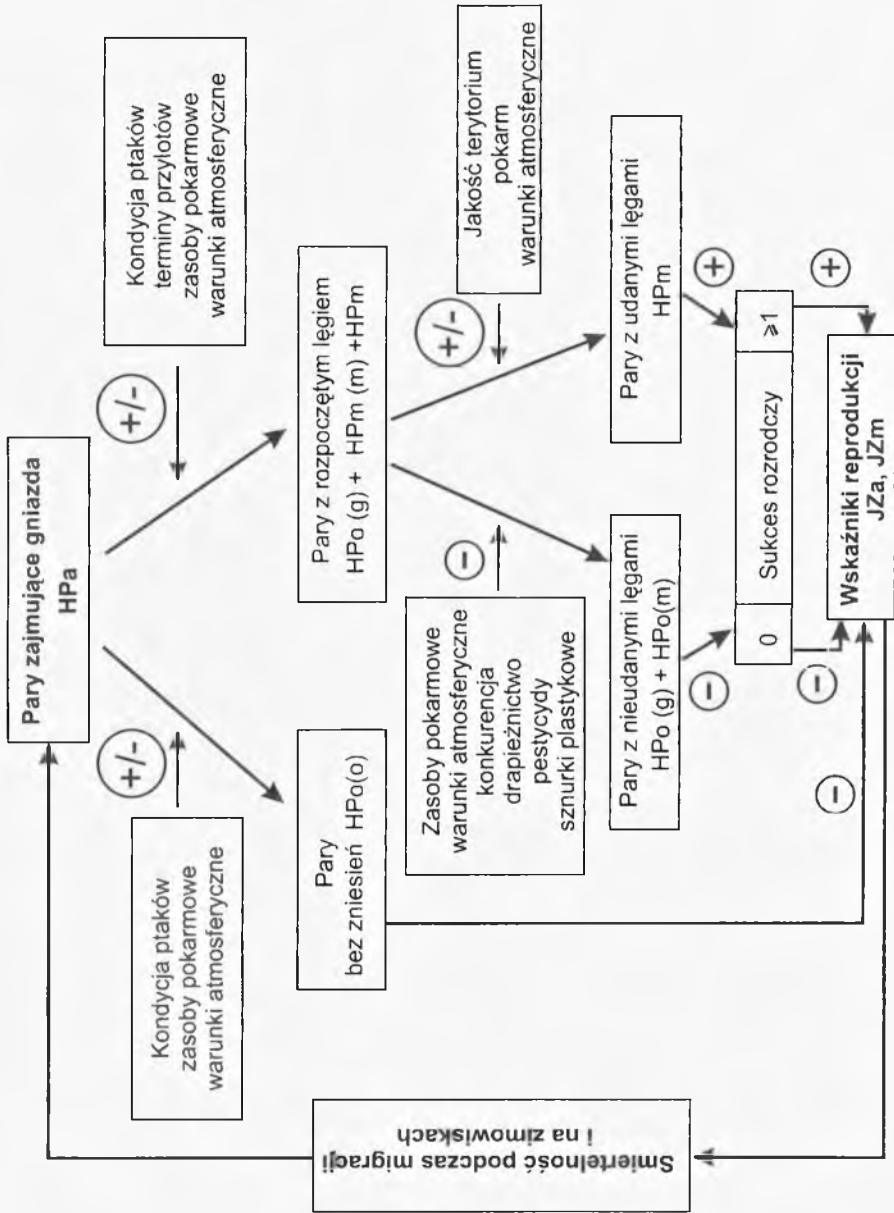
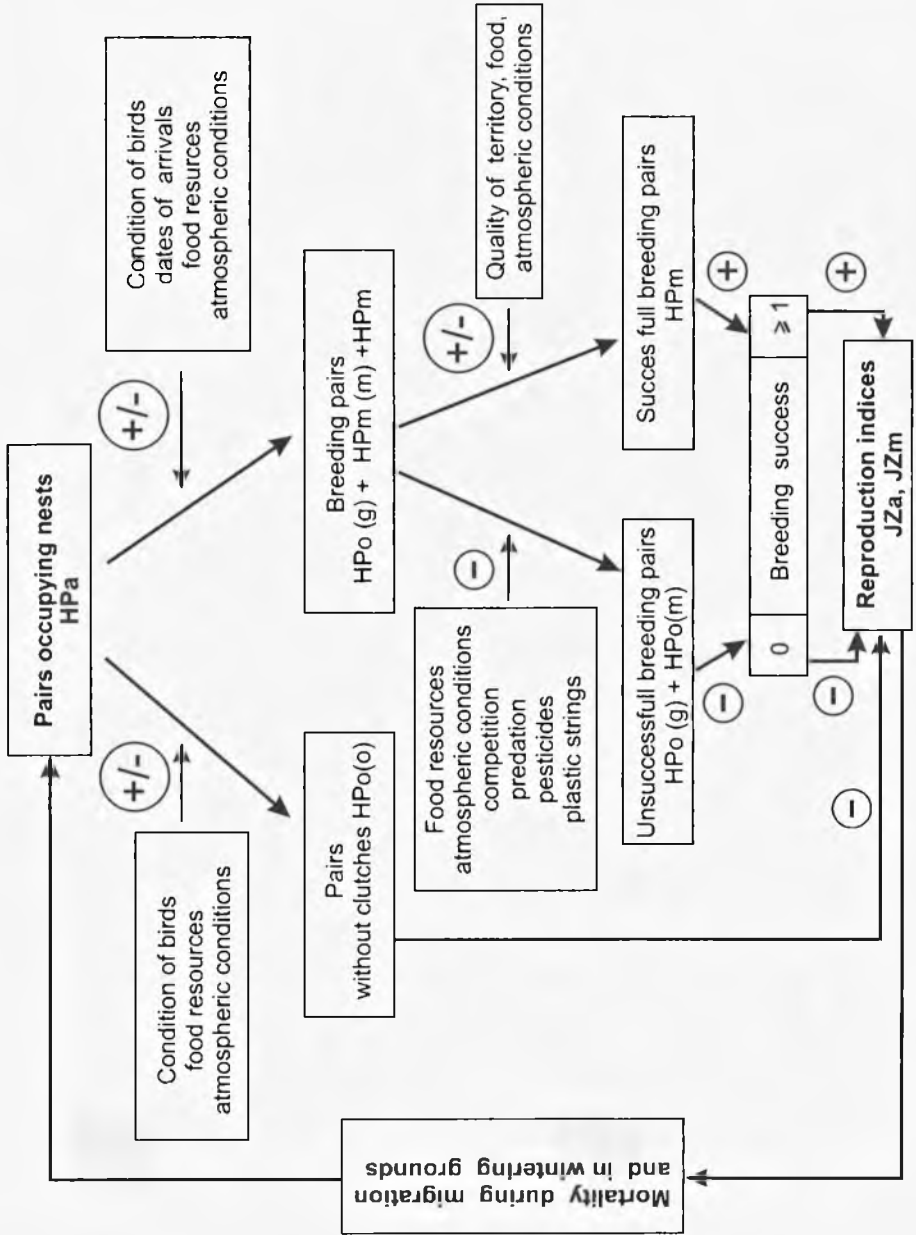


Fig. 63. Factors and mechanisms regulating the model White Stork population size in the breeding ground.



Warunki na przelotach, a zapewne i na zimowiskach, mogą istotnie wpłynąć na kondycję ptaków przystępujących do rozrodu i pośrednio wywierać wpływ na wielkość samych lęgów (Dallinga i Schoenmakers 1984, 1989). Potwierdzają to m.in. najnowsze badania telemetryczno-satelitarne (Kaatz 1999, 2004, Berthold i in. 2002).

*Zmienność rozmiarów jaj.* Średnie parametry rozmiarów jaj bociana na Górnym Śląsku, takie jak: długość, szerokość, objętość całkowita i indeks kształtu, mieszczą się w przedziale wartości stwierdzonych w populacjach zasiedlających różne obszary w obrębie zasięgu geograficznego tego gatunku. Średnie objętości jaj wyliczone dla różnych obszarów (por. Ryc. 39) są nieco większe (o 5-6 cm<sup>3</sup>) niż podawane przez Boguckiego i Ożgo (1999), co wynika z zastosowania innego wzoru do oceny tego parametru. Autorzy ci obliczali objętość wewnętrzną jaja, natomiast Profus i in. (2004) objętość całkowitą jaja, zatem łącznie ze skorupką. Jest pewne, że różnice wykazane przy zastosowaniu obu tych metod nie mają istotnego znaczenia biologicznego.

Największą zmienność wykazano dla objętości jaj, a najmniejszą dla ich szerokości. Ta obserwacja wydaje się mieć bardziej ogólny charakter, bowiem u wielu innych gatunków ptaków odnotowano podobne zjawisko (Bańbura i Zieliński 1990, 1998; dla bociana białego – Bogucki i Ożgo (1999), dla innych *Ciconiiformes* – Ashkenazi i Yom-Tov, 1997). Niewielka zmienność szerokości jaj jest ograniczona budową organów reprodukcyjnych samicy, głównie średnicą jajowodu (Christians 2002). Zatem zwiększanie objętości mogłoby następować tylko poprzez wzrost długości jaja. Ewolucja rozmiarów jaj jest dość skomplikowana, bowiem zarówno długość jak i szerokość jaj znajdują się pod silną presją selekcji, mogącej wpływać niezależnie na każdy z tych parametrów (Chylarecki i in. 1997).

Bennet i Owens (2002), ponad 90% zmienności masy jaj ptaków, tłumaczą zmiennością masy ciała samicy. Jest zatem wielce prawdopodobne, że selekcja ukierunkowana na wzrost lub zmniejszenie masy i rozmiarów ciała samicy będzie skutkować zmianami rozmiarów jaj.

Samice zasiedlające Afrykę Północną składają najmniejsze jaja (93-96 cm<sup>3</sup>), a w Europie Środkowej największe (100-104 cm<sup>3</sup>). Mniejsza objętość i masa (ok. 100-103 g) jaj bocianów północno-afrykańskich może pośrednio wskazywać, iż ptaki tam gniazdujące mają mniejsze rozmiary ciała, niż ptaki lęgające się w Europie Środkowej. Dane te mogą sugerować, iż zgodnie z regułą Bergmanna bociany gniazdujące w północnej części zasięgu są większe i cięższe od ptaków z Europy Południowej i północnej Afryki. Interesujące są dane ze Szwajcarii, do której – po wymarciu populacji autochtonicznej – reintrodukowano bociany głównie z Algerii. Prawdopodobnie po części z tego powodu odnotowana średnia objętość jaj w Szwajcarii jest wyraźnie niższa, niż w pozostałych regionach Europy Środkowej. W latach późniejszych, wśród wsiedlanych bocianów było więcej ptaków pochodzenia środkowoeuropejskiego i zapewne dlatego przeciętna objętość jaj nieco wzrosła.

*Efektywność lęgu.* Wielokrotnie obserwowano zależność między terminem przylotu i zajmowania gniazda a sukcesem rozrodczym. Zjawisko to było wyraźnie widoczne w okresie niniejszych badań na Górnym Śląsku (por. Ryc. 51), co potwierdziła analiza statystyczna. Podobną korelację stwierdzili dla okolic Oldenburga Bairlein i Henneberg

(2000). Dokumentuje ją również Meybohm (1996) dla okolic Cuxhaven w północno-zachodnich Niemczech. Wśród par, które w latach 1962-1995 przyleciały na lęgowiska do 25. kwietnia, 84,0% miało udane lęgi (n=1332). Spośród opóźnionych par, które zajęły gniazda po 25. kwietnia (n=708), podloty odchowalo tylko 37,8%.

Wykluwalność jaj dla par z sukcesem lęgowym w populacji górnośląskiej w latach 1974-2002 wynosiła średnio 85,5% (n=130 lęgów). Była ona wyższa w latach 1974-1989, kiedy to wykluwało się 90,1% piskląt (n=72; Profus 1991), natomiast w latach 1990-2002 – 80,1% (n=58 lęgów), jednak różnice w wykluwalności pomiędzy oboma okresami badań nie były istotne statystycznie (test  $\chi^2=0,84$ , p=0,36).

Z analizowanego materiału wynika, że odsetek wykluwających się piskląt zależał od wielkości zniesień. Największy procent piskląt wykluwał się w zniesieniach złożonych z 2-3 jaj (w obu okresach badań – 97,3 i 93,9%; średnio 95,7%). W zniesieniach złożonych z 4 jaj był nieco mniejszy (90,3 i 90,6%; średnio 90,4%). Najniższy procent piskląt wykluwał się w zniesieniach zawierających 5 i 6 jaj – średnio 77,2% (87,4% do 1989 r. oraz 67,5% w latach 1990-2002).

Jaja składane w kolejności jako czwarte, piąte i szóste często stanowią tzw. rezerwę; wykluwają się z nich mniejsze i słabsze pisklęta niż z jaj złożonych wcześniej. Często zdarza się, że pisklę z jaja zniesionego jako czwarte z kolei lub następne przebija skorupkę i ginie nie wykluwając się do końca (Bloesch 1982).

Na Węgrzech, w latach 1992-1997 wykluwalność wahała się pomiędzy 74 a 92% (Sasvári i Hegyi 2001). Analiza wyników uzyskanych w tym kraju (Sasvári i in. 1999a) pozwala stwierdzić, iż na terenach o niskim zagęszczeniu populacji pary o najlepszej kondycji składały przeciętnie 4,51 jaj, wykluwało się z nich średnio 4,07 piskląt (wykluwalność 90,2%), a 3,74 podlota/parę osiągało zdolność do lotu (n=16). W miejscach wysokiego zagęszczenia te same parametry rozrodu wynosiły odpowiednio: 4,39 jaja/parę, 4,20 wykłutych/parę (wykluwalność: 95,7%) i 3,63 lotnych młodych/parę. W gniazdach zajmowanych przez ptaki o słabszej kondycji (mniejszej masie ciała), zniesienia i liczba piskląt były niższe.

Badania przeprowadzone w Hiszpanii wykazały, iż z 735 jaj (n=204 pary) wykluły się 503 pisklęta – 68,4% w relacji do liczby złożonych jaj (Chozas 1986). Nie są znane przyczyny tak wysokich strat powstałych w okresie inkubacji. Jednym z powodów może być zapewne zbieranie danych w koloniach lęgowych, a nie w miejscach o niewielkim zagęszczeniu gniazd. Kolonijny sposób gniazdowania i niewielkie odległości pomiędzy gniazdami z pewnością prowadzą do częstszych interakcji sąsiadujących ze sobą par, w czasie których może dochodzić do strat pojedynczych jaj a nawet całych zniesień (por. Wojciechowski 1992).

Wielkość lęgu wyraźnie zależy od wielkości zniesienia, co wykazano w niniejszej pracy (por. Ryc. 42, 43). Bardzo zbliżony obraz tej zależności uzyskano dla danych zebranych przez Arendt i in. (2001) z Saksonii-Anhalt (Ryc. 64).

*Rozwój piskląt.* Masa świeżo wykłutych piskląt wynosi według Schulza (1998) najczęściej 70-75 g, przy wartościach skrajnych 68 g oraz 88 g. W tym zakresie mieściła się również masa czterech piskląt na Górnym Śląsku, natomiast jedno ważyło zaledwie 52 gramy. W oparciu o dane Bloescha (1982, 1984) i własne materiały z Górnego Ślą-



ska, wykazano pozytywną korelację ( $r=0,87$ ;  $n=40$ ) pomiędzy masą świeżo zniesionych jaj a masą świeżo wykutych piskląt. Z jaja o przeciętnej masie  $108,0 \text{ g} \pm 9,43$  wykuwało się pisklę o średniej masie  $77,3 \text{ g} \pm 7,07$ , co stanowiło 71,6% początkowej masy jaja.

Masa ciała młodych po pięciu dniach życia osiąga około 160 g, po 9-13 dniach – 500 g, po 16 dniach około 1000 g, po 20-26 dniach – 1600-2000 g, a po 31 dniach – 2400 g. Masa ciała podlotów po 48 dniach życia sięga 3050 g (Creutz 1988). Maksymalny ciężar ciała młode ptaki osiągają pod koniec 7. tygodnia życia, ale przed pierwszymi wylotami, które mają miejsce w 9. tygodniu; wtedy ich masa nieco się obniża. Średni ciężar podlotów tuż przed pierwszym opuszczeniem gniazda jest wyższy w lęgach z jednym, dwoma i trzema młodymi (średnio ok. 3,4-3,5 kg) niż w lęgach większych – z czterema i pięcioma młodymi (2,7-2,9 kg) (Sasvári i Hegyi 2001). W lęgach z 3-5 młodymi niemal przez cały czas pobytu w gnieździe utrzymują się różnice w wielkości i masie ciała pomiędzy pisklętami wyklutymi najwcześniej i najpóźniej. Uwidaczniają się one najwyraźniej w pierwszych trzech tygodniach życia; gdy jedno lub dwa pisklęta padną, różnice te mogą się zmniejszyć lub zaniknąć.

Według Creutza (1988), młode bociany osiągają zdolność do lotu po 54-68 dniach od wykluciu, natomiast kontrole gniazd prowadzone przy użyciu kamery wykazały, iż podloty opuszczały gniazdo po raz pierwszy w wieku 61-68 dni (Hofmüller 2001). Samodzielność młode uzyskują jednak dopiero pomiędzy 80. a 105. dniem życia (Mrugasiewicz 1972).

*Liczba wyprowadzanych młodych.* Na wartość wskaźnika reprodukcji JZa silnie działają egzo- i endogeniczne czynniki odgrywające rolę w trakcie migracji i na zimowiskach (Schüz i Szijj 1975), a także interakcje wewnątrzgatunkowe (Profus i Mielczarek 1981, Bairlein 1991, Bogucki 1994, Bairlein i Henneberg 2000, Thomsen i in. 2001).

Liczne dane z literatury sygnalizują istnienie różnic regionalnych w liczbie młodych wyprowadzanych przez pary lęgowe (Tab. 21; Schüz i Szijj 1975, Profus 1991, Bairlein 1991). Porównanie wyników obserwacji z różnych regionów i z różnych okresów wskazuje na duże różnice we wskaźniku reprodukcji JZa, np. w Polsce wielkość ta waha się w zależności od roku, regionu i innych czynników pomiędzy 0,31 a 3,6 (Profus 1991, Wuczyński 1997). Tak znacznych różnic w reprodukcji nie stwierdzono na najdłuższej badanej powierzchni próbnej, zlokalizowanej koło Oldenburga, blisko północno-zachodniej granicy zasięgu gatunku. W ciągu 72 sezonów statystyczna para wyprowadzała tam średnio (JZa) od 0,67 do 2,84 podlotów, a każda para z udanym lęgiem (JZm) od 1,58 do 3,58 (Bairlein i Henneberg 2000). W okresie 1995-2000, średnia wartość wskaźnika JZa mieściła się w zakresie od 1,51 do 2,27 (Ryc. 65), natomiast dla wskaźnika JZm wahała się od 2,30 do 2,75 (Ryc. 66).

Co roku, pewna frakcja par zasiedlających gniazda nie wyprowadza młodych. W latach 1973-1978 na Górnym Śląsku 16,5-31,2% (średnio 23,4%) par ( $n=2445$  HPa i 571 HPo) nie wyprowadziło młodych. Dla 15. powierzchni próbnych zlokalizowanych w Europie Środkowej i w Danii w tych samych latach średnio 28,5% par nie odchowało piskląt. Największy udział par bez młodych odnotowano wtedy na czterech przylegających do siebie dużych obszarach Mecklemburgii (przeciętnie 42,7%), Dolnej Saksonii (32,2%), Szlezwicku-Holsztynie (33,3%) i Danii (32,6%) (Profus 1991).

Tabela 21. Sukces lęgowy i reprodukcja niektórych populacji bociana białego w centralnej i wschodniej Europie  
 Table 21. Breeding success and reproduction of White Storks in some central and eastern parts of the European breeding range

Teren Area	Okres Period	Zmiany liczebności Population changes	% HPo	JZa	JZm
Górny Śląsk* Upper Silesia*	1928-34	+	15,5	2,71	3,21
	1973-78	+	22,3	2,01	2,59
	1993-2004	-	23,3	1,97	2,57
Milicz District Milicz	1959-75	±	17,4	2,31	2,80
	1988-2002	-	17,8	2,09	2,55
Dolina Środkowej Obry Middle Obra Valley	1983-92	±	19,3	2,08	2,60
Saksonia Saxony (Germany)	1970-79	+		2,09	
	1980-89	+		1,92	
	1990-99	+		1,71	
Burgenland Burgenland (Austria)	1948-58	+	31,4±4,6	1,94±0,20	2,81±0,12
	1963-70	±	23,0±3,3	2,00±0,11	2,59±0,17
	1985-95	±	25,4	1,81	2,43
Styria Steiermark (Austria)	1950-65	±	30,9±3,2	1,90±0,11	2,74±0,06
	1966-84	±	29,4±2,2	1,82±0,08	2,62±0,05
	1985-95	±	27,1	1,86	2,55
Estonia Estonia	1954-64	+	26,0	2,17	2,94
	1965-74	+	26,7	1,96	2,67
	1975-84	+	26,7	1,85	2,52

#### Objaśnienia/Explanations

+ – wzrost liczebny/increase

± – brak znaczącego trendu/no significant trend

- – spadek liczebny/decrease

\* – Górny Śląsk, Profus (1991) i ta praca/Upper Silesia, Profus (1991) and this paper

– powiat Milicz/district Milicz; Mrugasiewicz (1972, 1985), Jakubiec et al. (1994), Witkowski, Orłowska (2002)

– Dolina Środkowej Obry/Middle Obra Valley; Kuźniak 1994

– Saksonia/ Saxony; Bäfler et al. (2000)

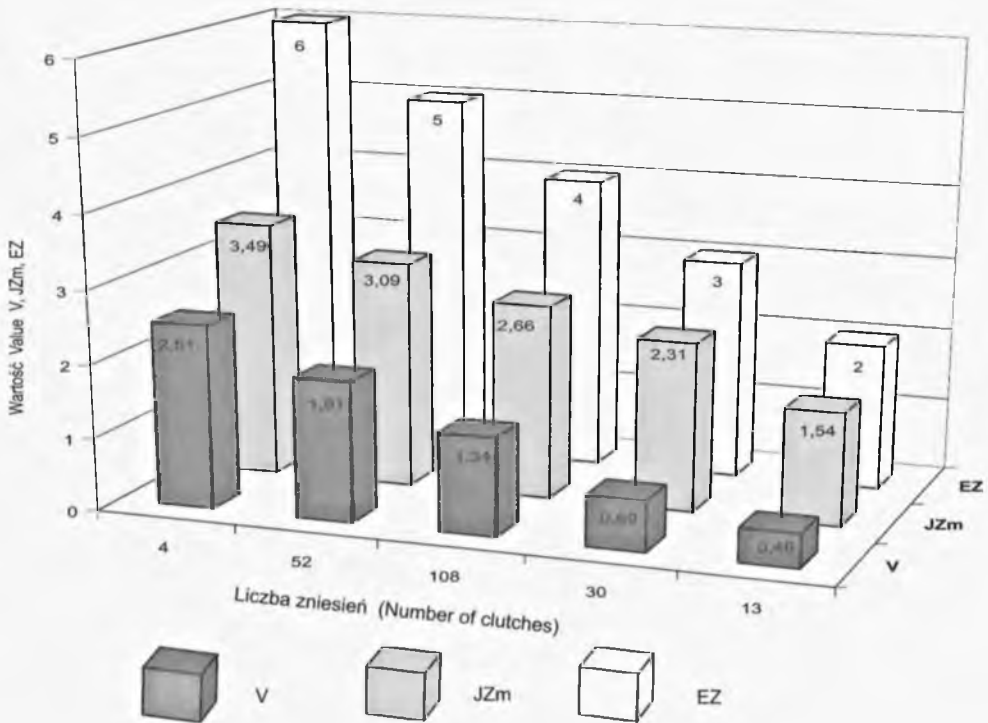
– Burgenland i Styria/Burgenland and Steiermark; Bairlein (1991), Karner, Ranner 1999

– Estonia/Estonia; Veromann 1989

W latach 1995-2000 stan ten niemal na całym obszarze Europy Środkowej uległ poprawie (Ryc. 67).

W najdłużej serii badań, prowadzonych koło Oldenburga, skrajne proporcje par bez młodych wahały się od 7,3% (1962 r.) do 71,8% (1949) (n=72 sezony; Bairlein i Henneberg 2000).

*Daty odlotów i wielkości migrujących stad.* W ostatnich latach, zaopatrywanie ptaków w nadajniki satelitarne umożliwiło szczegółowe śledzenie tras ich wędrówek. W latach 1991-2002, we wschodnich Niemczech, w Polsce i w Regionie Kaliningradzkim bociany zaopatrzone w nadajniki rozpoczęły migrację na zimowiska pomiędzy 3. sierp-



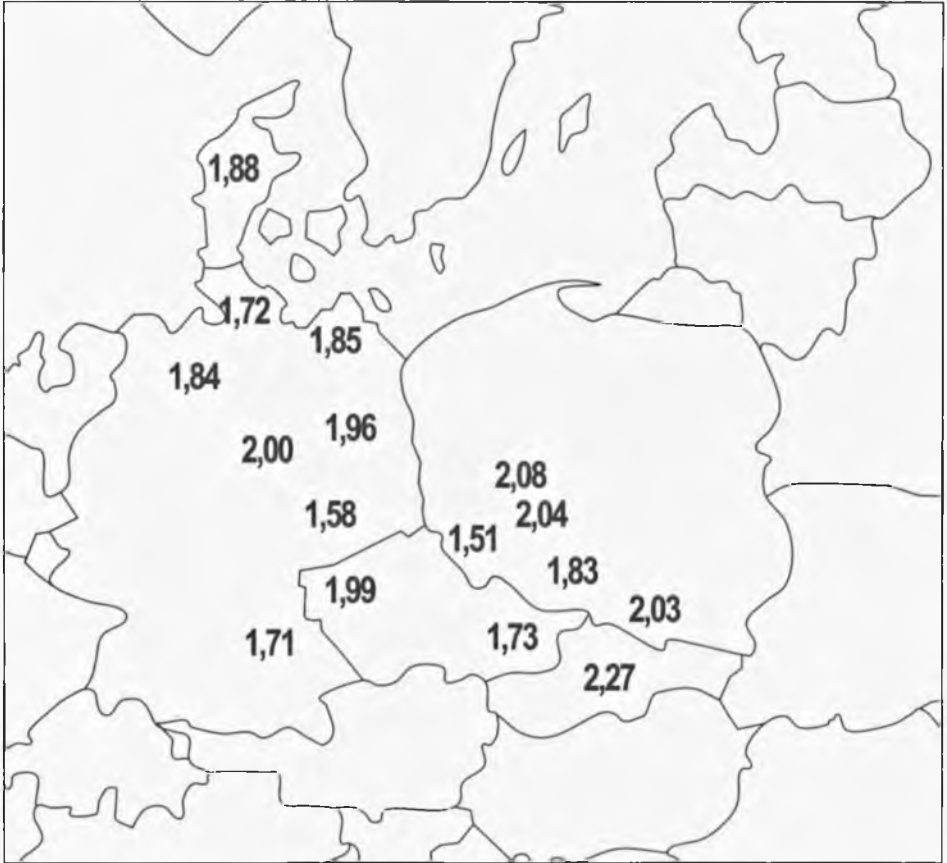
Ryc. 64. Średnia wielkość lęgu (JZm) i straty (V) dla par z młodymi w zależności od wielkości zniesień (EZ) w Saksonii-Anhalt (n=207; wg: Arendt i in. 2001).

Fig. 64. Average brood size (JZm) and losses (V) per pair with young, depending on clutch size (EZ) in Saxonia-Anhalt (n=207; according to Arendt et al. 2001).

nia a 6. września (n=48), przy czym 80% odlotów miało miejsce pomiędzy 14. a 30. sierpnia. Najwcześniej na wędrówkę udawały się ptaki niełęgowe – 17. sierpnia (mediana). Przeciętnie 5 dni przed ptakami rodzicielskimi (mediana 25. sierpień) wędrówkę podejmowały ptaki młode (20. sierpień). Część ptaków, zarówno dorosłych (22%) jak i młodych (50%), przed rozpoczęciem właściwej migracji, przez kilka dni przemieszczała się w różnych kierunkach na odległość 10-50 km (Kaatz 2004).

Lęgowiska położone koło Leszna, dorosłe bociany opuszczały w latach 2002 i 2003 odpowiednio 23. i 22. sierpnia (wartości średnie). Terminy odlotów były bardziej zsynchronizowane i wykazywały mniejszą zmienność (SD=5,03) w porównaniu z terminami przylotów (SD=8,29 dla drugiego partnera z pary). Według Kosickiego i in. (2004), bardziej synchroniczne opuszczanie lęgowisk ma zapewne zredukować energetyczne koszty migracji. Decyzja o podjęciu migracji może być stymulowana obecnością dużych stad bocianów żerujących na zaorywanych polach i użytkach zielonych (Creutz 1988).

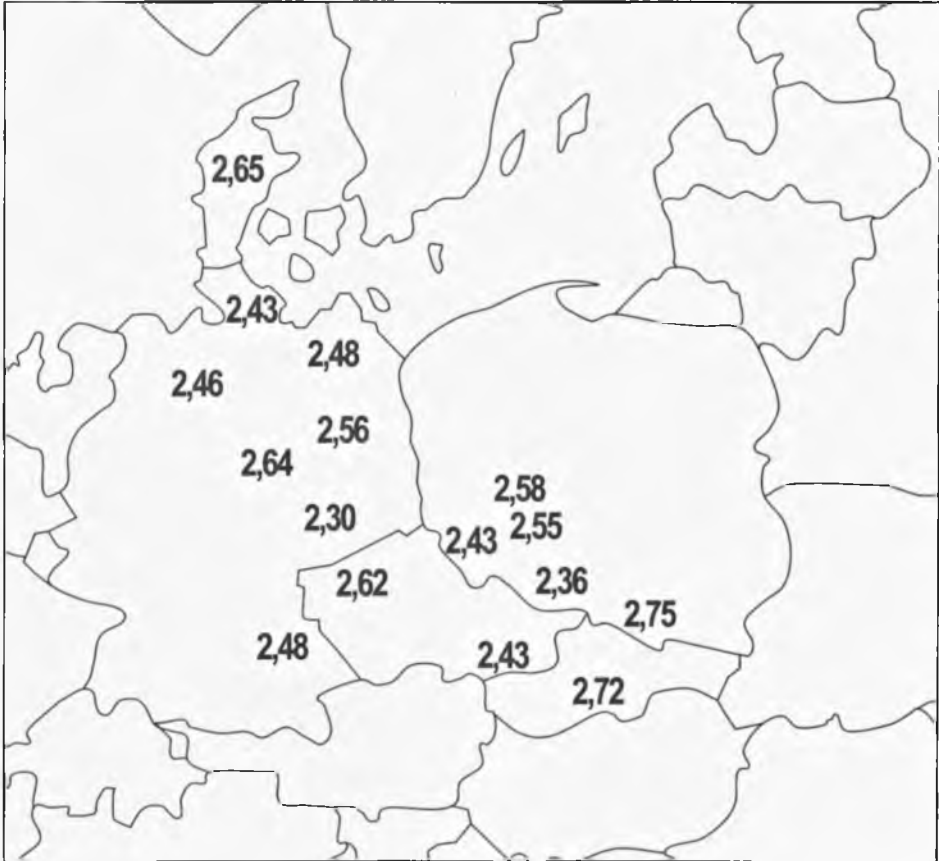
Największe stado migrujących bocianów białych w granicach kraju stwierdzono 17. sierpnia 1932 r. w Głogówku na Opolszczyźnie. Około 600 ptaków nocowało w tej miejscowości i w następnym dniu przelatywały nad Bytomiem (Brinkmann 1935). Także nad tym miastem, 23. sierpnia 1940 r. widziane było stado około 500 osob-



Ryc. 65. Regionalne zróżnicowanie wartości wskaźnika reprodukcji JZa w Europie Środkowej w latach 1995-2000.  
 Fig. 65. Regional differences in the reproduction index (JZa) in Central Europe in the years 1995-2000.

ników lecących w kierunku wschodnim (Brinkmann 1941). Inną dużą koncentrację około 650 ptaków napotkano 12. sierpnia 2001 r. w dolinie Wisły koło Tczewa (Tomiałojć i Stawarczyk 2003).

*Wpływ skupiskowości i zagęszczenia.* W niniejszej pracy porównano efektywność rozrodu bocianów gnieźdzących się pojedynczo lub w małych skupieniach z koloniami liczącymi co najmniej 5 par. Różnice w reprodukcji pomiędzy tymi dwiema grupami ptaków były niewielkie i być może w różnych latach proporcje te mogą ulegać zmianom, np. w zależności od struktury wiekowej rozrzedzających się ptaków. Wydaje się, iż w różnych latach ptaki z kolonii mogą być albo populacjami źródłowymi albo ujściowymi. Natomiast w północnych rejonach Warmii, Cenian i Sikora (1995) stwierdzili maksymalne wskaźniki rozrodczości przy najniższych i najwyższych skupieniach gniazd. Natomiast skupienia pośredniej wielkości, mieszczące się w zakresie od 3-10 par, stanowiły typ suboptymalny o najniższej produktywności. Efekt tzw. kolonialności nie zawsze jest prosty, co wykazała analiza wieloletnich badań monitoringowych popu-

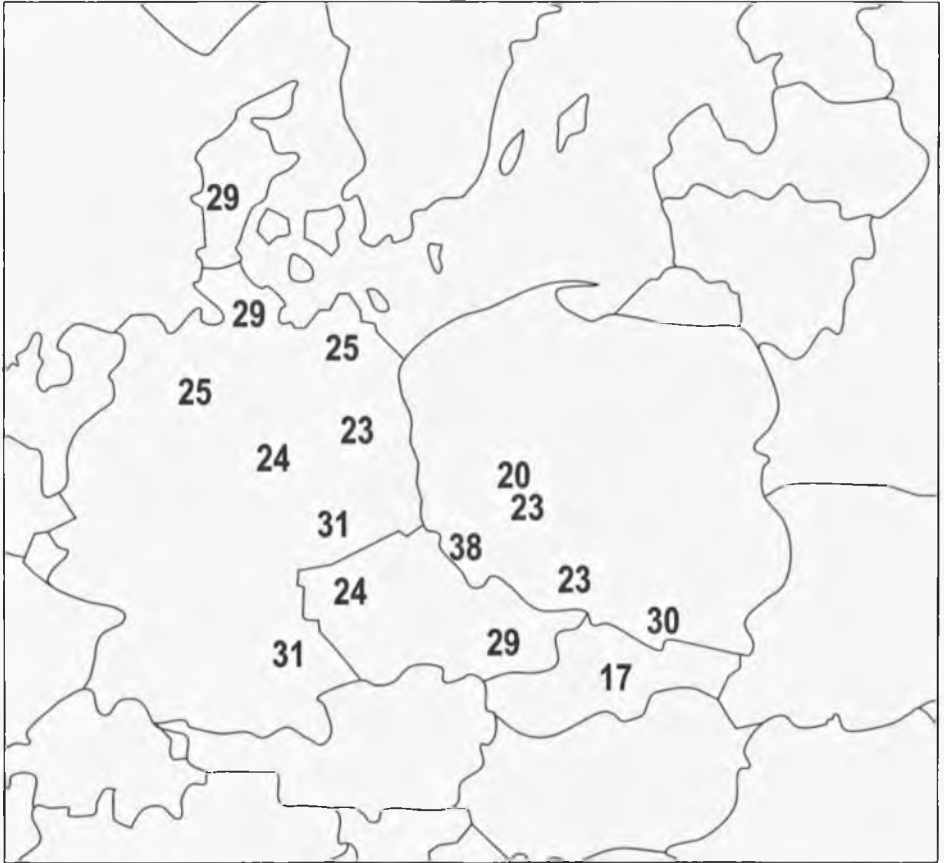


Ryc. 66. Regionalne zróżnicowanie wartości wskaźnika reprodukcji JZm w Europie Środkowej w latach 1995-2000.  
 Fig. 66. Regional differences in the reproduction index (JZm) in Central Europe in the years 1995-2000.

lacji bociana zasiedlającej miejscowość Kłopot nad środkową Odrą (Tryjanowski i in. 2005 a).

Zaobserwowano, że w miejscach skupień gniazd często zachodzi stymulacja grupowa prowadząca do wysokiej synchronizacji zachowań poszczególnych osobników i terminu rozpoczęcia lęgów. Odpowiadają za to czynniki endogenne wpływające na rozwój gonad, a także zewnętrzne, jak zmiany długości dnia inne. Fotostymulacja reguluje rozwój gonad męskich, ale tylko w części rozwój gonad żeńskich i dopiero obecność samca stymuluje owulację samicy (Bezzel i Prinzing 1990).

Ciekawe było stwierdzenie współzależności pomiędzy zagęszczeniem populacji bociana a wskaźnikami reprodukcji JZa i JZm oraz zagęszczeniem a udziałem par bez młodych (HPo), które udało się wykazać w oparciu o dane Schildmachera (1958, 1975) dla obszaru byłych Wschodnich Niemiec. Dziesięciokrotny wzrost zagęszczenia populacji w latach 1958 i 1974 spowodował wzrost udziału par bez lotnych młodych z 21-23% do około 30%. Udało się też ustalić zależność pomiędzy zagęszczeniem a wskaźnikami reprodukcji: około dziesięciokrotny wzrost zagęszczenia populacji (StD)



Ryc. 67. Udział par bocianów bez lotnych młodych (%HPo) w 16 regionach Europy Środkowej w latach 1995-2000. Liczby oznaczają wartości średnie.

Fig. 67. Proportion of White Stork pairs without fledglings (%HPo) in 16 regions of Central Europe in the years 1995-2000. Numbers are average values.

wywołał spadek wartości wskaźnika reprodukcji JZa z około 2,3 do 1,7 podlota/parę, a wskaźnika JZm z około 2,8 do 2,4 podlota/parę (Profus 1991). Także dla Górnego Śląska udało się wykazać korelację pomiędzy parametrami reprodukcji a zagęszczeniem populacji (Profus 1986).

W niedawno zasiedlonym departamencie Charente-Maritime we Francji para bocianów wyprowadzała przeciętnie 3,2 podlotów (zakres: 0-6; n=19 lat), co jest wartością bardzo wysoką. Wielkość lęgu (= liczba wyklutych piskląt oraz odchowanych podlotów w gnieździe) w poszczególnych sezonach była silnie negatywnie skorelowana z liczbą par uczestniczących w rozrodzie. Najniższa produkcja młodych miała miejsce pod koniec okresu badań, gdy zagęszczenie było już wysokie (Tab. 22).

Klasyczny model regulacji liczebności populacji z uwzględnieniem czynników zależnych od zagęszczenia przewiduje, że rozrodczość maleje ze wzrostem liczebności. Jest to głównie wynik działania konkurencji wewnątrzgatunkowej, bowiem osobniki

tego samego gatunku korzystają z tych samych zasobów. Model ten znalazł także potwierdzenie w materiale dotyczącym bociana zebrany w ciągu trzech dziesięcioleci w Saksonii (Arendt i in. 2001; Ryc. 68).

Wyniki otrzymane w okolicy Kętrzyna nie są tak jednoznaczne. Warto zatem zastanowić się nad przyczynami tego stanu: 1) na całym badanym obszarze zagęszczenie populacji jest tak wysokie, iż rewiry par zasiedlających duże i mniejsze kolonie oraz gniazdujących pojedynczo mogą nakładać się na siebie; może wówczas dochodzić do aktów agresji i przeganiania obcych osobników z żerowiska (Ranner 1995); 2) oprócz

Tabela 22. Liczba par (HPa) i wyprowadzona przez nie liczba młodych (JZG) oraz średnia wielkość lęgu (JZa) w zależności od zagęszczenia populacji bociana na zasiedlonym od nowa obszarze Charente-Maritime (Francja). Przeliczono z pracy Barbreaud i in. (1999)

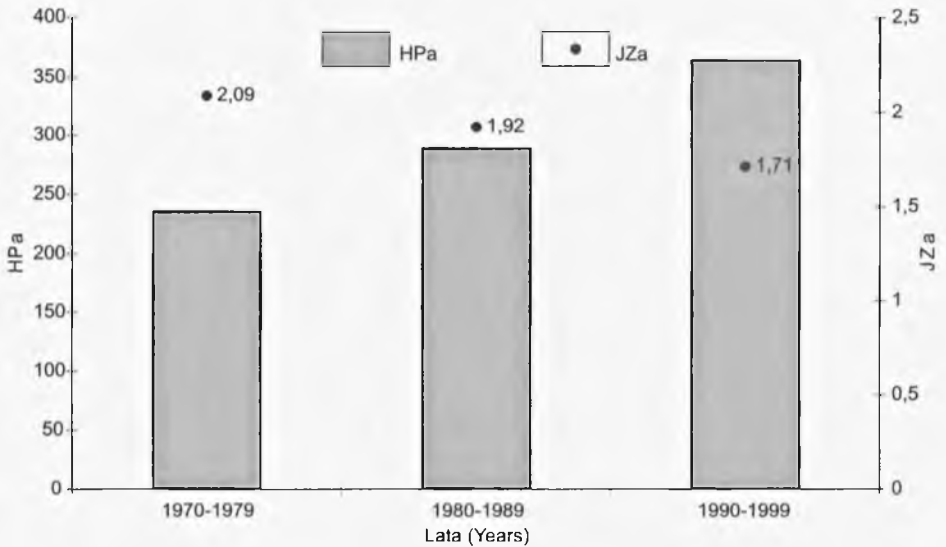
Table 22. Number of pairs (HPa), number of raised young by pairs (JZG) and average brood size (JZa) depending on White Stork population density in the newly occupied area of Charente-Maritime (Francja). Recalculated after Barbreaud et al. (1999)

Okres Period	Średnia liczba odchowanych piskląt na parę (JZa) Average number of young raised by pair (JZa)	Zagęszczenie populacji Population density (HPa na ok. ~120 km <sup>2</sup> )
1978-1988	3,53	1-5
1989-1992	2,79	11-20
1993-1996	2,59	30-44

ptaków lęgowych, na powierzchni próbnej przebywają, czasem niemal przez cały sezon, stada osobników niełgowych, korzystających z tych samych źródeł pokarmu co ptaki lęgowe. Ptaki te wydatnie uszczuplają bazę pokarmową, co może mieć szczególnie znaczenie w okresie wychowywania młodych; 3) z tych samych źródeł pokarmu, co bociany białe, korzystają inne gatunki zwierząt (Newton 1998), np. orlik krzykliwy *Aquila pomarina* i ssaki drapieżne, w tym coraz liczniejszy lis *Vulpes vulpes*.

Badania Wojciechowskiego (1992) wykazały, iż efektywność lęgowa bocianów zeterminowana jest przede wszystkim warunkami troficznymi i natężeniem konkurencji wewnątrzgatunkowej. W okolicy Łowicza, natężenie konkurencji w zgrupowaniach liczących poniżej sześciu gniazd było jeszcze słabe i nie różniło się istotnie od powierzchni słabo zasiedlonych. Silne oddziaływania konkurencyjne wskazywać mogą na znaczne nasycenie biotopów przez lęgowe bociany. Należy jednak pamiętać, że natężenie konkurencji zależy również on czynników siedliskowych, które mogą ją nasilać lub osłabiać. Optymalne warunki do rozrodu ptaki koło Łowicza znajdowały na małych, mozaikowo rozmieszczonych powierzchniach z bogatą bazą pokarmową.

*Wiek ptaków lęgowych.* W niniejszych badaniach, średni wiek ptaków lęgowych ustalono na 7,5 roku. Na innych obszarach Europy przeciętny wiek rozradzających się ptaków był nieco wyższy: w Bawarii wynosił 8,6 lat (Burnhauser 1983), w północno-zachodnich Niemczech – 8,9 lat (Meybohm i Dahms 1975), a we wschodnich Niemczech – 8,2 lat (Creutz 1988).



Ryc. 68. Zależność pomiędzy wskaźnikiem reprodukcji (JZa) a średnią liczbą par (HPa) w trzech okresach wzrostu liczebności i ekspansji terytorialnej bociana białego w Saksonii (wg: Bäfler i in. 2000, Mitteilungsblatt 2001).

Fig. 68. Correlation between the reproduction indices (JZa) and the average number of pairs (HPa) in the three periods of the White Stork population increase and territorial expansion in Saxony (according to Bäfler et al. 2000, Mitteilungsblatt 2001).

Znamienne jest, że w różnych częściach zasięgu geograficznego gatunku wiek ptaków przystępujących po raz pierwszy do rozrodu jest zróżnicowany. Jest on wyższy w północnej części arealu lęgowego (średnio 4,9 lat) niż w południowo-zachodnich Niemczech i Alzacji, gdzie większość bocianów rozpoczyna rozród w 3. roku życia (średnio 3,6 roku) (Meybohm i Dahms 1975, Zink 1967). W południowo-zachodnich Niemczech w okresie ustabilizowanego stanu populacji (1955-1960) był on niższy ( $3,49 \pm 0,12$  lat;  $n=68$ ) niż w okresie zmniejszania się stanu liczebności populacji (1961-1976) ( $3,78 \pm 0,09$  lat;  $n=112$ ); przyczyny tego zjawiska jeszcze nie wyjaśniono. Zmianie uległa też proporcja ptaków lęgowych 2-3-letnich do starszych. W okresie stabilizacji stanu liczebnego frakcja tych ptaków stanowiła 60,3%, a w okresie spadku liczebności tylko 44,6% (Bairlein 1991).

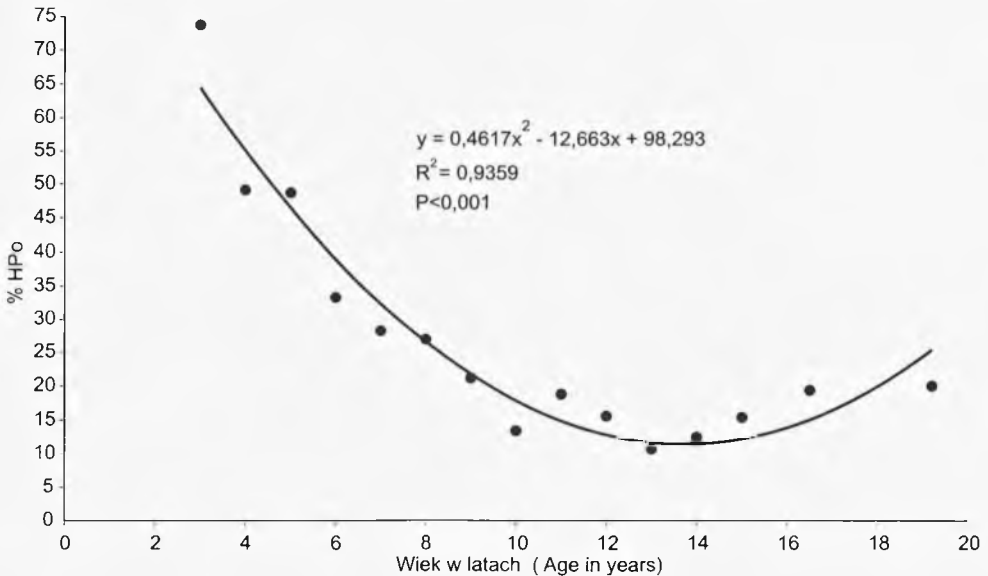
Na obszary położone bardziej na południe, np. do Charente-Maritime na południowym zachodzie Francji, bociany powracały na lęgowiska przeciętnie w wieku 2,4 lat (zakres 1-6 lat;  $n=64$ ), a średni wiek ptaków przystępujących po raz pierwszy do rozrodu wynosił tu 3,4 lata (zakres 2-7 lat;  $n=75$  osobników). Nie stwierdzono istotnych różnic w wieku ptaków o różnej płci przystępujących pierwszy raz do rozrodu. Samce miały średnio 3,3 roku ( $n=30$ ), a samice 3,6 ( $n=29$ ); wartości te były zbliżone we wszystkich badanych latach (Barbraud i in. 1999).

*Skuteczność rozrodu bocianów w różnym wieku.* Wśród bocianów młodszych, przystępujących po raz pierwszy do rozrodu, duża frakcja par nie wyprowadza młodych (HPo) (Ryc. 69) oraz wykazuje niskie wartości wskaźników reprodukcji JZa i JZm. Dopiero bociany starsze, 6-10-letnie, charakteryzuje ciągły wzrost liczby wyprowadzanych młodych i zmniejszający się odsetek par bez młodych (Ryc. 70, 71). Młodsze ptaki



jedynie w latach obfitujących w pokarm osiągają dobre efekty lęgów. Niskie wartości wskaźników reprodukcji, rejestrowane w latach korzystnych dla bocianów, mogą wskazywać na znaczny udział ptaków młodszych klas wiekowych w rozrodzie (Meybohm i Dahms 1975).

Samice bociana o wysokiej masie ciała, a zatem będące w lepszej kondycji, kojarzą się z większymi (cięższymi) samcami, natomiast samice o słabej kondycji wybierają na partnerów samce mniejsze, również słabsze kondycyjnie. Dobór płciowy wydaje się faworyzować partnerów o zbliżonej kondycji ciała, a kluczowe znaczenie może mieć zbliżony wiek obu ptaków. Niską masę ciała przypisuje się ptakom młodszym, a wyso-

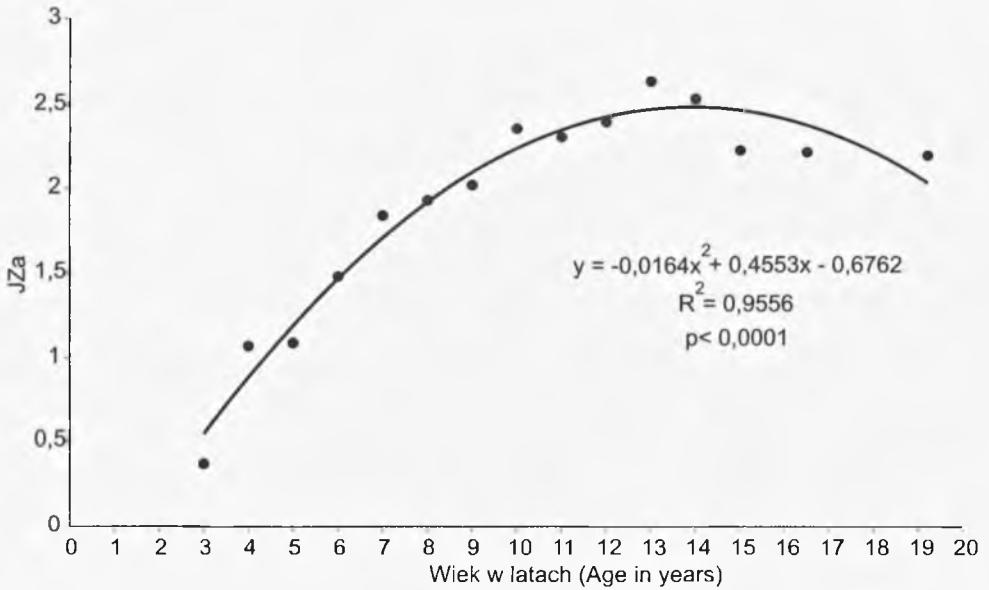


Ryc. 69. Zależność pomiędzy wiekiem ptaków lęgowych a udziałem par bez młodych (%HPO) w północnych Niemczech (przeliczono z Meybohm i Dahms 1975).

Fig. 69. Correlation between the age of breeding birds and the percentage share of pairs without young (%HPO) in northern Germany (recalculated Meybohm and Dahms' data 1975).

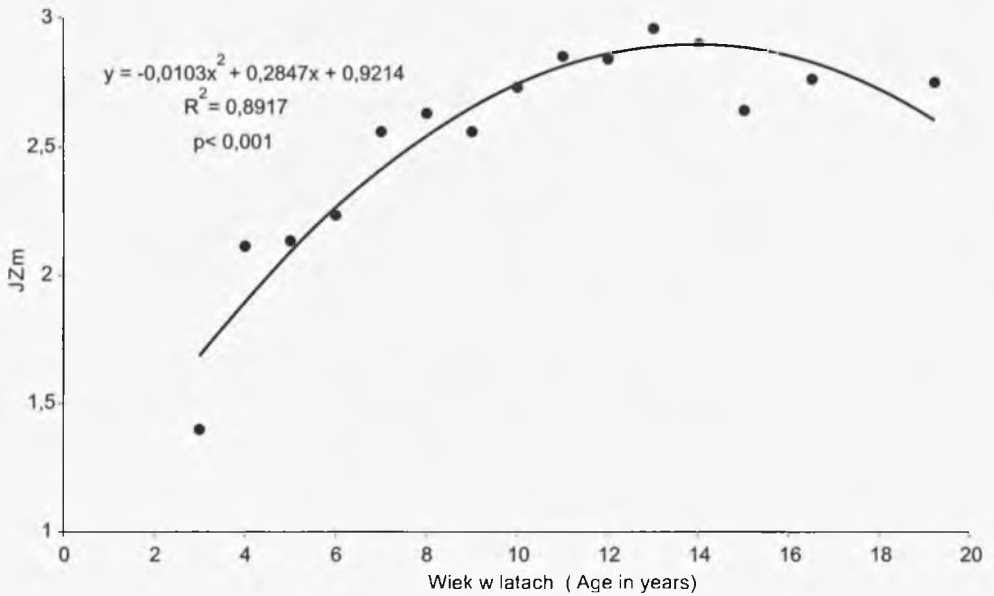
ka masa ciała charakteryzuje ptaki starsze (Sasvari i in. 1999a). Wniosek ten może być wsparty obserwacjami Meybohma i Dahmsa (1975), którzy wykazali w północnych Niemczech, iż u ponad 71% par bocianów lęgowych różnica wieku pomiędzy samcem a samicą nie przekraczała 3 lat.

*Dyspersja natalna i filopatRIA.* Wśród zwierząt powszechną reakcją na wzrost zagęszczenia jest tendencja do rozprzestrzenia się, czyli dyspersja. Jest ona miarą przywiązania do miejsca narodzin, tzw. filopatRII. Na przykład Taylor i in. (1978) wykazali, że emigrację z miejsca narodzin podjęło 100 ze 102 badanych gatunków. Zależność tę w odniesieniu do bociana potwierdza wzmożona emigracja ptaków z Hiszpanii w czasie gwałtownego wzrostu ich liczebności. W ciągu ostatnich 20 lat na Półwyspie Iberyjskim nastąpił wysoki, około pięciokrotny wzrost liczebny populacji. Jego przyczynę



Ryc. 70. Zależność pomiędzy średnią liczbą odchowanych młodych przez statystyczną parę (JZa) a wiekiem ptaków w północnych Niemczech (przeliczone z Meybohm and Dahms 1975).

Fig. 70. Average number of raised young by statistical pair (JZa), depending on the age of birds in northern Germany (recalculated Meybohm and Dahms' data 1975).



Ryc. 71. Zależność pomiędzy średnią liczbą odchowanych młodych przez parę z młodymi (JZm) a wiekiem rozradzających się ptaków w północnych Niemczech (przeliczone z Meybohm i Dahms 1975).

Fig. 71. Average number of raised young by statistical pair with young (JZm), depending on the age of breeding birds in northern Germany (recalculated Meybohm and Dahms' data 1975).

upatruje się w polepszeniu bazy pokarmowej na zimowiskach zachodnioafrykańskich po ustąpieniu długotrwałej suszy w państwach Sahelu i polepszeniu stanu żerowisk na łągowiskach (por. Kanyamibwa i in. 1993). Ponadto pewna frakcja ptaków od niedawna zimuje na południu Półwyspu Iberyjskiego (Tortosa i in. 1995a, 2003). Konsekwencją zwiększenia zagęszczenia była ekspansja na tereny sąsiednie, np. do Francji, gdzie w ciągu ostatnich 10 lat miał miejsce 3-krotny wzrost liczebności.

Dyspersja natalna bocianów białych nie była w Europie Środkowej, poza Niemcami, przedmiotem badań, dlatego też zagadnienie to szczegółowo rozważano w niniejszej pracy na obszarze Górnego Śląska i południowej Wielkopolski. Rozpatrywano kierunek i odległość dyspersji oraz zależność tych parametrów od płci ptaków.

Obrączkowanie podlotów i późniejsze poszukiwania ptaków zaobrączkowanych były prowadzone równomiernie na całej powierzchni próbnej, zatem jest bardzo prawdopodobne, że stwierdzona tendencja co do kierunku dyspersji nie była artefaktem. Preferencja do osiedlania się bocianów w kierunku południowo-wschodnim od miejsca wylęgu sugeruje, iż w czasie powrotu z zimowisk ptaki natrafiają na dogodne siedliska i miejsca lęgu i tam się osiedlają, nie dolatując w okolice miejsca swoich narodzin. Zjawisko to mogło spowodować, że nie udało się wykazać zależności pomiędzy zagęszczeniem populacji a wielkością dyspersji natalnej. Alternatywne wyjaśnienie, że ptaki były „zmużone” osiedlać się na południe od miejsca wylęgu, np. wskutek pogorszenia się warunków klimatycznych, stoi w sprzeczności z faktami wykazującymi wzrost średniej temperatury w czasie okresu badań (Ptaszyk i in. 2003, Tryjanowski i in. 2004, 2005b).

Dyspersja natalna nie była ukierunkowana w latach 1960-1974 w populacji północno-niemieckiej bociana, której liczebność wówczas się zmniejszała (Meybohm i Dahms 1975). Natomiast z byłych Prus Wschodnich przed II Wojną Światową donoszono o dyspersji preferującej kierunek wschodni i północno-wschodni (Hornberger 1954). Populacja ta charakteryzowała się bardzo wysokim zagęszczeniem (średnio ok. 50 par/100 km<sup>2</sup>; maksymalnie do 75,9 par/100 km<sup>2</sup>; Tischler 1941). Ptaki przystępujące po raz pierwszy do lęgu były zmuszane do szukania wolnych gniazd i znajdowały je głównie na wschodzie i północnym wschodzie, co doprowadziło do ekspansji terytorialnej i zwiększenia zasięgu geograficznego gatunku w obu tych kierunkach (Ringleben 1950). Zjawisko to trwa do czasów obecnych i dotyczy wschodnich rubieży Rosji i Ukrainy.

Analizując dystans osiedlania się bocianów w stosunku do miejsca wylęgu w południowej Polsce w latach 1980-2004, od 1994 r. zaobserwowano tendencję do skracania tej odległości; różnice w obu okresach badań okazały się statystycznie istotne. Zjawisko to jest trudne do wytłumaczenia. Takie wskaźniki populacji, jak całkowita płodność par w roku wylęgu młodych czy wskaźnik zagęszczenia w przypuszczalnym roku rekrutacji nie pomogły w wyjaśnieniu tego zjawiska. Z pewnością nie wyklucza to istnienia mechanizmu zależności od zagęszczenia, który kontrolowałby dystans dyspersji: im wyższe zagęszczenie tym dalsza odległość osiedlania od miejsca narodzin. Choć nie udało się potwierdzić tego związku, to może on w jakimś stopniu funkcjonować, bowiem wiek, w którym ptaki były stwierdzane po raz pierwszy na gniazdach nie pomógł przewidzieć dystansu dyspersji. Zmiana miejsca gniazdowania po pierwszym lęgu jest w badanej populacji zjawiskiem rzadkim i dotyczy przemieszczeń na niewielkie (<10 km)

odległości. Należy podkreślić, że trend ten był istotny u ptaków, które gniazdowały w promieniu do 50 km od miejsca narodzin ( $R'=1,253$ ,  $P<0,01$ , modyfikacja Moore test Rayleigha, średni kierunek  $156^\circ$ ,  $r=0,40$ ,  $P<0,001$ ,  $n=42$ ), ale nie u przemieszczających się powyżej tej odległości. Polskie bociany powracają na lęgowiska z południowego wschodu, co potwierdzają wyniki obrączkowań (Kania 1985) i badania telemetryczno-satelitarne (Berthold i in. 1997, 2001a, 2001b, 2002, van den Bossche i in. 2002), a zatem preferowanie osiedlania się w tym kierunku jest przynajmniej w części rezultatem tego, że ptaki znajdują odpowiednie, dobre siedliska zbliżając się do celu wędrówki.

W Danii od 1980 r. średni dystans pomiędzy miejscem wylęgu a miejscem przystępowania do pierwszego rozrodu wynosi 115 km (0-367 km). Około pół wieku wcześniej, gdy zagęszczenie populacji było tu jeszcze wielokrotnie wyższe, przeciętna odległość dyspersji wynosiła około 30 km. Wzrost tej odległości został prawdopodobnie spowodowany zanikiem odpowiednich dla bociana żerowisk w tym kraju. Część młodych ptaków powracających z migracji z południowego wschodu była „absorbowana” przez ptaki partnerskie w Szleswiku-Holsztynie i Dolnej Saksonii. Filopatrią i niskim zagęszczeniem oraz małym prawdopodobieństwem znalezienia partnera można wyjaśnić powrót trzech ptaków duńskich do gniazd, w których się wylęły. W dwóch przypadkach utworzyły one pary ze swoimi rodzicami. Młode samce z własnymi matkami odchowały 2 względnie 3 młode (Skov 1999, 2003).

Rozkład frekwencji odległości dyspersji natalnej na Górnym Śląsku i południowej Wielkopolsce generalnie zgadzał się z wynikami uzyskanymi w północnych i wschodnich Niemczech (Meybohm i Dahms 1975, Siefke 1981) oraz w dawnych Prusach Wschodnich (Hornberger 1954). Jest dobrze udokumentowane, że wielkość powierzchni badawczej ma zasadnicze znaczenie przy ocenie dyspersji. Wyniki zebrane ze zbyt małych powierzchni próbnych mogą być w poważnym stopniu zafałszowane (Hanski i Gilpin 1997, Clobert i in. 2001).

Największy dotychczas stwierdzony dystans pomiędzy miejscem lęgu a miejscem narodzin wynosił około 3000 km (Barbraud i in. 1999). Dotyczył on ptaka zaobraczowanego koło Suwałk i stwierdzonego na lęgowisku w południowo-zachodniej Francji. Jest to kolejny dowód na możliwość wymiany genów między wschodnią i zachodnią populacją wędrówkową bociana.

W południowej Polsce, po raz pierwszy w tej części Europy zdołano ocenić dyspersję natalną każdej płci bociana osobno. Wykazano, że samice przemieszczają się istotnie dalej niż samce. Wcześniej jedynie Zink (1967) wykazał w południowo zachodnich Niemczech, iż samce przystępują do swojego pierwszego lęgu w gniazdach odległych średnio o 33 km od miejsca narodzin, natomiast samice przemieszczają się średnio na odległość 61 km. Jest to charakterystyczny wzorzec stwierdzany u ptaków, natomiast u ssaków samice są bardziej filopatryczne od samców (Geenwood 1980, Clarke i in. 1997).

Biologiczny sens dysmigracji polega na zasiedleniu nowych terytoriów, osłabianiu konkurencji, regulacji zagęszczenia populacji i ograniczaniu chowu wsobnego. Według niektórych autorów (np. Gauthraux 1978), do dyspersji osobników podporządkowanych przymusza m.in. dominacja. Dyspersja może być zależna od rozmieszczenia rewirów, które nie są okupowane przez osobniki dominujące, np. u białozytki *Oenanthe oenanthe*

najlepsze terytoria są zawsze zajęte przez starsze osobniki, a ptaki jednoroczne zajmują rewiry brzeżne (Brooke 1979). Również wiele muchołówek białoszrynych *Ficedula albicollis* w pierwszym roku życia nie osiedla się w miejscu wylęgu, bowiem zostają wyparte przez starsze samce (Löhr 1957). U dziuplaków, w pobliżu miejsca narodzin więcej ptaków młodocianych pozostaje wówczas, gdy zagęszczenie starszych ptaków jest niskie lub gdy wzrasta liczba miejsc dogodnych dla założenia gniazda, np. przez wprowadzenie nowych skrzynek lęgowych.

*Wielkość i przyczyny śmiertelności.* Badania 28 padłych młodych bocianów z wschodniej części Niemiec, Polski i regionu kaliningradzkiego zaopatrzonych w nadajniki satelitarne pozwoliły zanalizować czas i okoliczności ich śmierci. 5 (18%) z nich zginęło na lęgowisku jeszcze przed podjęciem wędrówki, więcej niż połowa – 17 (61%) – podczas swojej pierwszej migracji jesiennej, a 6 (21%) padło na zimowisku. Wśród 20 dorosłych ptaków z nadajnikami, najwyższa śmiertelność miała miejsce na zimowisku, gdzie zginęło 11 (55%), 5 osobników (25%) padło podczas wędrówki wiosennej, 3 (15%) na wędrówce jesiennej, a 1 (5%) na lęgowisku (Kaatz 2004). Na podstawie analizy wiadomości powrotnych, Klenke (1992) stworzył modele śmiertelności bocianów w pierwszym roku życia i starszych. Ustalił on, że w pierwszym roku życia ginie 55-70% osobników, natomiast u dorosłych roczna śmiertelność waha się między 10% a 40%.

Spśród znanych przyczyn śmiertelności bocianów, najważniejszymi czynnikami są: porażenie prądem elektrycznym i zderzenia z napowietrznymi liniami energetycznymi. Odpowiadają one za śmierć około 70% bocianów w Europie Środkowej. Śmiertelność powodowana porażeniem prądem jest czynnikiem zmniejszającym skuteczność doboru naturalnego. Jest ona bowiem sprawą przypadku, gdyż w równym stopniu są na nią narażone osobniki mocniejsze jak i słabsze. Zagrożone są zwłaszcza ptaki młode opuszczające po raz pierwszy gniazdo, gdy w jego pobliżu zlokalizowane są nie zabezpieczone słupy elektryczne i stacje transformatorowe. Drastycznie podwyższona śmiertelność wśród już lotnych młodych może powodować gwałtowny spadek liczebności lub wręcz wypadanie prawie całych roczników bocianów niższych klas wiekowych. Skutkiem jej jest podwyższenie średniego wieku pozostałych bocianów na lęgowisku, a tym samym starzenie się populacji (Fiedler i Wissner 1980).

W Polsce znajduje się ponad 550 000 km linii energetycznych, z których 90% jest szczególnie niebezpiecznych dla ptaków o dużej rozpiętości skrzydeł (Mizera 1999). Przewody zawieszane są na kilku milionach słupów, z których te z licznymi połączeniami mostkowymi i „stojącymi” izolatorami stwarzają bocianom dodatkowe niebezpieczeństwo. Słupy energetyczne wysokiego i średniego napięcia traktowane są przez bociany jako atrakcyjne miejsca odpoczynku i noclegowe. Młode, słabo jeszcze latające bociany, rozbijają się o druty lub giną porażone w trakcie próby lądowania na słupie.

Przeżywalność młodych bocianów z Polski, mimo wysokich strat ponoszonych jeszcze na lęgowisku, jest znacznie wyższa niż bocianów z wschodnich Niemiec (Schaub i in. 2005). Różnicę tę wyjaśnić można bardzo wysoką śmiertelnością bocianów niemieckich spowodowaną porażeniem prądem i kolizjami z napowietrznymi liniami energetycznymi. Zaludnienie Niemiec jest niemal dwukrotnie większe niż w Polsce i w

związku z tym zagęszczenie linii przesyłowych, transformatorów i innych niebezpiecznych urządzeń elektrycznych jest tam znacznie wyższe, co stwarza większe zagrożenie dla młodych ptaków. Według Schimkata (2004), w okresach niskiej śmiertelności bocianów powodowanej przez kolizje z przewodami elektrycznymi, do utrzymania stabilnej populacji bociana wystarczała produkcja około 2 podlotów (JZa) przez statystyczną parę. Obecnie każda para we wschodnich Niemczech powinna wyprowadzać aż 2,45 młodego, a w Polsce i innych krajach środkowej i wschodniej Europy 2,07 podlota.

*Zabijanie własnych piskląt przez rodziców.* Wartą rozpatrzenia, naturalną przyczyną śmiertelności młodych jest zabijanie własnego potomstwa. U wielu gatunków ptaków pisklęta wykluwają się w pewnych odstępach czasu, a więc niejednocześnie. Tworzy się w ten sposób hierarchia wieku i zróżnicowanie wielkości, której rezultatem – w przypadku braku dostatecznej ilości pokarmu – jest śmierć głodowa najmłodszych piskląt. Dzięki takiemu mechanizmowi, nawet w warunkach niedożywienia lub głodu najsilniejsze podloty mają szansę przeżycia i opuszczenia gniazda. Zjawisko to jest bardzo interesujące z ewolucyjnego punktu widzenia. Poprzez wybiórcze usuwanie najsłabszych piskląt, osobniki rodzicielskie przyspieszają proces redukcji lęgu, oszczędzając w ten sposób potencjalne zasoby przeznaczone dla pisklęcia o najmniejszych szansach przeżycia (Schüz 1984, Ranner 1995, Zieliński 2002).

W badaniach przeprowadzonych przez Sasváriego i in. (1999), ze zniesień złożonych z 4 i 5 jaj, wszystkie pisklęta zabite przez rodzica wykluły się z ostatniego jaja. Były one najlżejsze w lęgu, nie wykazywały przyrostu masy ciała albo nawet zmniejszała się ona w dniach poprzedzających eliminację. Młode bociany były zabijane przez ptaka dorosłego w wieku 2-14 dni (średnio w 7,3 dniu życia; n=9) (Tortosa i Redondo 1992). Pisklęta wyklułe najpóźniej w lęgach złożonych z 4 młodych mają mniejsze szanse niż starsze rodzeństwo, aby szczęśliwie wylecieć z gniazda. Wyprowadzenie dużego lęgu, złożonego z 4 lub 5 piskląt, jest bowiem wyjątkowo kosztowne, co wyraża się m.in. wysoką częstotliwością karmienia, dłuższym przebywaniem piskląt w gnieździe oraz ich mniejszą średnią masą ciała w momencie pierwszego wylotu.

Pisklęta są zabijane przez rodziców w młodszym wieku (średnio w 13,2 dniu życia; n=13) niż te, które wykluły się jako ostatnie i zginęły z głodu lub innych przyczyn naturalnych (Tortosa i Redondo 1992).

Konkurencja o pokarm wśród piskląt bociana polega głównie na jak najszybszym zjedzeniu pożywienia przyniesionego przez rodziców. Zostaje on zwrócony na dno gniazda, a pisklęta samodzielnie go pobierają. Na ogół większość pokarmu pobierają 2-3 najstarsze pisklęta, natomiast najmłodsze nie jest w stanie efektywnie z nimi konkurować i zdobywa mniej pokarmu niż potrzebuje. W efekcie pisklę to jest stale niedożywione, a jego eliminacja może się rozciągać na długi okres czasu (Zieliński 2002).

W lęgach z kluciem asynchronicznym życie ostatniego wyklułego pisklęcia i jego „wartość reprodukcyjna” często zależą od losu starszego rodzeństwa (Moch i Parker 1986). Ostatnie jajo lub pisklę stanowi dodatkową inwestycję, która może przynieść korzyść w specyficznych okolicznościach: pisklę może przeżyć ze swoim rodzeństwem w bardzo korzystnych sezonach (np. obfitości pokarmu; ang. *extra reproductive value*)

lub gdy zajmie miejsce starszego pisklęcia, które zginęło przed osiągnięciem zdolności do lotu (Konarzewski 1993, Mock i Forbes 1995).

*Skład i wartość energetyczna pokarmu.* Skład pokarmu bociana białego był wielokrotnie przedmiotem analiz. Spektrum żywieniowe wskazuje, że jest to gatunek mięsożerny (por. tab. 17), a przy tym wyraźnie oportunistyczny, a więc w jego diecie dominować może jeden typ pokarmu. Na przykład podczas tzw. lat mysich, kiedy mają miejsce masowe pojawy normików zwyczajnych *Microtus arvalis*, a ich zagęszczenie w ekstremalnych warunkach może dochodzić do 1000-3200 osobników/1 ha, gryzoń ten staje się głównym pokarmem bociana (Profus i Mielczarek 1981). Dostępność pokarmu rzutuje na sukces rozrodczy bociana. Istnienie pozytywnego sprzężenia pomiędzy wielkością lęgów a gradacjami normika i innych gryzoni wykazywane były dla różnych obszarów środkowej Europy (Tantzen 1962, Profus i Mielczarek 1981, Bairlein i Henneberg 2000), a ich istotność statystyczną udokumentowali Tryjanowski i Kuźniak (2002).

Zasadnicze znaczenie w diecie bociana, zwłaszcza na terenach wilgotnych i podmokłych, mają żaby i ich kijanki. W miejscach o wysokim zagęszczeniu tych zwierząt są one odławiane w dużej ilości. Przykładów dostarczają badania prowadzone w różnych częściach zasięgu gatunku, np. w Puszczy Białowieskiej (Krapivnyj 1957a), na Mazurach (Pinowska i Pinowski 1989, Pinowski i in. 1991) i w dolinie Sawy w Chorwacji (Schneider 1988). Zanik siedlisk wilgotnych i ogromna śmiertelność płazów na drogach powodują, że na wielu obszarach żaby przestały być podstawowym pokarmem bocianów.

Wielu autorów (np. Steinbacher 1936) od dawna wskazuje na znaczną ilość spożywaną przez bociany owadów. Zwykle wiosną i wczesnym latem łowią one dużą liczbę chrząszczy wodnych – pływakowatych *Dytiscidae* oraz chrząszczy lądowych – zwłaszcza biegaczowatych *Carabidae*, żukowatych *Scarabaeidae*, sprężykowatych *Elateridae*, ryjkowcowatych *Curculionidae*. Kolejną grupą, mającą dość wysoki udział w diecie bociana, są prostoskrzydłe *Orthoptera*. Ze względu na specyficzny ontogenetyczny rozwój prostoskrzydłych, osobniki o większych rozmiarach ciała pojawiają się w uprawach rolnych liczniej dopiero od połowy czerwca. Są one chętnie i w dużej ilości zjadane aż do odlotu ptaków.

Niezwykle istotną rolę w diecie bocianów białych odgrywają dżdżownice. Stanowią one główny pokarm ptaków wkrótce po przylocie z zimowisk, gdy inne drobne zwierzęta występują w niskim zagęszczeniu lub są jeszcze w ogóle niedostępne (Hornberger 1967). Dżdżownice są odławiane przez bociany w ciągu całego sezonu na pastwiskach, łąkach i w uprawach roślin motylkowych, a od lata głównie na polach w czasie orki. Potwierdzają to wyniki z Niemiec, gdzie w pobliżu gniazd bocianów na metrze kwadratowym gleb łąkowych stwierdzono 135-172 g dżdżownic (Böhning-Gaese 1992). W Szwajcarii natomiast udokumentowano, iż w czasie orki na powierzchnię gleby dostaje się 5-10% biomasy żyjących w niej dżdżownic, które są dla bociana łatwo dostępnym pokarmem (Bloesch 1983).

Bardzo wartościowych wyników dostarczył Krapivnyj (1957a), prowadzący badania w białoruskiej części Puszczy Białowieskiej. Dane te są tak precyzyjne, że możliwe było przeliczenie masy pobieranego przez bociany pokarmu na jej wartość energetyczną (Profus 1986). Analiza 256 próbek wykazała, że zasadniczym pokarmem bocianów

były tam żaby: trawna, moczarowa i wodna, które stanowiły łącznie 60,6% świeżej masy ofiar i pokrywały około 53% zapotrzebowania piskląt na pokarm i energię. Zwierzęta kręgowce w sumie stanowiły 72,5% biomasy odłowionych zwierząt i pokrywały zapotrzebowanie energetyczne młodych w około 64% (w tym gady – 6%, ssaki – 3%, pozostałe gatunki płazów – 1%, a ryby – ok. 0,5%). Pozostałe 27,5% masy ofiar stanowiły zwierzęta bezkręgowce, wśród których największy był udział turkucia podjadka *Gryllotalpa gryllotalpa*. Jest to owad o dużej masie ciała i wysokiej kaloryczności (8,52 kJ/g świeżej masy; R. Czuchnowski, P. Profus, mat. niepubl.); stanowił on 13,5% masy i 18,5% energii dostarczanej podlotom. Jego udział w pokarmie wzrastał od maja do sierpnia, gdy wykazano go w 90,4% próbkach pokarmu. Często, zwłaszcza w okresie dżdżystej pogody, dorosłe ptaki przynosiły do gniazd wyłącznie turkucie. Wtedy bowiem owady te wychodziły na powierzchnię ziemi i stawały się łatwym łupem. Maksymalnie w jednej próbce pokarmu stwierdzono 113 osobników. Dość często i licznie łowione są larwy pływaka żółto-brzeżka *Dytiscus marginalis* (3,5% biomasy), które z pozostałymi gatunkami owadów stanowiły 10,4% masy pokarmu i około 14% dostarczanej pisklątom energii. W odróżnieniu od innych badanych terenów, w diecie tych bocianów stwierdzono zaskakująco niski udział dżdżownic – zaledwie 1% świeżej masy, oraz dość wysoki pijawek (1,1%). W lipcu i sierpniu najważniejszym pokarmem podlotów były prostoskrzydłe z *Acrididae* i *Tettigoniidea* (Krapivnyj 1957a, Profus 1986).

Krapivnyj (1957b) zanalizował także skład pokarmu bociana czarnego zasiedlającego również Puszcę Białowieską. Nisze pokarmowe obu gatunków bociana częściowo na siebie nachodzą. Interesujące wydawało się obliczenie różnorodności i podobieństwa składu pokarmu obu taksonów na obszarze ich wspólnego występowania. W porównaniu do białego, bocian czarny zjadał więcej ryb i żab zielonych. Różnorodność gatunkowa pokarmu bociana białego była wyższa (wskaźnik Shannona-Weavera  $H' = 3,15$ ) niż bociana czarnego ( $H' = 2,83$ ). Podobieństwo jakościowe pokarmu obu gatunków (wskaźnik Sörenseny) było relatywnie wysokie – 50,7%, natomiast podobieństwo ilościowe (wskaźnik Renkonena) było niższe i wynosiło 23,4%.

Na Mazurach wyraźnie preferowanym środowiskiem żerowania bocianów białych są łąki i pastwiska, pola zbóż przed osiągnięciem 40 cm wysokości oraz tereny podmokłe. Szczególnie chętnie wykorzystywane są miejsca, gdzie prowadzone są zabiegi agrotechniczne, co ułatwia ptakom odnalezienie ofiary. Badania Pinowskiej i Pinowskiego (1989) oraz Pinowskiego i in. (1991) wykazały wśród odłowionych przez bociany zwierząt 24,7% kręgowców i 75,3% bezkręgowców. Wśród zwierząt kręgowych dominowały żaby (21,7%), a znacznie mniej licznie odławiane były gryzonie (2,7%), krety (0,1%) i ryby (0,2%). Wśród bezkręgowców w pokarmie przeważały małe owady (54,7%), dżdżownice (19,3%); nielicznie łowione były ślimaki (0,6%) i duże owady (0,7%).

*Uwagi o wykorzystaniu energii.* Można z dużym prawdopodobieństwem założyć, że efektywność wykorzystania energii zawartej w pokarmie jest większa u bocianów młodych niż dorosłych. Pogląd ten wspierają badania Kushlana (1977), który u piskląt ibisa białego *Eudocimus albus* stwierdził wysoki (ok. 85%) stopień asymilacji pokarmu, sięgający w pierwszych dniach życia nawet 90%. Podobne zjawisko odnotowano również u sów. Ceska (1980) wykazał dla płożykówek, iż wykorzystanie pokarmu



i asymilowana z niego energia zmniejsza się wraz z wiekiem ptaka. O ile 1-4 dniowe pisklęta tej sowy wykorzystywały aż 94,3% energii zawartej w pokarmie, to w 21 dniu efektywność ta zmniejszyła się do 85,2%, a w 26-51 dniu życia wynosiła 81%.

W myśl teorii optymalizacji żerowania (Stephens i Krebs 1986) koszt zdobywania pokarmu ulegać musi minimalizacji w celu osiągnięcia największych korzyści energetycznych. Polega to na maksymalizacji zysku netto, czyli różnicy między energią zasymilowaną z pokarmu i energią wydatkowaną na jego odnalezienie, zdobycie, zjedzenie i strawienie. Zachowanie się pary lęgowych bocianów wynika z pogodzenia ze sobą dwóch imperatywów: zdobycie jak największej ilości pokarmu niezbędnego do wzrostu i reprodukcji z jednej strony, z koniecznością utrzymania się przy życiu do czasu odchowania i usamodzielnienia się podlotów z drugiej strony. Proces optymalizacji zdobywania pokarmu jest jednym z ważnych elementów procesu optymalizacji gospodarowania energią przez osobniki, który z kolei stanowi jeden z elementów składających się na dostosowanie (ang. *fitness*).

## VII. Podsumowanie i wnioski

1. W ostatnich 10 latach w Europie odnotowano wzrost liczebności bociana białego. Od 1994/95 do 2004 r. w 14 krajach jego stan wzrósł o ponad 48%, z około 90 400 do 134 000 par. Populacja polska należy do najbardziej stabilnych (34 000-52 500 par) i pod koniec XX w. stanowiła ponad 20% populacji światowej.

2. Omówiono przebieg i przyczyny zmian liczebnych w poszczególnych regionach. Na północno-zachodnich obszarach Europy populacja zanika, a na północnym-wschodzie i wschodzie oraz na Półwyspie Iberyjskim bocian powiększa swój areal lęgowy i stan liczebny.

3. Część populacji nie migruje już na tradycyjne afrykańskie zimowiska, lecz zimuje na południu Europy i w Izraelu. Dobór naturalny premiuje osobniki zimujące bliżej miejsc rozrodu. Omijają je liczne niebezpieczeństwa, występujące na trasach przelotu, a wykazywane w ostatnich dekadach ocieplenie klimatu podnosi szanse przeżywania zimy w pobliżu lęgowisk.

4. Na tle stanu liczebnego i kondycji różnych populacji europejskich określono niektóre parametry populacyjne bociana (dynamika liczebności, rozród, śmiertelność, skład pokarmu, zapotrzebowanie na pokarm) na Górnym Śląsku, na Mazurach i w polskich Karpatach.

5. Omówiono przyczyny i mechanizmy ekspansji terytorialnej bociana w polskich Karpatach. Liczebność tego gatunku wzrosła tu ponad 3,5-krotnie w ciągu ostatnich 30 lat, a zasięg pionowego rozmieszczenia podniósł się o 500 m. Nastąpiło to w wyniku zwiększenia udziału użytków zielonych i wzrostu średniej temperatury kwietnia – miesiąca, w którym ptaki przystępują do lęgów. Dla skutecznego odbycia lęgu niezbędna jest nadto: obecność wysokiej jakości gniazda w terytorium zapewniającym nie mniej niż 200 kg pokarmu w sezonie rozrodczym oraz brak długotrwałych opadów i chłódów w okresie wychowu młodych.

6. Na Górnym Śląsku w latach 1990-2002 średni termin (mediana) zajęcia gniazda przez pierwszego ptaka przypadła 7. kwietnia, a jego partner pojawiał się średnio około

5 dni później. Zgodnie z „hipotezą kondycyjną”, warunkiem rozpoczęcia składania jaj jest osiągnięcie przez samicę odpowiedniego wzrostu masy ciała. W badanej populacji samice składały przeciętnie po 4,23 jaja. Połowa par rozpoczynała lęgi do 20. kwietnia, a więc o 7 dni wcześniej niż w latach 1974-1989. Wielkość zniesień i liczba odchowanych podlotów skorelowana była ujemnie z terminami zajmowania gniazd. Najwięcej młodych wyprowadzały pary składające 5, 6 i 4 jaja. Pary wcześniej rozpoczynające lęg wyprowadzały pisklęta z 74% jaj, opóźnione – tylko z 48%. Sukces lęgowy malał ze wzrostem wielkości zniesień: był on najwyższy wśród par z dwoma i trzema jajami (75 i 69%), a najniższy w zniesieniach z sześcioma (50%).

7. Za rozmieszczenie, dynamikę i strukturę genetyczną populacji w znacznym stopniu odpowiada dyspersja natalna: osobniki jednej płci osiedlają się dalej od rodzinnego gniazda niż osobniki drugiej płci, przez co unika się chowu wsobnego. Wartość mediany dyspersji samców wynosiła 15 km, samic 177 km. Bociany wykazywały tendencję do osiedlania się na południowy-wschód od miejsc swoich narodzin, a 88% z nich czyniło to w odległości do 50 km.

8. Na Górnym Śląsku bociany przystępują do pierwszych lęgów średnio w wieku 5,8 lat, a najmłodsze z nich mają 3-5 lat. Średni wiek lęgowych bocianów wynosił 7,5 lat.

9. Najwięcej piskląt ginie w gniazdach z powodu obfitych opadów i chłódów, upadków gniazd, drapieżnictwa kuny, zabijania piskląt przez rodziców i obce bociany; część piskląt ginie zaplątana w sznurki plastikowe.

10. Najczęstszą przyczyną śmierci lotnych młodych i dorosłych bocianów na lęgowiskach jest porażenie prądem podczas siadania na słupach i przy zderzeniach z napowietrznymi liniami elektrycznymi.

11. Na obszarach obfitujących w stawy rybne podstawowy pokarm bocianów stanowią ryby i ssaki – odpowiednio 39 i 35% świeżej masy. Kręgowce stanowią 90% masy ofiar, a spośród bezkręgowców najczęstszym pokarmem są dżdżownice. Zapotrzebowanie energetyczne rozradzającej się pary ptaków oszacowano na 5481 kJ/dobę, co odpowiada 1246 g pokarmu.

12. Jedną z najbardziej spektakularnych zmian adaptacyjnych tego gatunku polega na zmianie miejsca gniazdowania. Dawniej ptaki gniazdowały najczęściej na drzewach i budynkach, obecnie na słupach elektrycznych. Taka lokalizacja uniemożliwia drapieżnikom, głównie kunom, dotarcie do gniazda i zniszczenie lęgu. Z drugiej strony podnosi ryzyko porażenia ptaków prądem. Tym niemniej, spośród wszystkich lokalizacji gniazd, lęgi na słupach cechuje najwyższa produkcja podlotów.

13. Bocian biały jest w Polsce objęty ochroną prawną, ale trwałe zabezpieczenie jego bytu wymaga starań polegających zwłaszcza na tworzeniu nowych i ochronie istniejących żerowisk, jak też zmniejszeniu śmiertelności lotnych młodych i ptaków dorosłych przez zainstalowanie niebezpiecznych słupów elektrycznych oraz napowietrznych przewodów prądu.

## Summary

For a long time, the white stork population numbers in Poland have continued at high levels. For this reason, our country is particularly predestined to carry on research on this species, but it also bears particular responsibility for this species' further existence.

The status and changes in the population of the white stork in Europe and in Poland was analysed on the basis of long-term own studies as well as of data from publications (Table 1, 2, Fig. 1). Recently, an evident increase in population numbers has been recorded in Europe: in the period 1995-2004 this increase has been estimated to be above 48% (from 90 400 to 134 000 pairs). Among the 15 European countries for which the results of 2004 stork population census are available, the comparison of data for the years 1994/1995, showed increases in as many as 11 countries, in the Czech Republic, the population status was stable, whereas the white stork populations declined only in Greece and Denmark (Figs 2, 3, 4, 5, 6, 7, and 8). The course and causes of these changes differ between individual countries and they are often disputed. On the north-western fringes, the stork population disappears whereas on the north-eastern flank, e.g. in Russia and Estonia as well as further to the east, the white stork increases its distribution range and population numbers, reaching Karelia, Lake Ladoga, and the eastern border of Ukraine. On these newly colonised areas near the eastern border of distribution range, high levels of clutch sizes and high reproduction indices are noted. For example, in eastern Ukraine the respective averages per one pair were: 4.6 eggs and from 2.7 to 3.8 young, whereas in western and central regions the average number of fledglings was ca. 2.3. Also in Estonia, the indices of reproduction for pairs in newly colonised areas were very high (average number of fledglings per occupied nest  $JZa > 2.7$  young/pair), but then, in line with the increase in density, the rate of reproduction somewhat weakened (Figs 1, 9, 10, 11).

After a period of low population numbers, the white stork population on the Iberian Peninsula rebounded rapidly, almost without expanding its distribution range; the process has been linked to the increased area of rice fields and the introduction of a crayfish *Procambarus clareii*, which became a main component of the storks' diet. The decreased mortality among birds was also a factor in this development. The higher survival rate is correlated with the end of long-lasting draught in West-African wintering sites and with changes in migratory habits. Some of the birds winter close to their birthplaces, gathering food e.g. from municipal waste dumps which translates into better survival rates and earlier commencement of breeding.

Since very recently, also a portion of the population from the eastern part of Central Europe has ceased migrating to traditional African wintering sites, but has opted instead for spending winter (in small numbers though) in Bulgaria, whereas more birds stay in northern Israel. The natural selection mechanism prefers individuals wintering closer to their breeding grounds as these birds avoid many risks occurring along their migration routes.

The white stork population living in Poland is one of the most stable (34 000-52 500 pairs) and constitutes ca. three-fourths of the whole Central-European population (Fig. 12) and over 20% of the world population.

Based on the knowledge of trends occurring in population numbers in various parts of the breeding range of the white stork, as well as of the factors causing these changes, an attempt was made to distinguish several “regional populations”, within the meaning of subpopulations adopted within the concept of metapopulation. The most important and stable “regional populations” or subpopulations are these in which the highest densities are recorded over large areas and whose numbers increase most (a type of “source” populations). In the years 1994 and 1995, such features were shown by two central populations; “south-western” having ca. 20 000 pairs of storks living in Spain and Portugal, and five times more numerous “eastern European” population living in Poland, Ukraine, Belarus and Baltic states. In the remaining portion of its range, the species forms populations of a „sink” type (Fig. 13).

The changes in population numbers in this species are also discussed separately for various regions of Poland (Fig. 14, Table 2). In 1995, the area situated east of the Vistula and San Rivers, covering one-third of the Polish national area was inhabited by ca. 59% of the Polish population (24 000 pairs) at average density of 22.9 pairs/100 km<sup>2</sup>, whereas in the rest of Poland there was an average of 8.1 pairs per 100 km<sup>2</sup>.

The gradient of occupancy decreases from the north-east towards south and south-west. In the geographical centre of the range, covering Warmia and Masuria regions and the western part of Suwałki region, following the period of low population numbers (the years 1974 and 1984: 7 600 and 7 000 pairs, respectively) the species recuperated, increasing their numbers to 8 200-8 600 pairs in 1995 i.e. almost the same as it had in 1934 (8 700 pairs). The storks are less numerous in the Silesian region. In 1934, 1974, 1984 and 1994 the region was occupied respectively by 1 500, 1 900, 2 150 and 2 350 pairs). Despite the overall increase in the white stork population numbers recorded in Poland over the period 1995-2004 (increase from ca. 40 900 to 52 500 pairs), at times the opposite trend was noted. The declining numbers of pairs were recorded most evidently in Lower Silesia (by 20%) and Upper Silesia (by 16%), whereas in 2004 the whole Silesian region was occupied by ca. 1 700 pairs (Table 2, Figs 15, 16, 17, 1, 19, 20, 21, 22, 23). The low reproduction rates and a prevalence of immigrants over emigrants may indicate that this population depends on outside sources to maintain its strength.

Also interesting are the results of monitoring the course and rate of colonising the Carpathians by white storks in recent decades. The Polish part of the Carpathians have been subject to colonisation by the species since the turn of 1930s, with that expansion initially being rather slow. In the Podhale, Orawa and Spisz regions the combined increase went from 7 pairs (in 1933) to 80 pairs (in 2001) with the rate of expansion accelerating markedly from 1987. Over the last seven to eight decades, this typically lowland species extended the range of its vertical distribution in the Carpathians by nearly 500 m (Figs 24, 25, 26, 27). Accompanying it was a statistically significant, although small, increase in the values of reproduction indices (Fig. 28).

The pairs nesting in both lower altitude bands (< 580 and between 580 and 680 m a.s.l.) had higher average production of fledglings (respectively: 1.91±0.11 SE and 1,99±0.09 SE) raised over the whole period than the storks nesting above 680 m a.s.l. (1.36±0.14 SE). The quality of particular nesting sites was measured by: 1) number of

seasons when the nest was occupied during the study period, and 2) continuous nest occupancy index.

The mechanism of vertical expansion in the Podhale region and neighbouring areas (up to 890 m a.s.l.) seems to go along the following scenario: the storks occupy „their” nests during many seasons in the best habitats located in the altitude bands from 580 m to 680 m a.s.l. In this zone, many older nests are situated, occupied continuously year after year throughout long stretches of time. These are also the nests where a remarkable reproductive success occurs, i.e. the most productive ones. High survivorship rate and high degree of philopatry among the young allows drawing conclusion that the fledglings from these nests, having reached maturity, can colonise not only the sites situated in the same vertical zone but also the neighbouring zones, both below (<580 m a.s.l.) and above (>680 m a.s.l.). The number of birds rose owing to the increase in the area of grasslands around the nests and higher average temperatures in April, but two more conditions have to coincide for success in breeding: the presence of a nest and the territory providing sufficient amount of available food (at least 200 kg per season). The vertical expansion seems to occur only in the years with particularly suitable climatic conditions in spring. This was the case, for example in 2004, where the first ever successful breeding of storks was recorded in Zakopane.

In the last quarter of the 20th century, the rate of expansion of the white stork intensified also in the Eastern Carpathians: Western Bieszczady Mts. and Sanocko-Turczańskie mountain range. Colonising new areas proceeded there solely along river valleys. In the years 1934-1996 an increase from 6 to 96 pairs was recorded. Also here, the first stage consisted in increasing the density of autochthonous population in the areas of lower elevations (up to 7 pairs/100 km<sup>2</sup>), and only later, in the years with conditions suitable to storks, some higher suboptimum sites were occupied. Ten nests at the highest elevations are now situated there at 500-600 m a.s.l. The expansion of the white stork over the last 125 years and the current picture of vertical distribution of nests in the Polish part of the Carpathians are presented in Figs 29 and 30.

One of the most spectacular adaptation changes in this species concerns the shift in selecting the sites for nests. An increasing number of birds which nested on buildings and trees now occupy nest on power line pylons (Fig. 31). This position prevents quadruped predators from reaching the nest and destroying the brood. For this reason, the pylon-located breeding shows the highest production of fledglings.

One of the nests, occupied for 53 seasons had the total mass of 557 kg. Situating the nest in sheltered or unsheltered place may also affect the breeding success. In the nests without any shelter, the nestlings are much more exposed to the risk of loss of life because of adverse atmospheric conditions (hurricane-strong winds, torrential rains or hailstorms) than in nests established under the canopy, particularly of deciduous trees. Owing to better insulation, the loss of heat needed to keep eggs and nestlings warm are lower, resulting in less time needed for this care leaving an additional time available for food acquired to cover energy requirements and to improve the condition of adult birds.

The advantage of a nest built under a tree canopy compared with a nest deprived of shelter consists in the extension of time when adult storks are longer in a given day,

because their plumage takes longer to soak in water, leaving them more effective time for hunting. In periods of rains and lower temperatures, the animals which are potential items of stork's diet are less active, therefore storks have more problems in finding sufficient numbers of such prey. Young white storks acquire constant body temperature (39.0-39.3°C) as late as after 29-35 days of life, and only prior to the first flight this temperature increases to 41°C (Krapivnyj 1958). In the period of cold and rainy weather, the nestlings – not having yet an efficient thermoregulation – show increased demand for energy. It might be that during incessant rains, the fledglings are not only soaked and numb with cold but also undernourished.

The individual phases of reproductive cycle in the white stork were studied in the Upper Silesian region and surrounding areas during the period 1992-2002 (Fig. 32). In total, 352 precise phenological records were gathered concerning the dates of taking nest occupancy by both partners in a pair (Fig. 33). The median of the date of arrival of the first and second bird was 4 April and 9 April, respectively. The dates of arrival for birds in the same pair differed by 5.0 days, and the difference was statistically significant (Wilcoxon test,  $Z = 14.19$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 34).

There was a statistically significant correlation found between the dates of taking nest occupancy by the partners in a pair (Spearman correlation;  $r = 0.82$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 35). The commencement of breeding in the white stork in Upper Silesia occur in the average of  $10 \pm 0.82$  dni (SE) after the arrival of the second partner to the nest ( $n=9$ ).

The vast majority of clutches (80%) were laid in April, and only 20% - in May. The earliest date of laying the first egg was 7 April, the latest – 20 May. The most intensive egg laying occurred between 11 and 25 April, when ca. 60% of pairs entered breeding ( $n=128$ ; Table 3, Fig. 36). For this sampled population, the median date for laying the first egg was 20 April. The earliest peaks of egg-laying occurred in 1990 and 2002, the earliest average dates for laying the first egg occurred in the years 1990, 1993 and 2000, while the latest dates were observed in 1992 and 1997 (Table 3). In 1974-1989, a half of stork pairs commenced egg laying by 27 April. These data indicate that the breeding of stork pairs in the most recent years of studies (1990-2002) were earlier by 7 days, compared with the earlier period.

In 1990-2002, in Upper Silesia, the average number of eggs per pair was  $4.23 \pm 0.08$ . Almost a half of clutches consisted of 4 eggs, and more than one-third – of 5 eggs. Some 15% of females laid 3 eggs, whereas clutches of 2 or 6 eggs occurred in negligible proportions of clutches (Table 4, Fig. 37).

The mass of a freshly laid egg of the white stork is ca. 3.0% of the mass of a female, while the whole clutch ca. 14% of the mass of laying female.

The specific weight of a freshly laid egg is estimated to be  $1.074 \text{ g/cm}^3$ ; immediately prior to hatching this weight decreases to  $0.926 \text{ g/cm}^3$ . During the course of advancing incubation and embryo development, the egg takes some specific positions when immersed in water, depending on the changes in its specific weight, as well size and shape of air chamber (Fig. 38).

As the data on linear dimensions of eggs were collected, they allowed the total volume of a „statistically average” egg to be calculated. It was shown that the Central

European white storks laid larger eggs (the total volume of 100-103 cm<sup>3</sup>) than those in Southern Europe (96-99 cm<sup>3</sup>) and Northern Africa (93-96 cm<sup>3</sup>) (Fig. 39). These data might suggest that the storks from Central Europe are larger than the birds living in the areas surrounding the Mediterranean Sea.

Even small differences in the egg size may have a major impact on their hatchability, rate of growth and survival of nestlings, particularly in the days immediately after hatching. For this reason the variability occurring in egg sizes in clutches of storks in the Upper Silesia was studied. The statistical analysis covered only the measurements of full clutches, where average lengths and breadths of eggs, total volume and the shape index expressed as length/breadth ratio (i.e. elongation) were determined. The sample included a total of 95 clutches of average number of eggs ranging from 2 to 5 (4.05 ± 0.82; SD on average) (Tables 5-6).

The correlation coefficient between the average length and average breadth of eggs was statistically significant ( $r_{94} = 0.25$ ,  $P = 0.0146$ ), although the correlation was weak. The greatest within-clutch variation was recorded for the egg volume ( $CV = 4.37 \pm 2.86$ ), next for the elongation index ( $CV = 2.68 \pm 1.48$ ), egg length ( $CV = 2.37 \pm 1.46$ ) and its breadth ( $CV = 1.68 \pm 1.04$ ). The low variation in egg breadth may arise from the fact that this parameter is in the greatest extent constrained by the female reproductive organs structure (oviduct diameter). The coefficient of within-clutch variation differed significantly for egg dimensions (test Friedman;  $\chi^2 = 124.251$ ,  $df = 3$ ,  $n = 94$ ,  $P < 0.00001$ ) for different clutch sizes. No significant differences between within-clutch coefficient of variation for different clutch size classes were found for egg volume (Kruskal-Wallis test,  $H_3 = 6.047$ ,  $P = 0.1094$ ).

Mean repeatability estimates for length, breadth, total volume and elongation index were: 0.53, 0.68, 0.63, 0.58, respectively (Table 5) and was statistically significantly higher than zero in all these cases. It confirms the hypothesis that the individual differences between females are the most important source of variability in egg size.

The hatchability of eggs calculated for 58 clutches studied in Upper Silesia over the period 1990-2002 was 80.1% (Table 7). Hatching rate seems to depend on clutch size. The highest proportions of hatched young were recorded in clutches of 2-3 eggs (93.9%), while in clutches of 4 eggs it was slightly lower (90.6%). The lowest numbers of hatched young were recorded in 5-6-eggs clutches – 67.5% on average.

Both hatchability and breeding success were determined for 111 pairs with clutches. Among these, 9 clutches ( $n = 35$  eggs) were completely destroyed during incubation. When only pairs with raised fledglings were considered, the rate of breeding success was 64.1% (Fig. 40).

The breeding success of storks in Upper Silesia was evidently correlated with the size of clutches (Fig. 41). The average numbers of nestlings raised by storks which laid 2 or 3 eggs were the lowest (JZg at 1.50 and 2.07, respectively) but yet these pairs suffer proportionally the lowest losses in broods, therefore the effectiveness of their reproduction is the highest (75 and 69%, respectively).

More detailed analysis was carried on these stork broods of which measurements of eggs were taken. This part of the study covered both the pairs which had breeding suc-

cess (HPm) as well as those whose breeding ended up in failure (HPo). The aim was to find whether there is the relationship between the clutch size and the number of raised fledglings, and whether there is anything as an “ideal clutch size” (sensu Lack 1964).

A significant correlation was found between the number of eggs laid and the number of fledglings raised (Spearman correlation  $r_{95} = 0.42$ ,  $P < 0.0001$ ) as well as significant differences in average number of fledglings from clutches of different sizes (Kruskal-Wallis test  $H_3 = 18.23$ ,  $P = 0.0004$ ). The most “productive” were pairs with 5-egg clutches, which on average raised more fledglings than other pairs (Student-Newman-Kelus test,  $P < 0.05$ ) (Fig. 42).

The brood size, i.e. the number of fledglings raised is the measure of reproductive success of a pair of birds. With regard to a population this demographic parameter can be expressed in two ways: either as an average brood size, i.e. the average of young per statistical pair with successful breeding (JZm), or as proportions of particular categories of brood size in the overall number of broods. The brood size expressed by the JZm index does not take into account the fraction of pairs without breeding success (HPo). When differences in reproduction are to be identified also useful is the JZa index, calculated for all pairs with the known outcome of breeding, including these which lost their broods, or even those that did not produce clutches /HPo(o)/.

The analysis involved 3 347 records of brood size in white storks collected in 12 years of studies (1993-2004) in Upper Silesia. The average brood size in white stork was 2.57 fledglings per pair with breeding success, whereas the variation of the average JZm value ranged from 2.08 (in 1997) to 2.75 (in 2004) (Tables 8, 9). Quite similar levels of broods at HPm2 and HPm3 levels was notable (Fig. 43).

It was found that there are statistical relationships (sometimes even very strong ones) occurring between the frequencies of broods of different sizes (Table 10, Figs 44, 45), which are best illustrated by determination coefficient ( $r^2$ ). It indicates that the proportion of variation of a parameter can be explained by variation of another parameter.

The correlation coefficients compiled in Table 11 determine the relationship between the average number of young raised by the pairs which had successful breeding (JZm) and the percentage proportions of various sizes of broods. It confirmed the strongest correlation between the JZm variability with the number of broods with three fledglings ( $r^2=90\%$ ) as well as major effect of the number of broods with four fledglings ( $r^2=88\%$ ) on this value (Figs 46, 47).

Among the pairs which established a new nest, as many as 64% had no nestlings ( $n=39$ ). On the other hand, among the pairs occupying nests located within the same area, but occupied during two seasons or longer, the broods were not raised in only 29.7% of nests ( $n=472$ ). The proportion of pairs which failed to raise broods is evidently reflected in one of the reproduction indices – JZa. It is very low (0.97) in the group for pairs building new nests. Among the storks occupying older nests this index is twice higher (1.96) (Figs 48, 49). The other standard index of reproduction, expressing the average brood size for successfully breeding pairs (JZm) is almost identical in these two groupings. This may indicate that the pairs building new nests may include not only young individuals, with low values of the JZm index, but also more experienced, therefore older, individuals which have bred earlier.



The final outcome of stork breeding in Upper Silesia, measured by the number of raised fledglings, is limited not only by the local habitat conditions, but also by the dates of arrival. These depend, in turn, upon the conditions prevailing on wintering grounds and during spring migration. A significant inverse correlation appears between the date of commencement of breeding and the number of fledglings raised (Fig. 50). A very significant relationship was also shown between the dates of arriving at nest and the effects of breeding. The date of breeding commencement had also a significant effect on the size of clutch and effectiveness of breeding. The delays in the commencement of breeding result in the percentage loss in broods (%V), increasing with time. The birds which complete breeding successfully are mostly those commencing breeding before 15 April; the average effectiveness of breeding is then 73.7% ( $JZm=3.04$ ), whereas for the storks which start laying eggs after 6 May, the corresponding value drop to as low as 47.6% ( $JZm=1.51$ ) (Table 12; Figs 51, 52, 53, 54, 55, and 56).

Apart from the indices of reproduction, survivability, and age structure, the age of birds at the first breeding is yet another factor affecting the dynamics of breeding population. Based on ring identification numbers on 53 autochthonous birds and immigrants taking part in breeding during successive years in 107 cases of breeding it was found that the average age of storks in Upper Silesia was 7.5 years. Three-year old storks, were the youngest among those breeding, but their proportion in the whole population was very low (Fig. 57).

The migration of a young animal from the place of its birth to the site where it breeds for the first time is termed „natal dispersal”. This phenomenon is largely responsible for the dynamics and genetic structure of a population and the patterns of natal dispersal may have serious implications for the evolution of species. In both birds and mammals, the individuals of one sex move further from the place of birth than the other, which prevents the effects of inbreeding.

As regards the storks born in Upper Silesia, the distances between the nests where they hatched and the nests of the first breeding (i.e. dispersal distance) were as follows: the minimum distance was 0.1 km, the maximum distance – 600 km from the place of birth (average distance 64.7 km,  $SD=125.2$ , median 19 km) (Fig. 58). The birds checked by ring numbers manifested a high level of philopatry and returned each year to the same nest, for many years in succession (maximum span was 13 years). Some 88% of storks selected the nesting place for their first breeding in the distance not exceeding 50 km from the site they were born. Only two individuals showed another stage of breeding dispersal after the first breeding moving on to another nesting sites although no more than 10 km away.

After the analysis of Upper Silesian storks was augmented with data from southern Wielkopolska region, it was proved that the females began their first breeding at sites more distant from their place of birth than males. The difference between sexes was significant (Mann-Whitney U test,  $Z=3.34$ ,  $p=0.0001$ ). The median values for males was 15 km ( $n=25$ ), whereas in females 177 km ( $n=19$ ) (Table 13, Fig. 59).

The study of birds identified by rings showed the tendency among storks to settle in south-east of their birth place (Table 14, Fig. 60). Among the birds nesting within 50-km

radius from the birth place, the selection of this direction was statistically significant in males ( $R^2=1.170$ ,  $P<0.01$ , average direction  $184^\circ$ ,  $r=0.51$ ,  $P=0.011$ ,  $n=17$ ), but not significant in females ( $R^2=0.441$ ,  $P>0.50$ , average direction  $152^\circ$ ,  $r=0.25$ ,  $P=0.667$ ,  $n=7$ ). In the case of females, however, the size of sample was very small (Chernetsov et al., in print).

In Upper Silesia, a surprisingly high proportion of white storks, immigrants from more distant regions ( $>50$  km) was noted. The number of such birds was three times greater than emigrating birds (Fig. 61).

The main causes of mortality among white stork nestlings in Upper Silesia for the stages from hatching to the first flight, were mostly natural factors, responsible for 97.4% of losses. Among them, the most common cause of death were torrential rains and cold (41.8% of all dead nestlings) and falls from the nest (11.2%). On three occasions, attacks by strange storks were recorded in which as many as 11 fledglings were killed in absence of parental birds. No less than 2.6% of the young die because of tangling in pieces of plastic string brought by adult bird as nest lining. The reasons for death of 32.4% nestlings were not identified. These young were found dead either on the nest edge or below the nests (Table 15).

The vast majority of deaths of fledglings (90.7%) resulted from factors of anthropogenic origin, principally striking the power line wires and electrocutions (Table 16).

The overall compilation of all natural and anthropogenic factors affecting the population dynamics of white storks in all stages of their lives is given in Fig. 62.

The composition of diet of white storks in Upper Silesia was studied principally areas abounding in fish-breeding ponds (the environs of Skoczów and Izbicko localities near Strzelce Opolskie town). The overall mass of the sample prey animals was 4 975 g. Vertebrates constituted 90.4% of the overall mass of food, and invertebrates – the remaining 9.6%. Fishes provided the bulk of diet; they constituted 39% of its mass. These were not only easily available but also quite valuable in terms of calorific value, protein and mineral content, etc. Small mammals were also important item in the white stork diet (35.1% of the overall mass of prey acquired). Among them the most numerous were common voles (Table 17).

The energy values of fishes which are important constituents of storks' diet, was determined directly in bomb calorimeter. The fish species had the following energy values (in kJ per 1 gram of fresh mass the extreme values of the ranges are given in brackets): the weatherfish *Misgurnus fossilis* – 6.58 kJ (6.00-6.94), rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* – 6.32 kJ (5.86-7.13), crucian carp *Carassius carassius* – 5.81 kJ, river trout *Salmo trutta m. fario*– 5.26 kJ, pike *Esox lucius*– 4.75 kJ, carp *Cyprinus carpio*– 4.52 kJ (3.99 – 5.16), and the gudgeon *Gobio gobio* – 4.49 kJ (4.29 – 4.69). The low calorific values were found in the case of the tench *Tinca tinca* – 3.62 kJ and the Ukrainian brook lamprey *Eudontomyzon mariae* – 3.81 and 2.72 kJ /g biomass (measured before and after spawning).

The biomass and thus the calorific value of earthworms is primarily determined by the contents of their digestive tracts. The calorific values of 1 gram of fresh mass of earthworms was estimated to be within the range 3.22-3.46 kJ. In the case of individuals

with their digestive tracts filled with soil, this value is probably much lower (2.46 kJ/g of fresh mass).

The white stork, although being subject to extended and diversified studies, has never had its complete energy budget determined. In this study such an attempt is therefore made, in order to determine energy and food demand of a “statistically average” breeding pair, as well as for pairs distinct for either very good or very poor condition (measured as a combined body mass of both parental birds). The results of studies employing an isotope method of “doubly labelled water” – DLW (Nagy 1987, Nagy and Obst 1991, Nagy et al. 1999) were used for this purpose. This technique of measuring field metabolic rate – FMR allows obtaining indirect estimates of daily energy expenditure borne by wild animals. The calculated values of the field metabolic rate for an average breeding male and female are thus: 2136 and 1976 kJ/day, whereas for “statistically average” breeding pair – 4112 kJ/day.

The daily energy expenditure of a pair of storks are actually higher, because the bird’s organism cannot utilise the entire energy taken in with food. When the utilisation of energy is at 75% level, the value of FMR has to be multiplied by a factor of 1.333.

The daily energy expenditure (DDE) of a „statistical” male stork were calculated to be 2847 kJ/day, and of a “statistical” female – 2634 kJ/day. Therefore a combined energy expenditure of a pair of storks amounts to 5481 kJ/day. This amount does not include energy expenditure (of ca. 3210 kJ) which a female bears at the beginning of breeding, associated with producing the clutch of eggs.

Also calculated were daily field metabolism rates and daily energy expenditures for pairs of extreme body masses. For the high body mass-pairs these are: 4345 kJ (FMR) and 5793 kJ (DDE), whereas for pairs with the lowest body mass - 3766 kJ (FMR) and 5020 kJ (DDE) respectively (Table 18).

When the total energy expenditure of a pair of storks is known, it is possible to calculate their daily food intake (DFI) which depends on the calorific value of food. Table 19 summarises the calculated values of food consumption by a pair of storks, for three different classes of food differing in their calorific values.

The food and energy demand of young birds depends primarily on the stage of individual development and the body mass. It was assumed that a stork nestling assimilates 85% of energy contained in food. The daily energy expenditure (DEE) for a “statistical” average nestling, from hatching to fledging was estimated to be ca. 139 200 kJ. Assuming that a young stork receives only one type of food while in the nest, providing the energy needed for living and growing shall necessitate the provision of some 43.5-56.5 kg of earthworms (3.2 or 2.46 kJ/g of fresh mass), or 41.4 kg of tadpoles of the common grass frog (*Rana temporaria*) and common spadefoot (*Pelobates fuscus*; average calorific value of 3,36 kJ/g), or 31.6 kg of the common grass frogs (4.4 kJ/g) or 20.9 kg of common voles (6.65 kJ/g fresh mass).

The quantities of food which had to be acquired within the breeding habitat by a pair of breeding storks to cover their own energy demand and these of 1-6 raised nestlings are given in Table 20.

In the period of staying within breeding grounds, the food demand of a pair of storks raising fledglings was estimated at 179.4 kg (assuming average calorific value of food at 4.4 kJ/g fresh mass).

The body of ornithological literature provides a number of proximate factors affecting the date of laying the first egg. Among the proven factors are temperature and precipitation in the period prior to egg laying, amount of available food, the age of parental birds and their individual features. A question can be raised as to the mechanisms by which these factors operate. It seems that many empirically established relationships could be explained by the so-called body condition hypothesis. Under this hypothesis, the precondition for egg laying by a female is her reaching certain body condition, including an increased body weight. Adopting the „body condition hypothesis” and its later consequences as a basis, a model was developed (Fig. 63) attempting the interpretation of the phenomena observed in the field.

The size of brood depends evidently on the size of clutch which was proven in this study (cf. Figs 42, 43). A very similar picture of this relationship was obtained for the set of data collected in Saxony-Anhalt (Fig. 64).

There are many data in the literature which suggest the existence of regional differences in the number of fledglings in broods raised by breeding pairs (Table 21). Comparing field observation data obtained in different regions and periods suggest major differences in the JZa reproduction index. For example: in Poland its values range from 0.31 to 3.6, depending on the particular year, region and other factors. In 16 sample plots in Central Europe and Denmark in the period 1995-2000, the average value of the JZa index fell in the range from 1.51 to 2.27 (Fig. 65), whereas for the JZm index – from 2.30 to 2.75 (Fig. 66). The proportion of the birds without young varied as well (Fig. 67).

The comparison of the reproduction effectiveness between the storks nesting separately or in small groupings, and the storks living in colonies of at least 5 pairs in the Kętrzyn area (Masuria) have proven that the differences in the reproduction parameters between these two categories are small.

The JZa reproduction index is lower in large colonies (1.66) than in pairs nesting outside colonies (1.78), but when calculated per breeding pairs it is still rather similar (JZm=2.37 in large colonies, and 2.43 outside the colonies; Mann-Whitney U-test: N1=252, N2=256, U=30 641; the difference statistically insignificant). The proportion of pairs not raising any young, living in large colonies was higher (30.1%) than in the group of pairs nesting singly or in small groupings (26.6%) (test  $\chi^2$ ; df=1), but the difference is again statistically insignificant.

Perhaps these proportion may vary between particular years, e.g. depending on the age structure of breeding birds. It seems, however, that in different years, the birds from colonies may be either source or sink populations.

The classic model of population number dynamics taking into account the density-dependent factors, envisages that the reproduction rate decreases with the increase in numbers. This results primarily from the intra-specific competition since the individuals of the same species compete for the same resources. This has been confirmed by the data

collected in Saxony over a period of three decades (Fig. 68) as well as data from the Charente-Maritime department in France, newly occupied by white storks (Table 22).

The results obtained in Kętrzyn are not so unambiguous. The following reasons may be responsible: 1) throughout the study area, the population density is so high (StD=23-81 pairs/100 km<sup>2</sup>) that the ranges of pairs living in large and smaller colonies or nesting as singles may overlap with one another; this could result in aggressive behaviour and chasing stranger storks away from a given feeding ground; 2) apart from breeding birds, there are groups of non-breeding storks living in the study area, sometimes throughout the season, competing for the same food sources as breeding birds. These birds can markedly deplete the food resources which might be of paramount importance in the period when young are raised; and 3) other animal species, such as the lesser spotted eagle (*Aquila pomarina*), or red fox (*Vulpes vulpes*) utilise the same food supply.

Among the younger storks which enter breeding for the first time, a large proportion of pairs fails to raise any fledglings (HPo) (Fig. 69) and shows low values of JZa and JZm reproduction indices. It is only older storks, aged 6-10 years, which show increases in the number of fledglings raised and decreasing proportion of pairs failing to raise young (Figs 70, 71). The younger birds succeed in having better reproduction outcomes only in years with high abundance of food.

In Poland, the white stork is subject to legal protection, but securing its existence permanently will require further efforts principally including the protection of feeding grounds and creating new ones, as well as reducing the mortality of fledglings and adult birds by insulating dangerous power pylons and overhead power line wires.

## Podziękowania

W licznych wyjazdach terenowych i kontrolach gniazd bociana wielokrotnie doświadczyłem bezinteresownej pomocy Wiesława Chromika, Jerzego Czajkowskiego i mgr inż. Włodzimierza Cichońskiego. Za znaczny wysiłek, życzliwość i wykonanie molarnej pracy redakcyjnej wyrażam wdzięczność Pani dr hab. Róży Kaźmierczakowej, a Panu mgr Andrzejowi Kalembie i mgr Agacie Skoczylas bardzo dziękuję za przygotowanie maszynopisu pracy do druku, a Pani dr Małgorzacie Makomaskiej-Juchiewicz za pomoc w przygotowaniu tłumaczeń na język angielski.

Wcześniejszą wersję pracy czytali: prof. dr hab. Zbigniew Głowaciński, prof. dr hab. Henryk Okarma i dr hab. Piotr Tryjanowski, którym jestem wdzięczny za krytyczne i konstruktywne uwagi. Za pomoc w tworzeniu baz danych i wykonanie licznych wykresów pragnę serdecznie podziękować Panu inż. Janowi Fijałowi, a Pani mgr Grażynie Połczyńskiej-Konior za wykonanie map.

Następujące osoby życzliwie udostępniły mi, znajdujące się w druku, wyniki cenzusów bociana białego z niektórych krajów Europy i wybranych regionów Polski: Kai-Michael Thomsen, dr Miroslav Fulín, Eva Karner-Ranner, Theodoros Kominos, Peter Lovászi, Uwe Peterson, Hans SkovGerhard Wey, Jarosław Gil, dr hab. Zbigniew Jakubiec, dr Tomasz Janiszewski, mgr Krzysztof Henel, mgr Robert Kruszyk, mgr Tadeusz Kurzac, dr Stanisław Kuźniak, dr Barbara Michno, mgr Paweł Mielczarek, Zygmunt Ograbek, dr Jerzy Ptaszyk, dr Zbigniew Wojciechowski i dr Andrzej Wuczyński. Wszystkim im wyrażam serdeczne podziękowanie.

W inspirujących dyskusjach uczestniczył mgr Adam Mrugasiewicz, który udostępnił mi też niepublikowane dane cenzusów bociana z dawnego powiatu Milicz. Panom dr Pawłowi Olejniczakowi i dr hab. Piotrowi Tryjanowskiemu zawdzięczam pomoc przy statystycznym opracowaniu danych, a dr Robertowi Czuchnowskiemu dziękuję za udział w ustaleniu wartości kalorycznej ryb, minogów, kijanek i niektórych zwierząt bezkręgowych.

Wyniki tej pracy byłyby niepełne, gdyby w ostatnim ćwierćwieczu na Górnym Śląsku i na Podhalu nie zaobrączkowano około 3000 młodych bocianów. Podloty w gniazdach obrączkowali lub pomagali w tej czynności m.in.: dr Jacek Betleja, Wiesław Chromik, Zbigniew Chrul, Marian Koźlik, Zygmunt Ograbek, Eugeniusz Plewnia, Jan Wilk, Eugeniusz Włochowicz. Wdzięczny jestem Helmutowi Haar, który w Austrii, przez kolejnych 13 lat, rejestrował efekty lęgów „mojego” – narodzonego i zaobrączkowanego na Opolszczyźnie – bociana.

## PIŚMIENICTWO

- Adamjan M. S. 1990. Čislennost i nekotoryje osobiennosti populacii belogo aista v Armenii. W: Savickij B. P., Samusenko, E. G. (red.), Aisty - rasprostranienie, ekologia, ochrana. Ss. 46-51. Navuka i Technika. Minsk.
- Anonim. 2004. Brutpaarbestand und Brutergebnisse 2003 in der Schweiz. Storch Schweiz; Bulletin 2003/2004, 33: 24.
- Archaux F. 2004. Breeding upwards when climate is becoming warmer: no birds response in the French Alps. Ibis, 146: 138-144.
- Arendt M., Firla M., Stachowiak G. 2001. Der Weißstorchschutz im Raum Kalbe/Milde – ein Überblick zur 20-jährigen Gelegekontrolle. W: Ch. Kaatz, M. Kaatz (red.), 2. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag 1999/2000. Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt). Ss. 112-116.
- Ashkenazi S., Yom-Tov Y. 1997. The breeding biology of the Black-crowned Night-Heron (*Nycticorax nycticorax*) and the Little Egret (*Egretta garzetta*) at the Hulch Nature Reserve. Israel J. Zool., 242: 623-641.
- Bairlein F. 1991. Population studies of White Storks (*Ciconia ciconia*) in Europe. In: Perrins C.M., Lebreton J.-D., Hiron G.J.M. (red.). Bird Population Studies. Ss. 207-229. Oxford.
- Bairlein F., Henneberg R. 2000. Der Weißstorch (*Ciconia ciconia*) im Oldenburger Land. Oldenburger Forschungen N.F. 12: 1-90. Isensee Verlag, Oldenburg.
- Bairlein F., Zink G. 1979. Der Bestand des Weißstorchs *Ciconia ciconia* in Südwestdeutschland: eine Analyse der Bestandsentwicklung. J. Ornithol. 120: 1-11.
- Bañbura J., Zieliński P. 1990. Within-clutch repeatability of egg dimensions in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. J. Ornithol. 131: 305-310.
- Bañbura J., Zieliński P. 1998. An analysis of egg-size repeatability in Barn Swallows *Hirundo rustica*. Ardeola, 45: 183-192.
- Barbraud C., Barbraud J.C. 1999. Is There Age Assortative in the European White Stork? Waterbirds 22, 3: 478-481.
- Barbraud C., Barbraud J.C., Barbraud M. 1999. Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. Ibis 141: 469-479.
- Bartyzel P., Kamedyn C. 1992. Wyniki liczenia gniazd bociana białego (*Ciconia ciconia*) na terenie byłych powiatów Bełchatów i Sieradz /Results of counting the nests of white stork (*Ciconia ciconia*) in the former Bełchatów and Sieradz districts/. Acta Univ. Lodz., Folia zool. 1: 71-82.
- Bäßler R., Schimkat J., Ulbricht J. 2000. Artenschutzprogramm Weißstorch in Sachsen. Ss. 1-114. Sächsisches Landesamt für Umwelt und Geologie. Dresden.
- Bauer H.-G. 1987. Geburtsortstreue und Streungsverhalten junger Singvögel. Vogelwarte 34: 15-32.
- Bauer K., Glutz von Blotzheim U. N. 1966. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 1. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt/M.
- Bennet P. M., Owens I. P. F. 2002. Evolutionary Ecology of Birds: Life Histories, Mating Systems and Extinction. Oxford Series in Ecology and Evolution. Ss. 1-278. Oxford University Press.
- Berthold P. 1973. Proposals for the standardization of the presentation of data of annuale events especially of migration data. Auspicium 5, Suppl.: 49-57.
- Berthold P. 2000. Vogelzug. Eine aktuelle Gesamtübersicht. Ss. 1-280. Darmstadt.
- Berthold P., Kaatz M., Querner U. 2004. Long-term satellite tracking of white stork (*Ciconia ciconia*) migration: constancy versus variability. J. Ornithol. 145: 356-359.
- Berthold P., Van den Bossche W., Fiedler W., Gorney E., Kaatz M., Leshem Y., Nowak E., Querner U. 2001a. Der Zug des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*): eine besondere Zugform auf Grund neuer Ergebnisse. J. Ornithol. 142, 1: 73-92.
- Berthold P., Van den Bossche W., Fiedler W., Kaatz C., Kaatz M., Leshem Y., Nowak E., Querner U. 2001b. Detection of a new important staging and wintering area of the White Stork *Ciconia ciconia* by satellite tracking. Ibis 143: 450-455.
- Berthold P., Van den Bossche W., Jakubiec Z., Kaatz C., Kaatz M., Querner U. 2002. Long-term satellite tracking sheds light upon variable migration strategies of White Storks (*Ciconia ciconia*) J. Ornithol. 143: 489-495.
- Bezzel E., Prinzing R. 1990. Ornithologie. Eugen Ulmer. Ss. 552. Stuttgart.
- Biber O., Moritz M., Spaar R. 2003. Der Weissstorch *Ciconia ciconia* in der Schweiz – Bestandsentwicklung, Altersaufbau und Bruterfolg im 20. Jahrhundert. Orn. Beob. 100: 17-32.

- Bloesch M. 1962. *Ciconia ciconia* (Linnaeus). W: Glutz von Blotzheim U. N. (red.), Brutvögel der Schweiz. Ss. 181-184. Aarau.
- Bloesch M. 1980. Drei Jahrzehnte Schweizerischer Storchansiedlungsversuch (*Ciconia ciconia*) in Altreu, 1948-1979. Orn. Beob. 77: 167-194.
- Bloesch M. 1982. Sechsergelege beim Weissstorch *Ciconia ciconia*. Orn. Beob. 79: 39-44.
- Bloesch M. 1983. Altreu und seine Störche. Verlag Vogt-Schild AG, Solothurn. Ss. 1-62.
- Bloesch M. 1984. Ablage und Entwicklung außergewöhnlich großer Gelege beim Weissstorch *Ciconia ciconia*. Orn. Beob. 81: 277-283.
- Boettcher-Streim W., Schüz E. 1989. Bericht über die IV. Internationale Bestandsaufnahme des Weißstorchs 1984 und Vergleich mit 1974 (6. Übersicht). W: Rheinwald G., J. Ogden & H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 195-219. Bonn.
- Bogucki Z. 1994. Wielkość lęgu bociana białego (*Ciconia ciconia*) w Wielkopolsce w latach 1971-1992 (Brood-size in the White Stork *Ciconia ciconia* in Wielkopolska in 1971-1992). W: Ptaszky J.(red.), Bocian biały (*Ciconia ciconia*) w Wielkopolsce. Prace Zakł. Biol. i Ekol. Ptaków UAM, 3: 165 -176.
- Bogucki Z., Ożgo M. 1999. A method to determine White Stork *Ciconia ciconia* egg volume. W: Schulz H.(red.) Weißstorch im Aufwind? -White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 – NABU: 451-457. Bonn.
- Böhning-Gaese K. 1992. Zur Nahrungsökologie des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in Oberschwaben: Beobachtungen an zwei Paaren. J. Ornithol. 133: 61-71.
- Brinkmann M. 1935. Der Bestand des Weissen Storchs (*Ciconia c. ciconia* L.) in Ober- u. Niederschlesien nach der Zählung von 1934. Ber. Ver. schles. Orn., Breslau, 20, 3-4: 33-58.
- Brinkmann M. 1941. Die Störche des Tarnowitzer Landes. Tarnowitzer Heimatkalender für den Landkreis Beuthen-Tarnowitz. Ss. 137-139
- Bozinovic F., Medel R. G. 1988. Body size, energetic and foraging mode of raptors in central Chile. Oecologia (Berlin), 75: 456-458.
- Brooke M. de L. 1979. Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). J. Anim. Ecol. 48: 21-32.
- Brylińska M. (red.) 2000. Ryby słodkowodne Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.
- Buczek T., Keller M. 1994. Breeding ecology of the Marsh Harrier *Circus aeruginosus* in eastern Poland. Part 1. Population numbers and ecology of the onset of laying. Acta Orn. 29, 2: 69-80.
- Budzyń B., Profus P. 2005. The structure and composition of the white and black storks' eggshells – preliminary papers. Pol. Tow. Mineral. Prace spec. 25: 39-42.
- Burnhauser A. (1983; msc). Zur ökologischen Situation des Weißstorches in Bayern: Brutbestand, Biotopansprüche, Schutz und Möglichkeiten der Bestandserhaltung und Bestandsverbesserung. Institut f. Vogelkunde. Garmisch-Partenkirchen.
- Candeias D., Araujo A. 1989. The White Stork in Portugal. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 19-27. Bonn.
- Carey C. 1996. Female Reproductive Energetics. W: Carey C. (red.), Avian energetics and nutritional ecology. Chapman & Hall. Ss. 324-374.
- Carrascal L.M., Bautista L.M., Lazaro E. 1993. Geographical variation in the density of the White Stork *Ciconia ciconia* in Spain – influence of habitat structure and climate. Biol. Conserv., 65: 83-87.
- Cavallin B. 1999. The historical status of the White Stork in Sweden - from extinction to reintroduction. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 - NABU: 133-135. Bonn.
- Cenian Z., Sikora A. 1995. Rozmieszczenie, liczebność i efektywność lęgów bociana białego *Ciconia ciconia* w północnych rejonach Warmii w 1994 r. (Distribution, numbers and breeding success of the White Stork *Ciconia ciconia* in the northern part of Warmia in 1994). Chrońmy Przyr. Ojcz. 51, 6: 39-56.
- Ceska V. 1980. Untersuchungen zu Nahrungsverbrauch, Nahrungsnutzung und Energie-haushalt bei Eulen. J. Ornithol. 121, 2: 186-199.
- Cherevichko V. I., Fedorov Y. V., Fetisov S. A., Iljinskiy I. V., Pchelintsev V. G., Sagitov R. A. 1999. The historical status, present-day distribution and numbers of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in Northwestern Russia. W: Schulz



- H. (red.), Weißstorch im Aufwind? -White Storks on the up? - Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 - NABU: 305-317. Bonn.
- Chernetsov N., Chromik W., Dolata P.T., Profus P., Tryjanowski P. 2006 (w druku) Sex-related natal dispersal of white storks (*Ciconia ciconia*) in Poland: how far and where to? Auk.
- Chozas P. 1983. Estudio general sobre la dinámica de la población de la Cigüeña (*Ciconia ciconia*) en España. Tesis Doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
- Chozas P. 1986. Fortpflanzungs-Parameter des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) verschiedenen Zonen Spaniens. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 221-234.
- Christians J. K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. Biol. Rev. 77: 1-26.
- Chrzanowski T., Pokorski N. 1994. Bocian biały *Ciconia ciconia* w otulinie Słowińskiego Parku Narodowego (White Stork *Ciconia ciconia* in the protective zone of the Słowiński National Park). Chrońmy Przyr. Ojcz. 50, 3: 34-44.
- Chylarecki P., Kuczyński L., Vogrin M., Tryjanowski P. 1997. Geographic variation in egg measurements of the Lapwing *Vanellus vanellus*. Acta Orn. 32, 2: 137-148.
- Cichocki W., Profus P. 2003. Orawskie bociany. Rocznik Orawski 4: 95-111.
- Clarke A.L., Sæther S.A., Roskaft E. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. Oikos 79: 429-438.
- Clobert J., Danchin E., Dhont A.A., Nichols J.D. 2001. Dispersal. Oxford University Press, New York.
- Creutz G. 1988. Der Weiss-Storch. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Ćwikowski C., Profus P. 2000. Populacja lęgowa bociana białego *Ciconia ciconia* w polskich Karpatach. I. Historia zasiedlenia oraz efekty lęgów w Bieszczadach i w Górach Sanocko-Turczańskich (The breeding population of White Stork *Ciconia ciconia* in Polish Carpathians. Part I. The history of colonization of the Bieszczady and Góry Sanocko-Turczańskie Mountains by white stork and its breeding success). Chrońmy Przyr. Ojcz. 56, 3: 7-41.
- Czudek A. 1935. Bocian biały (*Ciconia ciconia* cic.) w województwie śląskiem (Der Weissstorch in Schlesien). Wyd. Muz. Śląskiego, Katowice.
- Dallinga J. H., Schoenmakers S. 1984. Populatieveranderingen bij de Ooievar *Ciconia ciconia ciconia* in de periode 1850-1975. Ss. 1-224. Zeist. Nederlandse Vereniging tot Bescherming van Vogels.
- Dallinga J. H., Schoenmakers S. 1989. Population changes of the white stork (*Ciconia ciconia*) since the 1850s in relation to food resources. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 231-262. Bonn.
- Davis A. J., Jenikson L. S., Lawton J. H., Shorrocks B., Wood S. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. Nature 391: 783-786.
- Delibes M., Adrián M. I. 1987. Effects of crayfish introduction of otter *Lutra lutra* food in the Doñana National Park, SW Spain. Biol. Conserv., 42: 153-159.
- Denac D. 2001. Gnezditvena biologija, fenologija in razširjenost bele štoklje (Breeding biology, phenology and distribution of White Stork *Ciconia ciconia* in Slovenia). Acrocephalus 22 (106-107): 89-103.
- Dolnik V. R., Dolnik T. V., Postnikov S. N. 1982. Kalorijnost i usvojjemost objektov pitaniya ptic (Caloric densities and metabolic efficiency coefficients of objects eaten by birds) W: Dolnik V. R. (red.) Bjudzety vrcmjemi i energii u ptic v prirodje. AN SSSR, Trudy Zool. Inst. 113: 143-153. Leningrad.
- Drent R. H., Daan S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. Ardea 68: 225-252.
- Duquet M.. 1999: Der Weißstorch (*Ciconia ciconia*) in Frankreich 1995 - Ergebnisse des 5. Internationalen Weißstorchzensus. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? -White Storks on the up? - Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 - NABU: 97-102. Bonn.
- Eichelmann U. 1999. Bemerkungen zur Kolonie baumbrütender Weißstörche (*Ciconia ciconia*) bei Marchegg/Österreich. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? - Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996, - NABU: 375-378. Bonn.
- Enggist P. 1999. Die Situation des Weißstorchs in der Schweiz. . W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? - Proc. Int. Symp. White Stork, Hamburg 1996 - NABU: 157-160. Bonn.
- Fiedler G. 1999. Zur Gefährdung des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) durch Freileitungen in europäischen Staaten. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? - Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. - NABU: 505-511. Bonn.
- Fiedler G., Wissner A. 1980. Freileitungen als tödliche Gefahr für Störche *Ciconia ciconia*. Ökol. Vögel 2 (Sonderheft): 59-109.

- Fiedler W. 2001a. Large-scale ringing recovery analysis of European White Storks (*Ciconia ciconia*). Ring 23, 1: 73-79.
- Fiedler W. 2001b. Vorläufige Ergebnisse der gesamteuropäischen Ringfundanalyse zum Zugverhalten des Weißstorchs. W: Kaatz Ch., M. Kaatz (red.), 2. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag 1999/2000. Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt). Ss. 257-261.
- Forstmeier W. 2002. Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. J. Anim. Ecol. 71: 1-9.
- Fowler J., Cohen L., Jarvis P. 1998. Practical statistics for field biology. Wiley & Sons.
- Fulin M. 1999. The White Stork in Slovakia in 1994 and 1995. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? – Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996, - NABU: 199-202. Bonn.
- Fulin M. 2001a. Die Brutpopulation des Weißstorches in der Slowakei 1999. W: Kaatz Ch., M. Kaatz (red.), 2. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag 1999/2000. Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt). Ss. 50-51.
- Fulin M. 2001b. Výsledky hnízdenia bičiana bieleho (*Ciconia ciconia*) na Slovensku v roku 1999 (The results of breeding of the White Stork in Slovakia in the year 1999). Ciconia - Slovensko 2000: 9-22. Bojnice.
- Galcenkov Y. D. 2000. Belyj aist v Rossii: dalšie na vostok (White Stork in Russia: moving eastward). Centre „Cadastre“, Kaluga.
- Gauthreaux S. A. 1978. The ecological significance of behavioural dominance. In: Bateson P.P.G., P.H. Klopfer (red.), Perspectives in Ethology, 3: 17-54. Plenum Press, London.
- Gebauer A. 1988. Nachbarbege beim Weißstorch. Ciconia, Jahresbericht Tierpark Görlitz 1: 22-23.
- Geister I. 1995. Verbreitung und Bestand des Weißstorches in Slowenien. W: BirdLife Österreich. Neues vom Storch. Ergebnisse des 2. Österreichischen Storchentages in Güssing, 17-19 Juni 1994, ss. 22-24. BirdLife Österreich, Wien.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. 1980. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 9. Akademische Verlagsgesellschaft Wiesbaden.
- Gómez-Manzanque A. 1992. Situation actuelle de la population de la Cigogne Blanche en Espagne. W: Mériaux, J.-L., A. Schierer, Ch. Tombal, J.-L. Tombal (red.). Les Cigognes d'Europe. Actes de Colloque International: 183-188. Inst Européen d'Ecologie & A. M. B. E., Metz.
- Górecki A. 1967. Caloric values of the body in small rodents. W: Petruszewicz K. (red.), Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Ss. 315-321. Warszawa.
- Greenwood P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behaviour 28: 1140-1162.
- Griesohn-Pflieger T. 1997. Das Drama der Oststörche 1997. Falke 44, 5-6: 163.
- Grišanov V. 1990. Rasprostranenie i dinamika čislenosti belogo aista v Kaliningradskoj oblasti. W: Savickij B. P., Samusenko E. G. (red.), Aisty - rasprostranenie, ekologija, ochrana. Ss. 85-89. Minsk.
- Griščenko V. N. 2004. Dinamika čislenosti belogo aista v Ukrainie v 1994-2003 gg. (Number dynamics of the White Stork in Ukraine in 1994-2003). Berkut 13, 1: 38-61.
- Grishchenko V. 1999. Die Situation des Weißstorchs *Ciconia ciconia* in der Ukraine. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996, - NABU: 289-303. Bonn.
- Günther R. 1996. Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Ss. 825. Gustav Fischer, Jena.
- Guziak R., Jakubiec Z. 1999. Der Weißstorch *Ciconia ciconia* in Polen 1995 - Verbreitung, Bestand und Schutzstatus. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 - NABU: 171-187. Bonn.
- Haar H. 1992. Verbreitung und Bestand des Weißstorches in Österreich. W: Mériaux, J.-L., A. Schierer, Ch. Tombal, J.-L. Tombal (red.). Les cigognes d'Europe. Actes de Colloque International: 147-154. Inst. Européen d'Ecologie & A. M. B. E., Metz.
- Hancock J. A., Kushlan J. A., Kahl M. P. 1992. Storks, ibises and spoonbills of the World. Academic Press.
- Hanski I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski I., Gilpin M.E. 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press, London.
- Heckenroth H. 1986. Zur Situation des Weißstorchs (*Ciconia c. ciconia*) in der Bundesrepublik Deutschland, Stand 1984. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 111-120.

- Hernández J. M. 1995. ¿Han cambiado las Cigüeñas sus pautas migratorias? In: Biber O., Enggist P., Marti C., Salathe T. (red.): Proc.Int. Symp. on the White Stork (Western Population), Basel 1994. Ss. 175-179.
- Herrmann R. 2001. Brütende Weißstörche in Südafrika. W: Schulz H. (red.), Kaatz Ch., M. Kaatz (red.), 2. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag 1999/2000 Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt). Ss. 58-67.
- Hoffmüller U. 2001. Zur Brutbiologie des Weißstorchs – Ergebnisse einer Diplomarbeit. W: Kaatz Ch., M. Kaatz (red.), 2. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag 1999/2000. Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt). Ss. 284-289.
- Hölzinger J. 1991. Wetlands on the Greck island Limnos: a bird habitat of international significance. Kartierung mediterr. Brutvögel, 6: 19-25.
- Hölzinger J., Künkele S. 1986. Beiträge zur Verbreitung des des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in Nordgriechenland (Mazedonien, Thrakien). Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 173-179.
- Hordowski J. 1994. Bocian biały (*Ciconia ciconia*) w gminach Medyka, Orły, Stubno i Żurawica (woj. przemyskie). Badania nad ornitofauną Ziemi Przemyskiej 2: 111-121.
- Hornberger F. 1954. Reifealter und Ansiedlung beim Weißen Storch. Vogelwarte 17: 114-149.
- Hornberger F. 1967. Der Weiss-Storch. Neue Brehm-Bücherei 375. A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt..
- Hughes L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends Ecol. Evol. 15: 56-61.
- Indyk F., Indyk P., Pawłowska-Indyk A. 1979. Rozmieszczenie gniazd i efekty lęgowe bociana białego *Ciconia ciconia* (L.) w województwie nowosądeckim w roku 1975. /Distribution and breeding success of white stork, *Ciconia ciconia* (L.) in the Nowy Sącz voivodeship (South Poland), in 1975/. Acta Univ. Wratisl. 437, Prace zool. 9: 3-11. Wrocław.
- Jakab B. 1987. A fehér gólya állománya Magyarországon 1884-ben. MFMÉ 1987 – 1: 473-512. Szeged.
- Jakubiec Z. 1991. Causes of breeding losses and adult mortality in White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Studia Naturae ser. A, 37: 107-124.
- Jakubiec Z. 2004. *Ciconia ciconia* (L., 1758) – bocian biały. W: Gromadzki M. (red.) Ptaki (część I). Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Ministerstwo Środowiska, Warszawa, T. 7: 86-90.
- Jakubiec Z., Guziak R. 1998. Bocian biały *Ciconia ciconia* w Polsce w roku 1995 - rozmieszczenie, liczebność, problemy ochrony (White Stork *Ciconia ciconia* in Poland in 1995 – distribution, numbers, conservation problems). Not. Orn. 39, 4: 195-209.
- Jakubiec Z., Orłowska B., Witkowski J., Kokurewicz D. 1994. Wyniki inwentaryzacji bociana białego *Ciconia ciconia* w dawnym powiecie Milicz w latach 1984, 1988-1989 oraz 1991-1993 (Results of the White Stork *Ciconia ciconia* nest census in the former district of Milicz in 1984, 1988-1989 and 1991-1993). Ptaki Śląska 10: 99-105.
- Jakubiec Z., Profus P., Szczówka J. 1986. Zum Status des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in Polen. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 131-146.
- Janaus M., Stipnice A. 1989. 50 year (1934-1984) population trends of the White Stork in Latvia. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 145-152. Bonn.
- Janaus M., Stipnice A. 1999. The White Stork in Latvia: 1994-1995. W: Schulz H. (red.), White Stork on the up? – Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. – NABU: 253-264. Bonn.
- Janota E. 1876. Bocian. Opowiadania, spostrzeżenia i uwagi. Przewodnik Naukowy i Literacki. Lwów.
- Jež M. 1987. Bela storklja (*Ciconia ciconia* L.) v Sloveniji v letu 1979. Varstvo narave 13: 79-91.
- Johnson M.L., Gaines M.S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. Annual Rev. of Ecol. Syst., 21: 229-480.
- Jonkers D. A. 1989. White Stork in the Netherlands: a review. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 45-54. Bonn.
- Juszczyk W. 1987. Ptązy i gady krajowe, t.1-3. PWN. Warszawa.
- Kaatz M. 1999. Warum sich 1997 die Weißstorchheimkehr so verzögerte? Die Satelitten-Telemetrie gibt Auskunft. W: Kaatz Ch., M. Kaatz (red.) 6. und 7. Sachsen-Anhaltische Storchentag, Tagungsbandreihe des Storchhofes Loburg im Landesumweltamt. Land Sachsen-Anhalt. Ss. 27-31.
- Kaatz Ch., Kaatz M. (red.). 2001. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag

- 1999/2000 Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt).
- Kaatz M. 2004. Der Zug des Weißstorchs *Ciconia ciconia* auf der europäischen Ostroute über den Nahen Osten nach Afrika. W: Kaatz M (red.), Mit Prinzeßchen unterwegs. Loburg. Ss. 28-164.
- Kania W. 1985. Wyniki obrączkowania ptaków w Polsce. Wędrówki bocianów białych *Ciconia ciconia* (Results of bird ringing in Poland. Migrations of the white stork *Ciconia ciconia*). Acta Orn. 21: 1-41.
- Kanyambwa S., Bairlein F., Schierer A. 1993. Comparison of survival rates between populations of the White Stork *Ciconia ciconia* in Central Europe. Ornis scand. 24: 297-302.
- Kamer E., Ranner A. 1999. Ergebnisse des 5. Internationalen Weißstorchzensus In Österreich und Bestandsentwicklung seit 1984. W: Schulz H. (red.) Weißstorch im Aufwind? – White Storks on the up? – Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. – NABU: 161-169. Bonn.
- Kasperek M., Kilic A. 1989. Brutverbreitung und Bestandsentwicklung des Weißstorches (*Ciconia ciconia*) in der Türkei. W: Rheinwald, G., J. Ogden, H. Schulz (red.), Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 161-174. Bonn.
- Kasprzak K. 1986. Skąposzczęty glebowe, III. Rodzina: Dżdżownicy (*Lumbricidae*) Klucze do oznaczania bezkręgowców Polski. T. 6. PWN. Warszawa.
- Keller T., Visser H. 1999. Daily energy expenditure of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering at Lake Chiemsee, Southern Germany. Ardea, 87: 61-69.
- Kesteloot E. 1989. A review of the history and recent status of the White Stork in Belgium. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.), Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 43-44. Bonn.
- Klemm W. 1983. Zur Lage des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in der S. R. Rumänien. Ökol. Vögel, 5: 283-293.
- Klemm W. 1989. Status und Schutz des Weißstorchs in Rumänien. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 125-126. Bonn.
- Klenke R. 1992. Zur Sterblichkeit bei Vögeln, Möglichkeiten und Grenzen einer Auswertung von Ringwiederfinden am Beispiel von Weißstorch (*Ciconia ciconia* L., 1758) und Mäusebussard (*Buteo buteo* L., 1758). Maszynopis, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald. S. 119.
- Kokko H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds. J. Anim. Ecol. 68: 940-950.
- Konarzewski M. 1993. The evolution of clutch size and hatching asynchrony in altricial birds: the effect of environmental variability, egg failure and predation. Oikos 67: 97-106.
- Konvicka M., Maradova M., Benes J., Fric Z., Kepka P. 2004. Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. Global Ecology and Biogeography, 12: 403-410.
- Kopij G., Jeszka W., Jakubiec Z. 2001. Wyniki inwentaryzacji gniazd bociana białego *Ciconia ciconia* na Śląsku Opolskim w drugiej połowie XX wieku /Results of inventory investigation of White Stork *Ciconia ciconia* nests in Opole Silesia (SSW Poland) in the second half of the 20<sup>th</sup> century. Przyr. Śląska Opol. 7: 1-36.
- Kosicki J. Z. 2004 (msc.). Modelowanie dynamiki terminów przylotu i odlotu bociana białego *Ciconia ciconia* w Wielkopolsce. Praca magisterska wykonana na UAM w Poznaniu.
- Kosicki J., Sparks T.H., Tryjanowski P. 2004. Does arrival date influence autumn departure of the White Stork *Ciconia ciconia*. Ornis Fennica 81: 91-95.
- Krapivnyj A. P. 1957a. Charcavanne ptušanjat belaga busla ü Belavežskaj Pušcy. Vesci. Akad. Navuk BSSR, 1. Ser. Bijal. Nav.: 91-98.
- Krapivnyj A. P. 1957b. K ekologii černogo ajsta (*Ciconia nigra* L.) Bjull. Inst. Biol. 2: 242-249. Izdat. Akademii Nauk Belorusskoj SSR, Minsk.
- Krapivnyj A. P. 1958. Ekologia i hoziajstvennoie značenie evropejskogo bielogo ajsta, černogo ajsta i obyknovennoj seroj čapli v Belorussii. Avtoreferat. Akademiya Nauk BSSR. Ss. 1-20. Minsk.
- Krotoski T. 1997. Bocian biały *Ciconia ciconia* w Rybnickim Okręgu Węglowym w latach 1978-1992. Scripta Rudensia 7: 19-29.
- Krzyściak-Kosińska R. 2005. Density and biomass of anurans (*Anura*) in the main habitat types of the Nida River Valley. Nature Conservation 61 (4): 29-41.
- Kurzac T. 1992. Bocian biały (*Ciconia ciconia*) na terenie byłego powiatu wieluńskiego w latach 1974, 1983 i 1984 /White Stork (*Ciconia ciconia*) in the former district of Wieluń in 1974, 1983 and 1984/. Acta Univ. Lodz., Folia

- zool. 1: 83-95.
- Kushlan J. A. 1977. Growth energetics of the White Ibis. *Condor* 79: 31-36.
- Kuźniak S. 1992. Bocian biały (*Ciconia ciconia*) na Ziemi Kościańskiej. Pam. Tow. Miłośn. Ziemi Kościańskiej 1983-1985: 96-112.
- Kuźniak S. 1994. Bocian biały *Ciconia ciconia* w województwie leszczyńskim w latach 1974-1990 (The White Stork *Ciconia ciconia* in the Leszno Province in 1974-1990). *Prace Zakł. Biol. i Ekol. Ptaków UAM*, 3: 65-89.
- Kuźniak S. 1995. Liczebność, rozmieszczenie i efekty lęgów bociana białego *Ciconia ciconia* w województwie leszczyńskim (Numbers, distribution and breeding success of the White Stork *Ciconia ciconia* in the voivodeship of Leszno). *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 49, 3: 62-69.
- Lack D. 1964. The natural regulation of animal numbers. University Press, Oxford.
- Lack D. 1966. Population studies of birds. University Press, Oxford.
- Lakeberg H. 1995. Zur Nahrungsökologie des Weißstorchs *Ciconia ciconia* in Oberschwaben (S-Deutschland): Raum-Zeit-Nutzungsmuster, Nestlingsentwicklung und Territorialverhalten. *Ökol. Vögel*, Sonderheft: 1-85.
- Lebedeva M. I. 1960. O čislenosti belogo aista v SSSR. *Ornitologia* 3: 113-119.
- Liczner Y., Oppermann R., Borawski Z., Diggelen R. v., Hirler A., Topp W. 2002. Bestandsdichten von Amphibien auf Feuchtwiesen in der Narewniederung (Nordostpolen). *Zeitsch. f. Feldherpetologie* 9: 25-38.
- Lifson N., McClintock R. 1966. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. Theoretical Biology* 12: 46-74.
- Löhrl H. 1957. Populationsökologie beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). *Bonner Zool. Beitr.* 8: 130-177.
- Łomnicki A. 2003. Teoria metapopulacji i jej różnorodne konsekwencje dla biologii ewolucyjnej, ekologii i ochrony przyrody (Metapopulation theory and its diverse relations to the processes of evolution, ecology and nature conservation). *Wiad. Ekol.* 49: 3-26.
- Lovászi P. 1999. Conservational status of the White Stork in Hungary. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): *Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA* 10: 203-211.
- Magurran A. 1989. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Croom-Helm. London, Sydney.
- Malinauskas V., Dementavičius D. 1996. Baltųjų gandrų apskaitos 1994-1995 metais rezultatai (Final results of the White Stork census in 1994-1995). *Ciconia* 4: 1-9.
- Malinauskas V., Zurba M. 1999. White Stork – the national bird of Lithuania, results of the census 1994/1995. W: Schulz H. (red.), *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? – Proc. Int. Symp. On the White Stork, Hamburg 1996. – NABU*: 265-275 Bonn.
- Marchamalo de Blas J. 1995. La invernada de la Cigüeña Blanca en España. W: Biber O., Enggist P., Marti C., Salathe T. (red.): *Proc. Int. Symp. on the White Stork (Western Population), Basel 1994*: 77-78.
- Martu R. 1999. Results of the 5th International White Stork Census (1994) in Spain. W: Schulz H. (red.), *Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? – Proc. Int. Symp. White Stork Hamburg 1996. - NABU*: 61-68.
- Massias A., Becker P. 1990. Nutritive value of food and growth in common tern *Sterna hirundo* chicks. *Ornis Scandinavica* 21: 187-194.
- Mata A. J., Calom M., Michard-Picamelot D., Ancel A., Le Maho Y. 2001. Are non-migrant white storks (*Ciconia ciconia*) able to survive a cold-induced fast? *Comp. Biochem. Physiol.* 130A: 93-104.
- Mazaraki M. 1979. Bocian biały (*Ciconia ciconia* L.) w Ziemi Chrzanowskiej w latach 1967-1976 /The White Stork (*Ciconia ciconia* L.) in the District of Chrzanów over 1967-1976/. *Studia Ośr. Dokument. Fizjogr. PAN* 7: 225-242.
- Mériaux J.-L., Schierer A., Tombal Ch., Tombal J.-L. (red.). 1992. Les Cigognes d'Europe. *Actes de Colloque International*: 155-166. *Inst. Européen d'Ecologie & A. M. B. E., Metz*.
- Meybohm E. 1996. Über den Zusammenhang von Ankunft, Wetter und Bruterfolg beim Weißstorch (*C. ciconia*). W: Kaatz Ch., M. Kaatz (red.), *Jubiläumsband Weißstorch – Jubilee Edition White Stork, Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg im MRLU-SA, 3 Tagungsband*: 77-80.
- Meybohm E., Dahms G. 1975. Über Altersaufbau, Reifealter und Ansiedlung beim Weißstorch (*C. ciconia*) im Nordsee-Küstenbereich. *Vogelwarte* 28: 44-61.
- Meybohm E., Fiedler G. 1983. Neue Fälle von hohem Alter, Ortstreue, Um- und Fernsiedlung und anderen bruthiologischen Befunden beim Weißstorch (*C. ciconia*). *Vogelwarte* 32: 14-22.
- Michev T., Petrov T., Profirov L. 1989. Status, breeding distribution, numbers and conservation of the White Stork in Bulgaria. W: Rheinwald, G., J. Ogden, H. Schulz (red.): *Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp.*

Schriftenreihe des DDA 10: 137-143.

- Mielczarek P. 2006 (w druku). Bocian biały w województwie małopolskim w roku 2004. W: Guziak R., Z. Jakubiec (red.) Bocian biały *Ciconia ciconia* w Polsce. Wyniki VI Międzynarodowego Spisu Bociana Białego. Wyd. PTPP „proNatura”. Wrocław
- Mizera T. 1999. Bielik. Monografia Przyrodnicza. Wydawnictwo Lubuskiego Klubu Przyrodników. Świebodzin.
- Mock D.W., Forbes L.S. 1995. The evolution of parental optimism. *Trends Ecol. Evol.* 10: 130-134.
- Mock D.W., Parker G.A. 1997. The evolution of sibling rivalry. Oxford Univ Press, Oxford.
- Moritz M., Maumary L., Schmid D., Steiner I., Vallotton L., Spaar R., Biber O., 2001. Time budget, habitat use and breeding success of White Storks *Ciconia ciconia* with variable foraging conditions during the breeding season in Switzerland. *Ardea*, 89: 31-44
- Mrugasiewicz A. 1971. O potrzebie ujednoczonych badań nad bocianem białym (*Ciconia ciconia*) w Polsce (On the necessity of standardized quantitative studies on White Stork in Poland). *Not. Orn.* 12, 1-2: 18-27.
- Mrugasiewicz A. 1972. Bocian biały, *Ciconia ciconia* (L) w powiecie milickim w latach 1959-1968. /White Stork, *Ciconia ciconia* (L.) over the district of Milicz in the years 1959-1968/. *Acta Orn.* 13, 7: 243-278.
- Mühlenberg M. 1989. Freilandökologie. Quelle-Meyer. Heidelberg-Wiesbaden.
- Mužinić J. 1999. The population of the White Stork, *Ciconia ciconia*, in Croatia. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 – NABU: 213-217 Bonn.
- Nagy K.A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57, 2: 111-128.
- Nagy K.A., Obst B.S. 1991. Body size effects on field energy requirements of birds: what determines their field metabolic rates? *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*. Wellington. Ss. 793-799.
- Nagy K.A., Girard I.A., Brown T.K. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annu. Rev. Nutr.* 19: 247-277.
- Nankin D N. 1994. Wintering of the White Storks (*Ciconia ciconia*) in Bulgaria. *Ring* 16: 159-168.
- Newton I. 1998. Population Limitation in Birds. Academic Press. San Diego, London.
- Ograbek Z. 1997. Wyniki inwentaryzacji gniazd bociana białego (*Ciconia ciconia* L.) w gminach północno-wschodniej części województwa katowickiego w roku 1997 /The results of the White Stork (*Ciconia ciconia* L.) nests inventory in the communes of the north-east part of Katowice province in 1997/. *Natura Silesiae Superioris*, Katowice, 1: 57-69.
- Ots M. 1999. The White Stork (*Ciconia ciconia*) in Estonia. W: Schulz H. (red.) Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 – NABU: 249-251. Bonn.
- Paltanavičius S., Kazlauskas A. 1986. Učjet belych aistov v Litvie. *Ekologia ptic Litovskoj SSR*. Vilnius.
- Peja N., Bego F. 1999. On the situation of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in Albania 1995. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? -White Storks on the up? - Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 - NABU: 223-227. Bonn.
- Pelle I. 1989. Status und Verbreitung des Weißstorchs in Jugoslawien 1984. In: Rheinwald, G., J. Ogden, H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 115-120.
- Pelle Z. 1999. Status and biology of the White Stork in Yugoslavia. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? -White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 - NABU: 219-221. Bonn.
- Peterson U., Jakubiec Z., Okulewicz J., Profus P., Haecks J. 1999. Der Weißstorchbestand im Kreis Ketrzyn (Rastenburg), Masuren/ Polen. W: Schulz H. (red.) Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996 – NABU: 395-412. Bonn.
- Petrov T. (ed.) 1997. Belijat ščerkel (*Ciconia ciconia*) v Blgarija. /White Stork (*Ciconia ciconia*) in Bulgaria/. Conservation Series 2, BSPB: 1-160. Plovdiv.
- Petrov T., Iankov P., Georgiev D. 1999. Population status of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in Bulgaria in the years 1994/1994. W: Schulz H. (red.) Weißstorch im Aufwind? -White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. – NABU: 241-247. Bonn.
- Pinowska B., Pinowski J. 1989. Feeding ecology and diet of the White stork *Ciconia ciconia* in Poland. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.) Weißstorchs -White Stork. Proc. I. Int. Stork Conserv. Symp., Walsrode. Schriftenreihe des DDA 10: 381-396
- Pinowski J., Pinowska B., Graaf R., Visser J., Dziurdzik B. 1991. Influence of feeding habitat on prey capture rate and

- diet composition of White Stork *Ciconia ciconia* (L.). *Studia Naturae Ser. A*, 37: 59-85.
- Piotrowska M. 1997. Wyniki inwentaryzacji gniazd bociana białego *Ciconia ciconia* w województwie chełmskim w latach 1994-1995 (Results of the census of White Stork *Ciconia ciconia* nests in the Chełm province in 1994-1995). *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 53, 2: 47-61.
- Pölkling F., Walz U. 1996. Störche. Leben auf der Katedrale. Tecklenborg Verlag, Steinfurt.
- Postma E., van Noordwijk A.J. 2005. Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature* 433: 65-68.
- Potti J. 1998. Arrival time from spring migration in male pied flycatchers: individual consistency and familial resemblance. *Condor* 100: 702-708.
- Profus P. 1986. Zur Brutbiologie und Bioenergetik des Weißstorchs in Polen. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 43: 205-220.
- Profus P. 1991. The breeding biology of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in the selected area of Southern Poland. *Studia Naturae Ser. A*, 37: 11-57.
- Profus P. 1992. Die Weißstorch-Brutbestandsentwicklung in Polen und in der früheren UdSSR. W: Mériaux J.-L., Schierer A., Tombal Ch., Tombal J.-L. (reds.). *Les Cigognes d'Europe. Actes de Colloque International*: 155-166. *Inst. Européen d'Ecologie & A. M. B. E., Metz.*
- Profus P. 1993a. Zur Bestandssituation des Weißstorchs im östlichen Mitteleuropa-Osteuropa. *Schriftenr. Umwelt Naturschutz im Kreis Minden-Lübecke* 2: 1-6. *Internationale Weißstorch- und Schwarzstorch-Tagung.*
- Profus P. 1993b. Zmiany liczebne i zagrożenia lęgowej populacji bociana białego *Ciconia ciconia* w Europie. I. Status populacji lęgowej bociana białego w Polsce (Changes in the breeding population of the White Stork in Europe and its endangerment. I. Status of the Polish population). *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 49, 3: 51-66.
- Profus P. 1994a. Zmiany liczebne i zagrożenia lęgowej populacji bociana białego *Ciconia ciconia* w Europie. II. Status populacji lęgowej bociana białego w Polsce (cd.) i w krajach sąsiednich /Changes in the breeding population of the White Stork in Europe and its endangerment. II. Status of the stork population in Poland (cont.) and in the neighbouring countries/. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 50, 1: 5-16.
- Profus P. 1994b. Uwagi metodyczne o badaniach ilościowych bociana białego (Quantitative studies on White Stork *Ciconia ciconia* – methodological remarks). *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 50, 3: 15-33.
- Profus P. 2006a (w druku). Bestandsveränderungen des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in Polen. *Charadrius*, 1-2: 12-20.
- Profus P. 2006b (w druku). Bocian biały w województwie opolskim w roku 2004. W: Guziak R., Z. Jakubiec (red.) *Bocian biały *Ciconia ciconia* w Polsce. Wyniki VI Międzynarodowego Spisu Bociana Białego*. Wyd. PTPP „proNatura”. Wrocław.
- Profus P. 2006c (w druku). Bocian biały w województwie śląskim w roku 2004. W: Guziak R., Z. Jakubiec (red.) *Bocian biały *Ciconia ciconia* w Polsce. Wyniki VI Międzynarodowego Spisu Bociana Białego*. Wyd. PTPP „proNatura”. Wrocław.
- Profus P., Chromik W. 2001. Populacja lęgowa bociana białego *Ciconia ciconia* (L.) na Górnym Śląsku i terenach z nim sąsiadujących. I. Stan aktualny, zmiany liczebne i efekty lęgów na ziemi pszczyńskiej /The breeding population of the White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Upper Sillesia and surrounding areas. Part 1. Present state, numerical changes and breeding effects in the former districts of Pszczyzna and Tychy/. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 57, 6: 28-57.
- Profus P., Cichoński W. 2002. Oddziaływanie opadów i powodzi na reprodukcję i stan liczebny populacji bociana białego *Ciconia ciconia* na Podhalu i w Górcach w latach 1997-2002 (Effect of the rainfall and floods on the reproduction and numbers of white stork *Ciconia ciconia* in the Podhale and in the Gorce Mountains in the years 1997-2002). W: Denisiuk Z. (red.) *Strategia zachowania różnorodności biologicznej i krajobrazowej obszarów przyrodniczo cennych dotkniętych klęską powodzi*. Ss. 115-127. Wyd. Inst. Ochrony Przyrody PAN, Kraków.
- Profus P., Jakubiec Z. 1980. Wo Störche noch Alltag sind: Polen. *Wir und die Vögel*, 12, 4: 26-27. Kornwestheim.
- Profus P., Jakubiec Z., Mielczarek P. 1989. Zur Situation des Weißstorchs, *Ciconia ciconia* L. in Polen, Stand 1984. W: Rheinwald G., J. Ogen, H. Schulz H. (red.). *Weißstorchs -White Stork. Proc. I. Int. Stork Conserv. Symp., Walsrode*. *Schriftenreihe des DDA* 10: 81-97.
- Profus P., Mielczarek P. 1981. Zmiany liczebności bociana białego *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758) w południowej Polsce /Changes in the numbers of the White Stork *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758) in southern Poland/. *Acta Zool. Cracov.* 25, 6: 139-218.

- Profus P., Tryjanowski P., Tworek S., Zduniak P. 2004 Egg size variation in the White Stork. *Pol J Ecol.* 52, 1: 75-78.
- Ptaszyk J. 1994a Populacja bociana białego (*Ciconia ciconia*) w dawnym powiecie poznańskim w latach 1983-1992. W: Ptaszyk J. (red.), Bocian biały (*Ciconia ciconia*) w Wielkopolsce. Prace Zakł. Biol. i Ekol. Ptaków UAM 3: 91-118.
- Ptaszyk J. 1994b Bindfäden aus Polypropylen als Ursache des Todes junger Weißstörche (*Ciconia ciconia*) und anderer Tiere. W: Ptaszyk J. (red.) Bocian biały (*Ciconia ciconia*) w Wielkopolsce. Prace Zakł. Biol. i Ekol. Ptaków UAM 3: 177-181.
- Ptaszyk J. 2006 (w druku). Bocian biały w województwie wielkopolskim w roku 2004. W: Guziak R., Z Jakubiec (red.) Bocian biały *Ciconia ciconia* w Polsce. Wniki VI Międzynarodowego Spisu Bociana Białego. Wyd. PTPP "proNatura". Wrocław.
- Ptaszyk J., Kosicki J., Sparks T.H., Tryjanowski P. 2003. Changes in the timing and pattern of arrival of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in western Poland. *J. Ornithol.* 144: 323-329.
- Pugawecz E. 2000 Rozmieszczenie, liczebność i rozród bociana białego *Ciconia ciconia* na Nizinie Północnopodlaskiej w 1995 r. /The White Stork population in Nizina Północnopodlaska (Northern Podlasie Lowland) in 1995/ *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 56, 6: 37-70.
- Rahn H., Paganelli Ch. V. 1989 Shell mass, thickness and density of avian eggs derived from the tables of Schönwetter. *J. Ornithol.* 130: 59-68.
- Rahn H., Paganelli C.V., Ar A. 1975 Relation of avian egg weight to body weight. *Auk*, 92: 750-765.
- Rahn H., Paganelli Ch.V., Sotherland P.R. 1985 Initial mass of avian eggs: comparison between measured and calculated values. *J. Ornithol.* 126: 210-212.
- Ranner A. 1995. Das Raum-Zeit-System der Weissstörche (*Ciconia ciconia* L.) in Rust (Burgenland, Österreich): der Einfluss des Nahrungsangebotes auf die Verteilung und die Bestandsentwicklung der Störche. Dissertation. Ss. 104. Wien.
- Rejman B. 1989-2005 *Ciconia ciconia* 1989-2004 Výsledky celostátníh scítání hnízdicíh páru čápa bílého v České republice v r. 1989-2004 (Bericht über die Weissstorchbestandserfassung in der Tschechischen Republik 1989-2004; Vervielfältigt). Prosinec.
- Rejman B. 1986. Über die Internationalen Bestandsaufnahmen des des Weißstorchs in der Tschechoslowakei, besonders den vierten Zensus 1984. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad -Württ.* 43: 153-165.
- Rejman B. 2001. Bericht über die Weißstorchbestandserfassung in der Tschechischen Republik in den Jahren 1995 bis 1998. W: Ch. Kaatz, M. Kaatz (red.), 2. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag 1999/2000. Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt). Ss. 48-49.
- Rosa G., Araújo A., Martins J. P. 1999 The present situation of the White Stork *Ciconia ciconia* in Portugal. W: Schulz H. (red.) Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? *Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996*. – NABU: 49-59. Bonn.
- Rubio Garcia J-C., Rodríguez de los Santos M., Santa Rosa R. 1983. Réproduction de la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) dans le Marismas du Guadalquivir (Espagne). *Alauda* 51, 4: 251-258.
- Rybacki M. 1998. Stan fauny płazów i gadów Pienińskiego Parku Narodowego oraz terenu Zbiorników Wodnych Czorsztyn-Niedzica i Sromowce Wyżne przed ich napełnieniem (The situation of amphibians and reptiles inhabiting the Pieniny National Park and the Czorsztyn-Sromowce Wyżne water reservoirs before the flooding). *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 6: 47-70.
- Sæther B.-E., Grøtan V., Tryjanowski P., Barbraud C., Engen S., Fulin M. 2006. Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *J. Anim. Ecol.* 75: 80-90.
- Samusenko I. E. 1999. Population development, current population status and biology of the White Stork in Belarus. W: Schulz H. (red.) Weißstorch im Aufwind? – White Storks on the up? *Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996*. – NABU: 277-288. Bonn.
- Samusenko I. E., Levanovic A. M. 1990. Nekotoryje aspekty rasprostranienja i dynamiki čislenosti belogo aista v Belorussii. W: Savickij B. P., E.G. Samusenko (red.), Aisty - rasprostranienie, ekologija, ochrana. Ss. 129-140. Navuka i Technika. Minsk.
- Santos Júnior J. R. dos. 1961. Demografia da Cegonha-branca em Portugal. *Anais da Faculdade de Ciências do Porto* 44: 29-79.
- Sasvári L., Hegyi Z., Hahn I. 1999a Reproductive performance of white storks *Ciconia ciconia* breeding at low and high



- densities. *Folia Zool.* 48: 113-121.
- Sasvári L., Hegyi Z., Péczely P. 1999b. Brood reduction in White Storks mediated through asymmetries in plasma testosterone concentrations in chicks. *Ethology*, 105: 569-582.
- Sasvári L., Hegyi Z. 2001. Condition-dependent parental effort and reproductive performance in the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ardea* 89, 2: 281-291.
- Satchel J. E. 1970. Measuring population and energy flow in earth-worms. W: J. Phillipson (ed.). *Methods of study in soil ecology*: 261-267. Unesco. Paris.
- Sauter U., Schüz E. 1954. Bestandsveränderungen beim Weißstorch: Dritte Übersicht, 1939-1953. *Vogelwarte* 17, 2: 81-100.
- Savickij B. P., Samusenko E. G. (red.). 1990. Aisty - rasprostranienie, ekologija, ochrana. Ss. 240. Navuka i Technika. Minsk.
- Schaub M., Kania W., Koppen U. 2005. Variation of primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *J. Anim. Ecol.* 74: 656-666.
- Schierer A. 1992. Population de la cigogne blanche en Alsace. W: Mériaux J.-L., A. Schierer, Ch. Tombal, J.-L. Tombal (red.). *Les cigognes d'Europe*. Ss. 53-58. Inst. Européen d'Ecologie & A. M. B. E., Metz.
- Schimkat J. 2004. Sind die Bestände der ostziehenden Weißstörche *Ciconia ciconia* stabil? *Actitis* 39: 73-107.
- Schneider M. 1988. Periodisch überschwemmtes Dauergrünland ermöglicht optimalen Bruterfolg des Weißstörches (*Ciconia ciconia*) in der Save-Stromaue (Kroatien/Jugoslawien). *Vogelwarte* 34, 3: 164-173.
- Schulz H. 1994. Zur Bestandssituation des Weißstorchs – Neue Perspektiven für den „Vogel des Jahres 1994“? *Berichte zum Vogelschutz* 32: 7-18.
- Schulz H. 1998. *Ciconia ciconia* White Stork. *Birds of the Western Palearctic Update*, 2, 69-105. Oxford University Press.
- Schulz H. 1999. The world population of the White Stork (*Ciconia ciconia*) - Results of the 5th International White Stork Census 1994/95. W: H. Schulz (red.), *Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up?* Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. – NABU: 351-365. Bonn.
- Schulz H. 2001. Das Projekt „SOS Storch“ - Phase I (Jahr 2000). Vorläufige Ergebnisse und Erkenntnisse. (Stand: 16.10. 2000). W: Kaatz Ch., M. Kaatz (red.), 2. Jubiläumsband Weißstorch – 2. Jubilee Edition White Stork, 8. und 9. Storchentag 1999/2000: 269-280. Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg (Staatliche Vogelschutzwarte im Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt).
- Schüz E. 1952. Zur Methode der Storchforschung. *Beitr. Vogelk.* 2: 287-298.
- Schüz E. 1984. Über Syngenophagie, besonders Kronismus. Ein Beitrag zur Ethologie speziell des Weißstorchs. *Ökol. Vögel* 6: 141-158.
- Schüz E., Profus P. 1983. Der Weißstorch in Polen. *Vogelwarte* 33, 1: 84-85.
- Schüz E., Szijj J. 1960. Bestandsveränderungen beim Weißstorch, vierte Übersicht. *Vogelwarte* 20, 4: 258-273.
- Schüz E., Szijj J. 1975. Bestandsveränderungen beim Weißstorch, fünfte Übersicht. *Vogelwarte* 28, 1: 61-93.
- Serebriakov V.V., Griščenko V.N., Griščenko I.A. 1990. Dinamika čislennosti belogo aista na Ukrainie s 1931 po 1987 god. W: Savickij B. P., E. G. Samusenko (red.), *Aisty – rasprostranienie, ekologija, ochrana*. Ss. 147-151. Minsk.
- Serebryakov V.V., Grishchenko I.A., Grishchenko V.N. 1992. Number and distribution of white stork *Ciconia ciconia* in the Ukraine in 1987-1988. *Bird Census News*. 5, 1: 35-39.
- Sergio F., Newton I. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *J. Anim. Ecol.* 72: 857-865.
- Shernazarov E. 1999. Distribution and numbers of *Ciconia c. asiatica* in central Asia. W: Schulz H. (ed.), *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. - NABU: 331-334. Bonn.
- Siefke A. 1981. Dismigration und Ortstreue beim Weißstorch (*Ciconia ciconia*) nach Beringungsergebnissen aus der DDR. *Zool. Jb. Syst.* 108: 15-35.
- Skov H. 1989. Der Status des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in Dänemark. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): *Weißstorch - White Stork*. Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 55-60.
- Skov H. 1992. Population studies of the White Stork *Ciconia ciconia* in Denmark. W: Mériaux J.-L., A. Schierer, Ch. Tombal, J.-L. Tombal (red.). *Les cigognes d'Europe*. Ss. 119-124. Inst. Européen d'Ecologie & A. M. B. E. Metz.
- Skov H. 1999. The White Stork (*Ciconia ciconia*) in Denmark. W: Schulz H. (red.) *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. - NABU: 111-131. Bonn.
- Skov H. 2003. Storken. En kultur- og naturhistorie. Gads Forlag. København. Ss. 1-287.

- Solarz W. 2002. O źródłach i ujściach: co nowego w ekologii populacji (On sources and sinks: what is new in population ecology). *Wiad. Ekol.* 44, 3: 181-194.
- Sparks T. H., Tryjanowski P. 2005. The detection of climate impacts: some methodological considerations. *Int. J. Climatol.* 25: 271-277.
- Steinbacher J. 1936. Untersuchungen über die Nahrungsbiologie des Weißen Storchs (*Ciconia ciconia*) in Ostpreußen 1933 und 1934. *Schrift. physikal.-ökonom. Ges., Königsberg* 69: 23-36.
- Stephens D.W., Krebs J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Stollmann A. 1987. Chorológia bociana bieleho (*Ciconia ciconia* L.) na Slovensku. *Ochrana Prírody* 8: 9-42.
- Stollmann A. 1988. Populačná dynamika bociana bieleho (*Ciconia ciconia* L.) v Podtatranskej oblasti za ostatných päťdesiat rokov. *Zbomik Prác o Tatranskom Národ. Parku*, 28: 127-148.
- Stollmann A. 1989. Der Weißstorch (*Ciconia ciconia*) in der slowakischen sozialistischen Republik (SSR). W: Rheinwald G., J.Ogden, H. Schulz (red.). *Weißstorchs -White Stork. Proc. I. Int. Stork Conserv. Symp., Walsrode. Schriftenreihe des DDA* 10: 73-76.
- Suchánek O. 1972. Rozšírenie bociana bieleho (*Ciconia ciconia*) okolo Oravskej priehrady v rokoch 1965-1966 / Distribution of the White Stork (*Ciconia ciconia*) around the Orava Dam in the years 1965-1966/. *Ochrana Fauny* 6, 3: 105-115.
- Swingland I. R. 1983. Intraspecific differences in movement. W: Swingland I. R., P.J. Greenwood (red.), *The ecology of animal movement*. Ss. 102-115. Clarendon Press, Oxford.
- Tantzen R. 1962. Der Weiße Storch *Ciconia ciconia* (L.) im Lande Oldenburg. *Oldenburg. Jb.* 61: 105-213.
- Taylor R. L., Woiwod I.P., Perry J. N. 1978. The density dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.* 47: 383-406.
- Thomsen K.-H., Dziewiaty K., Schulz H. 2001. *Zukunftprogramm Weißstorch - Aktionplan zum Schutze des Weißstorchs in Deutschland*. NABU. Ss. 1-319. Bonn.
- Tischler F. 1941. *Die Vögel Ostpreußens und seiner Nachbargebiete*. Königsberg - Berlin.
- Tomiałojć L., Stawarczyk T. 2003. *Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność i zmiany*. PTPP „pro Natura”. Wrocław.
- Tortosa F. S., Máñez M., Barcell M. 1995a. Wintering White Storks (*Ciconia ciconia*) in South West Spain in the years 1991 and 1992. *Vogelwarte* 38: 41-45.
- Tortosa F. S., Pérez L., Hillström L. 2003. Effect of food abundance on laying date and clutch size in the White Stork *Ciconia ciconia*. *Bird Study* 50: 112-115.
- Tortosa F. S., Pulido R., Arias de Reyna L. 1995b. Dispersión de juveniles de Cigüenia Blanca *Ciconia ciconia* en Córdoba (S de España). *Bull. GCA* 12: 1-3.
- Tortosa F. S., Redondo T. 1992. Motives for parental infanticide in White Storks *Ciconia ciconia*. *Ornis Scand.* 23, 2: 185-189.
- Tryjanowski P., Sparks T. 2001. Is the detection of the first arrival date of migrating birds influenced by population size? A case study of the red-backed shrike *Lanius collurio*. *Int. J. Biometeorol.* 45: 217-219.
- Tryjanowski P., Kuźniak S. 2002. Population size and productivity of the white stork *Ciconia ciconia* in relation to common vole *Microtus arvalis* density. *Ardea* 90, 2: 213-217.
- Tryjanowski P., Kuźniak S., Sparks T. 2002. Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland. *Ibis* 144: 62-68.
- Tryjanowski P., Sparks T. H., Ptaszyk J., Kosicki J. 2004. Do White Storks *Ciconia ciconia* always profit from an early return to their breeding grounds? *Bird Study*, 51: 222-227.
- Tryjanowski P., Jerzak L., Radkiewicz J. 2005a. Effect of water level and livestock on the productivity and numbers of breeding White Storks. *Waterbirds* 28, 3: 378-382.
- Tryjanowski P., Kuźniak S., Sparks T. 2005b. What affects the magnitude of change in first arrival dates of migrant birds? *J. Ornithol.* 146: 200-205.
- Tryjanowski P., Sparks T.H., Jakubiec Z., Jerzak L., Kosicki J.Z., Kuźniak S., Profus P., Ptaszyk J., Wuczyński A. 2005c. The relationship between population means and variances of reproductive success differs between local populations of white stork (*Ciconia ciconia*). *Popul. Ecol.* 47: 119-125.
- Tryjanowski P., Sparks T.H., Profus P. 2005d. Uphill shifts in the distribution of the white stork *Ciconia ciconia* in southern Poland: the importance of nest quality. *Diversity and Distributions* 11: 219-223.

- Tsachalidis E., Papageorgiou N. 1996. Distribution status and breeding of the White Stork *Ciconia ciconia* in Greece. *Avocetta* 20, 101-106.
- Van den Bossche W., Berthold P., Kaatz M., Nowak E., Querner U. 2002. Eastern European White Stork populations: migration studies and elaboration of conservation measures. BfN – Skripten 66. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Veromann H. 1989. Thirty-two year population trends of the White Stork in the Estonian S.S.R. W: Rheinwald G., J. Ogden, H. Schulz (red.): Weißstorch - White Stork. - Proc. I Int. Stork Conserv. Symp. Schriftenreihe des DDA 10: 153-158.
- Vleck C. M., Vleck D. 1996. Embryonic energetics. W: Carey C. (red.), Avian energetics and nutritional ecology. Chapman & Hall. Ss. 417-460.
- Weathers W.W. 1996. Energetics of postnatal growth. W: Carey C. (red.) Avian energetics and nutritional ecology. Chapman & Hall. Ss. 461-496.
- Weber P. 1999. *Ciconia ciconia*: Bestandserfassungen, Bestand und Brutergebnisse des Weißstorchs in Rumänien in den Jahren 1994 und 1995. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? Proc. Int. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. – NABU: 231-235. Bonn.
- Whitlock M.C. 2001. Dispersal and the genetic properties of metapopulations. W: Clobert J., E. Danchin, A.A. Dhont, J.D. Nichols (red.), Dispersal. Ss. 273-298. Oxford Univ. Press, New York.
- Whitmore R.C., Motier J.A., Frost H.H. 1977. Spring migrant mortality during unseasonable weather. *Auk* 94: 778-781.
- Williams T. D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effect on offspring fitness. *Biol. Rev.* 68: 35-59.
- Witkowski J., Orlowska B. 2002. Sukces lęgowy bociana białego *Ciconia ciconia* w Dolinie Baryczy w latach 1994-2002 (Breeding success of the White Stork *Ciconia ciconia* in the Barycz Valley in 1994-2002). *Ptaki Śląska* 14: 113-120.
- Wodzicki K. 1933. Rozmieszczenie i ochrona bociana białego (*Ciconia ciconia* L.) w województwie krakowskim. *Ochr. Przyr.* 13: 88-102.
- Wodzicki K. 1935. Studia nad bocianem białym w Polsce. III. Bocian w województwie lwowskim. *Ochr. Przyr.* 15: 156-195.
- Wojciechowski Z. 1992. Bocian biały (*Ciconia ciconia*) na Ziemi Łowickiej /White Stork (*Ciconia ciconia*) in the Łowicz District/. *Acta Univ. Lodz., Folia zool.* 1: 5-28.
- Wojciechowski Z., Markowski J. 1992. Charakterystyka wybranych parametrów populacyjnych bociana białego (*Ciconia ciconia*) w środkowej Polsce /Characterization of the selected population parameters of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in central Poland/. *Acta Univ. Lodz., Folia zool.* 1: 97-108.
- Wuczyński A. 1997. O historii zasiedlenia i lęgach bociana białego *Ciconia ciconia* na Przedgórzu Sudeckim (The history and breeding of the White Stork population in the Sudetic Foreland). *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 53, 6: 28-44.
- Wuczyński A. 2005. The turnover White Storks *Ciconia ciconia* on nests during spring migration. *Acta Orn.* 40: 83-85.
- Wuczyński A. 2006 (w druku). Bocian biały w województwie dolnośląskim w roku 2004. W: Guziak R., Z. Jakubiec (red.), Bocian biały *Ciconia ciconia* w Polsce. Wyniki VI Międzynarodowego Spisu Bociana Białego. Wyd. PTPP „proNatura”. Wrocław.
- Zar J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey.
- Zieliński P. 2002. Brood reduction and parental infanticide – are the White Stork *Ciconia ciconia* and Black Stork *C. nigra* exceptional? *Acta Orn.* 37, 2: 113-119.
- Zink G. 1967. Populationsdynamik des Weissen Storchs, *Ciconia ciconia*, in Mitteleuropa. Proc. XIV Int. Ornithol. Congress: 191-215. Blackwell Sci. Publ., Oxford, Edinburgh.
- Zubcov N., Buciuceanu L., Ştirbu V., Jurminschi S., Glavan T. 1999. On the status of the White Stork (*Ciconia ciconia*) population in Moldova. W: Schulz H. (red.), Weißstorch im Aufwind? - White Storks on the up? Proc. Int. Symp. White Stork 1996. NABU: 237-239. Bonn.
- Żyromska-Rudzka H. 1981. Metody pomiaru biomasy fauny glebowej. W: Górny M, L. Grün (red.), Metody stosowane w biologii gleby. Ss. 365-396. PWN, Warszawa.



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

- Program rezerwatowej ochrony przyrody i krajobrazu polskich Karpat na tle aktualnej sieci obszarów chronionych (Programme of reserve protection of nature and landscape in the Polish Carpathians against a background of the actual net of protected areas). 1993. Opr. zbiorowe pod red. Z. Denisuka. *Studia Naturae* 39.
- Kotańska M. 1993. Response of wet meadows of the *Calthion* alliance to variations of weather and management practices – a thirteen-year study of permanent plots (Reakcja wilgotnych łąk ze związku *Calthion* na zmienność pogody i sposób użytkowania – 13 lat badań na stałych poletkach). *Studia Naturae* 40.
- Wpływ narciarstwa i turystyki pieszej na przyrodę masywu Piłska (The impact of skiing and hiking on the nature of the Piłsko Massif). 1996. Opr. zbiorowe pod red. A. Łajczaka, S. Michałika i Z. Witkowskiego. *Studia Naturae* 41.
- Geochrona Beskidu Sądeckiego i Kotliny Sądeckiej (Geoconservation of the Beskid Sądecki Mountains and the Sącz Basin, Polish Carpathians). 1996. Opr. zbiorowe pod red. Z. Alexandrowicz. *Studia Naturae* 42.
- Barabasz B. 1997. Zmiany roślinności łąk w północnej części Puszczy Niepołomickiej w ciągu 20 lat (Changes in the meadows of the northern part of the Niepołomice Forest). *Studia Naturae* 43.
- Environmental degradation in the Czarna Wisielka and Biała Wisielka catchments, Western Carpathians [Degradacja środowiska w zlewniach Czarnej Wisielki i Białej Wisielki (Karpaty Zachodnie)]. 1998. Opr. zbiorowe pod red. S. Wróbla. *Studia Naturae* 44.
- Zarzycki J. 1999. Ekologiczne podstawy kształtowania ekosystemów łąkowych Babiogórskiego Parku Narodowego (Ecological principles of meadow ecosystem management in the Babia Góra National Park, Western Carpathians). *Studia Naturae* 45.
- Grotty Kryształowe w kopalni soli Wieliczka (Crystal caves in the Wieliczka salt mine). 2000. Opr. zbiorowe pod red. Z. Alexandrowicz. *Studia Naturae* 46.
- Jakubiec Z. 2001. Niedźwiedź brunatny *Ursus arctos* L. w polskiej części Karpat (The brown bear *Ursus arctos* L. in the Polish part of the Carpathians). *Studia Naturae* 47.
- Gonera M. 2001. Otwornice (Foraminiferida) i paleośrodowisko formacji badenianu (miocen środkowy) na obszarze Górnego Śląska [Foraminiferida and paleoenvironment of the Badenian formations (Middle Miocene) in Upper Silesia (Poland)]. *Studia Naturae* 48.
- Charakterystyka i mapa zbiorowisk roślinnych Pienińskiego Parku Narodowego (Characteristics and map of plant communities of the Pieniny National Park). Opr. zbiorowe pod red. R. Kaźmierczakowej.

**Inne wydawnictwa Instytutu Ochrony Przyrody PAN**

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

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

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

SUPPLEMENTA ad ACTA HYDROBIOLOGICA – wydawnictwo naukowe (scientific publication)

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

