

**BIOLOGIA LĘGOWA**  
**PUSTUŁKI *Falco tinnunculus***  
**W ŚRODOWISKU MIEJSKIM WARSZAWY**

**ŁUKASZ REJT**

Rozprawa doktorska wykonana w Pracowni Badań Ornitologicznych  
 Muzeum i Instytutu Zoologii PAN w Warszawie

pod kierunkiem prof. dr hab. Macieja LUNIAKA

Warszawa 2007

K. 35596

<http://rcin.org.pl> D 20/07-3

Muzeum i Instytut Zoologii  
Polskiej Akademii Nauk

**BIBLIOTEKA**

K.35596

## SPIS TREŚCI

1. WSTĘP .....	5
1.1. Urbanizacja i ptaki drapieżne .....	5
1.2. Pustułka w miastach .....	5
1.3. Przesłanki dla badań populacji warszawskiej i cele pracy .....	9
2. TEREN BADAŃ .....	10
3. TERMINOLOGIA .....	11
4. MATERIAŁ, METODY I WYNIKI .....	13
4.1. Badana populacja .....	13
4.2. Rozmieszczenie stanowisk lęgowych i miejsca gniazdowania .....	14
4.2.1 Materiał i metody .....	14
4.2.2. Wyniki .....	16
4.2.2.a. Zagęszczenia .....	16
4.2.2.b. Gradient urbanizacyjny .....	17
4.2.2.c. Odległość od potencjalnych terenów łowieckich .....	17
4.2.2.d. Rozmieszczenie przestrzenne i NND (nearest neighbour distance) .....	18
4.2.2.e. Otoczenie gniazd .....	18
4.2.2.f. Miejsca gniazdowe .....	19
4.2.2.g. Wysokość umiejscowienia gniazd .....	19
4.2.2.h. Zorientowanie przestrzenne otworu wlotowego .....	19
4.2.2.i. Wielkość niszy .....	19
4.3. Reokupacja stanowisk lęgowych i wymiana osobników .....	20
4.3.1. Materiał i metody .....	20
4.3.2. Wyniki .....	20
4.3.2.a. Reokupacja stanowisk .....	20
4.3.2.b. Wymiana osobników .....	21
4.4. Fenologia lęgów .....	21
4.4.1. Materiał i metody .....	21
4.4.2. Wyniki .....	22
4.4.2.a. Składanie jaj .....	22
4.4.2.b. Klucie się piskląt .....	23
4.4.2.c. Wylot młodych .....	23

4.4.2.d. Charakterystyka przebiegu cyklu lęgowego .....	24
4.4.2.e. Godziny składania jaj .....	25
4.4.2.f. Godziny klucia się piskląt .....	25
4.5. Wielkość zniesienia .....	25
4.5.1. Materiał i metody .....	25
4.5.2. Wyniki .....	26
4.5.2.a. Średnia wielkość zniesienia i różnice między sezonami .....	26
4.5.2.b. Zmiany wielkości zniesienia w trakcie sezonu .....	26
4.5.2.c. Wielkość zniesienia a miejsce gniazdowania .....	27
4.6. Wymiary jaj .....	27
4.6.1. Materiał i metody .....	27
4.6.2. Wyniki .....	28
4.6.2.a. Długość, szerokość, masa, wskaźnik kształtu i wielkość jaj .....	28
4.6.2.b. Porównanie wymiarów jaj w różnych sezonach i strefach .....	28
4.6.2.c. Porównanie wymiarów jaj w lęgach o różnej wielkości i o różnym sukcesie klucia .....	29
4.7. Sukces lęgowy i straty .....	29
4.7.1. Materiał i metody .....	29
4.7.2. Wyniki .....	30
4.7.2.a. Średni sukces klucia i los jaj niewyklutych .....	30
4.7.2.b. Produkcja młodych .....	30
4.7.2.c. Średnia przeżywalność piskląt i straty .....	32
4.7.2.d. Zmiany masy piskląt .....	33
4.8. Wpływ zapasów pokarmu na wzrost i śmiertelność piskląt .....	33
4.8.1. Materiał i metody .....	33
4.8.2. Wyniki .....	34
4.9. Płeć piskląt .....	35
4.9.1. Materiał i metody .....	35
4.9.2. Wyniki .....	37
4.10. Pokarm pustulek w okresie lęgowym .....	38
4.10.1. Materiał i metody .....	38
4.10.2. Wyniki .....	39
4.10.2.a. Skład pokarmu — udział grup ofiar .....	39
4.10.2.b. Skład pokarmu w gradiencie urbanizacyjnym w poszczególnych sezonach .....	40

4.10.2.c. Skład pokarmu w zależności od udziału poszczególnych środowisk wokół gniazd .....	40
4.10.2.d. Skład pokarmu na stanowiskach w poszczególnych sezonach .....	40
4.10.2.e. Zmiany składu pokarmu w trakcie sezonu .....	41
4.10.2.f. Frekwencja grup ofiar w pokarmie .....	42
4.10.2.g. Frekwencja grup ofiar w zależności od charakterystyki siedliskowej stanowisk .....	43
4.11. Zachowania w okresie lęgowym .....	44
4.11.1 Materiał i metody .....	44
4.11.2. Wyniki .....	45
4.11.2.a. Okres preinkubacyjny .....	45
4.11.2.b. Okres inkubacyjny .....	47
4.11.2.c. Okres pisklęcy .....	48
5. Dyskusja .....	53
5.1. Populacja warszawska na tle innych populacji miejskich .....	54
5.1.1. Liczebność i rozmieszczenie .....	54
5.1.2. Miejsca lęgowe .....	54
5.1.3. Reokupacja stanowisk lęgowych .....	55
5.1.4. Pokarm w okresie lęgowym.....	56
5.1.5. Fenologia lęgów .....	57
5.1.6. Wielkość zniesienia .....	57
5.1.7. Wyniki lęgów.....	58
5.1.8. Zapasy pokarmu i ich wpływ na biologię lęgową pustulek w mieście .....	61
5.1.9. Schemat karmień .....	62
5.2. Synurbizacja populacji warszawskiej .....	63
5.3. Perspektywy populacji warszawskiej .....	67
6. Podsumowanie .....	71
7. Podziękowania .....	73
8. Literatura .....	74
Rysunki i tabele .....	Dodatek A
Fotografie i załączniki .....	Dodatek B

## 1. WSTĘP

### 1.1. Urbanizacja i ptaki drapieżne

Narastający lawinowo rozwój miast, zajmujących obecnie około 6% powierzchni Ziemi, stał się w ubiegłym stuleciu czynnikiem o globalnym znaczeniu dla fauny (Gillbert 1989, Luniak 1998). Stworzenie przez człowieka nowego, sztucznego środowiska, jakim jest miasto, powoduje nie tylko degradację i zniszczenie dotychczasowych miejsc bytowania wielu gatunków zwierząt, lecz także możliwość zajęcia nowych nisz ekologicznych (Luniak 2004). Badania nad funkcjonowaniem populacji zwierzęcych w warunkach urbanizacji jako specyficznego typu ekosystemu stanowi obecnie intensywnie rozwijającą się gałąź badań ekologicznych (np. Andrzejewski et al. 1978, Karolewski 1981, Bezzel 1985, Gilbert 1989, McDonnell & Pickett 1990, Marzluff et al. 2001, Luniak 1998, 2004, Ditchkoff et al. 2006). Dobrze udokumentowany jest zwłaszcza wpływ urbanizacji na awifaunę (przegląd w Reale & Blair 2005).

Dzienne ptaki drapieżne (szponiaste, Falconiformes) są jedną z grup zwierzęcych na ogół trudno dostosowujących się do egzystencji w specyficznych warunkach środowiska zurbanizowanego. Z około 300 żyjących współcześnie gatunków ptaków z tej grupy jedynie około 20 jest spotykanych w miastach (np. Brown 1978, Bird et al. 1996, Estes & Mannan 2003). Spośród współcześnie opublikowanych prac aż 65% wykazuje negatywną korelację między urbanizacją a obecnością na danym obszarze dziennych ptaków drapieżnych i sów (Marzluff et al. 2001). Mimo to szereg gatunków występuje w tym środowisku liczniej i osiąga wyższe zagęszczenia na jednostkę powierzchni niż gdzie indziej (np. Brown 1978, Newton 1979). Tereny miejskie w różnych częściach świata są coraz częściej zasiedlane przez dzienne ptaki drapieżne, np. krogulce czarnołbiste *Accipiter cooperi* (Boal & Mannan 1998, Estes & Mannan 2003), cykadojady jasnogłowe *Ictinia mississippiensis* (Parker 1996), drzemliki *Falco columbarius* (np. Warkentin & James 1988, James et al. 1989, Sodhi & Oliphant 1992, Sodhi et al. 1992, 1993) oraz sokoły wędrowne *F. peregrinus* (np. Cade & Bird 1990). Przykłady te były przedmiotem licznych badań, np. w zachodniej Palearktyce badano m.in. różne aspekty ekologii miejskich krogulców *Accipiter nisus* (np. Stastny et al. 2005), jastrzębi *A. gentilis* (np. Rutz 2003a, 2003b, 2005), a wśród sokołów — pustuleczki *Falco naumanni* (Tella et al. 1996, Franco et al. 2005), kobuza *F. subbuteo* (Fiuczynski & Sömmer 2000, 2001) i sokołów wędrownych (np. Schneider & Wilden 1994, Schneider 1995, Rejt 2001a, 2001c, 2003a, 2003b, 2004a).

### 1.2. Pustułka w miastach

W Europie Centralnej ptakiem drapieżnym najczęściej spotykanym w miastach jest pustułka *Falco tinnunculus* (np. Cramp & Simmons 1980). Zasiadła ona tereny zurbanizowane już od ponad 200 lat i tworzy tam liczne i stabilne populacje (przegląd w Rejt 2001b). Jednocześnie na wielu obszarach Europy liczebność tego gatunku poza miastami, w jego pierwotnym środowisku, spada (np. Tomiałojć & Tucker 1994, Hagemeyer & Blair 1997). W Polsce gwałtowny regres pustułki miał miejsce w latach 60-tych i 70-tych XX w. Obecnie liczebność tego gatunku wydaje się utrzymywać na mniej więcej stałym poziomie, a nawet notowane są lokalne wzrosty (Tomiałojć & Stawarczyk 2005). Jednak na wielu obszarach pozamiejskich pustułka przestaje się gnieździć (Śliwa 2006). Wśród możliwych przyczyn wymienia się brak odpowiednich miejsc lęgowych (np. Śliwa & Rejt 2006), zmiany w sposobie użytkowania ziemi — wprowadzanie wielkoobszarowych wysokich monokultur, zanik zadrzewień śródpolnych i nieużytków, zmiany w składzie gatunkowym upraw negatywnie wpływające na możliwości zdobycia pokarmu (Brown 1978, Schmid 1990, Tomiałojć & Tucker 1994, przegląd w Śliwa & Rejt 2006). Spośród innych możliwych przyczyn spadku liczebności pustulek należy wymienić także pestycydy (Tomiałojć & Tucker 1994) i drapieżnictwo — przede wszystkim ze strony wron i srok (Pererva 1979, Riddle 1993a, Vogrin 1997, Kuznetsov 1998). Nie bez znaczenia może być także wzrost liczebności innych gatunków ptaków drapieżnych. Mogą one zarówno konkurować z pustułką o pokarm (np. myszołów, Skierczyński 2004) jak i stanowić bezpośrednie zagrożenie (np. jastrząb *Accipiter gentilis*, Petty et al. 2003). Jedynym środowiskiem, gdzie liczebność krajowej populacji pustulek stale i znacząco wzrasta są obecnie miasta i tereny podmiejskie (np. Tomiałojć & Stawarczyk 2005). Zagęszczenia populacji lęgowych tego gatunku na obszarach miejskich i podmiejskich należą do najwyższych (Tomiałojć & Stawarczyk 2005).

W różnych miejscach Europy miejskie populacje pustułki pojawiły się w różnym czasie. Najwcześniej rozpoczęły kolonizację terenów zurbanizowanych na zachodzie kontynentu i z czasem zasiadły tereny położone coraz bardziej na wschód (np. Tomiałojć & Stawarczyk 2005). W Rzymie pustułka pojawiła się już przed rokiem 1900 (Cignini & Zapparoli 2005), w podobnym czasie pustułka rozpoczęła zasiedlanie także innych miast Włoch (Salvati et al. 1999a), natomiast gniazdowanie pustulek na katedrze Notre-Dame w Paryżu znane jest przynajmniej od 1840 r. (Wassmer 2001, CORIF 2002). W XIX w. pustułka gnieździła się też na katedrze w Strasburgu (Wassmer 2001), zaś w Kopenhadze pierwsze lęgi pustulek obserwowano już prawdopodobnie około 1850 r. (Petersen 1956). Wcześniej pustułka pojawiła się w Wiedniu — pierwsze doniesienia o tym gatunku pochodzą z XIX w. (Kolazy 1877). W Londynie pustułka zaczęła pojawiać się regularnie w latach 1900–1931 (Cramp & Tomlins 1966). Według informacji ustnych udzielonych przez berlińskich badaczy, pustułka zasiadła to miasto już przed II wojną

światową (S. Kupko, inf. ustna). Brukselska populacja pustulek bierze swój początek w końcu lat 40-tych XX w. (Weiserbs & Jacob 2005). W Pradze pierwsze lęgi pustulek stwierdzono w latach 1940-tych (Stastny et al. 2005), nieco wcześniej gniazdowały one w Bratysławie (Feriancova-Masarova & Kalivodova 2005). W podobnym czasie populacja pustulek pojawiła się w Chemnitz (Hudec et al. 1981). Natomiast w Monachium, na jednym z kościołów w centrum miasta, w 1947 r. funkcjonowała kolonia 10 par pustulek; co roku zimowało także w mieście kilkadziesiąt osobników (Kurth 1970). W Pardubicach oraz szeregu innych niewielkich miastach Republiki Czeskiej (np. Česke Budejovice) pustulki pojawiły się tuż po II wojnie i po raz kolejny w 1960-tych — prawdopodobnie wskutek zmian środowiskowych spowodowanych stopniową odbudową zniszczeń wojennych. W niektórych miejscach taki proces obserwowano także w 1980-tych (Plesnik 1985a, 1985b, 1991, Hlášek w Danko et al. 1994). Pustulki są również obserwowane w miastach Ukrainy, chociaż zazwyczaj nie gniazdują w ich centrach (O. Stankevych, inf. ustna, S. Loparyev, mat. niepubl.). We Lwowie i innych miastach zachodniej Ukrainy jak dotąd znaleziono jedynie pojedyncze pary lęgowe (A. Bokotey, inf. ustna). W stolicy kraju — Kijowie o obecności tych sokołów donoszono w latach 1970-tych (Zubarovskyj 1977); dzisiaj zasiedla je prawdopodobnie około 20 par pustulek (V. Kostyushin, inf. ustna). Ani jednej pary pustulek nie znaleziono jak dotąd w Mińsku Białoruskim (I. Ivanovskiy, inf. ustna). W Moskwie, gdzie pustulki pojawiły się prawdopodobnie w latach 60-tych XX w. (Konstantinov & Zakharov 2005), w ostatnich latach (1999–2004) znaleziono w sumie zaledwie około 10 par lęgowych (Kalyakin & Voltzit 2006).

W Polsce najwcześniej pustulki pojawiły się w miastach zachodniej części kraju. We Wrocławiu pustulki obserwowano przed II wojną światową i określano jako charakterystyczne dla miasta, kolonialnie gniazdujące w centrum miasta (Anonymus 1930). Po wojnie zajmowały niemal wszystkie wieże kościelne w mieście (Szarski 1955). W samym centrum Wrocławia, zrujnowanym wskutek działań wojennych, było wówczas około 50 par, jednak liczba ta spadła na skutek stopniowej odbudowy miasta by następnie zdecydowanie wzrosnąć (Tomiałojć & Stawarczyk 2003). Prawdopodobnie w podobnym czasie pustulki pojawiły się także w innych dużych miastach o podobnym typie zabudowy — Szczecinie, Gdańsku i gdzie obecnie istnieją liczne populacje (Tomiałojć & Stawarczyk 2003, Śliwa & Rejt 2006). Poznańska populacja pustulek rozpoczęła zasiedlanie miasta głównie po II wojnie światowej, od 10 par w latach 1950-tych (Mizera et al. 1998). Na początku XX w. pustulki gniazdowały tu jedynie w zadrzewieniach na peryferiach miasta i aż do dwudziestolecia międzywojennego nie były notowane jako lęgowe na budynkach (Ptaszyk 2003). Na terenach zurbanizowanych wschodniej i południowej Polski pustulki zaczynają gniazdować dopiero od kilku lat —



np. w Siedlcach kilka par skupionych na budynku kościoła w centrum miasta (Śliwa & Rejt 2006). W Lublinie pierwsza para pojawiła się w 1987 (Biaduń 2005). W podobnym czasie pustułki pojawiły się także w Lesznie (Michalak 2002) oraz Łodzi (Markowski et al. 1998). Od niedawna pojedyncze pary gniazdują także w Olsztynie (Śliwa & Rejt 2006). Jak dotąd nie stwierdzono lęgów tych ptaków w Rzeszowie (Kawa 2001). Obecnie populacje tego gatunku występują także w innych miastach na terenie całego kraju — Pile, Kaliszu, Koninie, Ostrowie Wlkp., Gliwicach, Rybniku, Krakowie czy Tarnowie (Śliwa et al. 2004, Śliwa & Rejt 2006).

W związku z różnym czasem wchodzenia do miast, poszczególne populacje pustulek można podzielić na trzy podstawowe grupy. Do populacji „starych” zaliczyć można pustułki zasiedlające Rzym, Wiedeń, Berlin, Londyn oraz Paryż, Strasburg czy Kopenhagę. Za „nowe” uznać należy te populacje, które pojawiły się w środowisku miejskim w latach 60-tych i 70-tych ubiegłego wieku. Dotyczy to m.in. tych populacji, które weszły do miast zaraz po wojnie wykorzystując nowe możliwości gniazdowe i troficzne spowodowane zniszczeniami wojennymi, wycofały się jednak wraz z postępującą odbudową (por. Śliwa & Rejt 2006). Ich pojawienie się dwie-trzy dekady później należy uznać za początek rzeczywistej kolonizacji miast. W grupie populacji „nowych” byłyby zatem pustułki z Pardubic i innych miast czeskich, Leszna, Warszawy, a także — z Monachium i Wrocławia. Biorąc pod uwagę historię rozwoju dwóch ostatnich populacji, należy je zaliczyć obecnie do populacji „starych”. Ponieważ jednak wszystkie szczegółowe badania nad pustułkami w tych miastach prowadzono w latach 1940-tych i 1950-tych (Witkowski 1962a, 1962b, Kurth 1970), w tej pracy traktowane będą jako populacje „nowe”. Wśród miast pozaeuropejskich nowym, trwającym zaledwie od dekady zjawiskiem jest obecność pustulek na terenach zurbanizowanych w Tel-Awivie (Izrael) (M. Charter in litt.) oraz El Harrach w Algierii (Baziz et al. 2001, Souttou et al. 2004, 2005). Między tymi dwoma grupami populacji — „starymi” i „nowymi” plasują się wszystkie te, których obecność sięga przynajmniej lat 40-tych XX w. Do tych „pośrednich” populacji można zaliczyć pustułki zasiedlające Brukselę, Pragę, Bratysławę i Poznań. W Brnie pod koniec lat 70-tych gniazdowało już ponad 50 par pustulek, w większości skupionych w centralnych dzielnicach miasta, co biorąc pod uwagę tempo wzrostu populacji w innych miastach (np. Darolova 1992) wskazuje na to, że musiały kolonizować miasto przynajmniej dwie, trzy dekady wcześniej (Hudec et al. 1981).

Oprócz wspomnianych wyżej miast, pustułki zasiedlają także szereg innych, gdzie prowadzono nad nimi badania — np. Kilonię (Beichle 1980) i Hamburg (Mitschke & Baumung 2001). Ponieważ jednak z braku konkretnych danych tych populacji nie sposób zaliczyć do żadnej z wyróżnionych kategorii wiekowych, uzyskane dla nich dane mogą służyć jedynie do generalnych porównań.

### 1.3. Przesłanki dla badań populacji warszawskiej i cele pracy

Taczanowski w żadnej ze swych monografii (1882, 1860, 1888) nie wspomina o obecności pustulek w Warszawie. W okresie międzywojennym stwierdzano je sporadycznie w okolicach Parku Łazienkowskiego (Sumiński 1922). Po wojnie najprawdopodobniej zasiedlały ruiny miasta, brak jednak danych z tego okresu. Pojedyncze pary obserwowano nieregularnie i rzadko w różnych punktach miasta, zazwyczaj na zrujnowanych budynkach (Kalbarczyk 1960, Luniak et al. 1964). W latach 1960-tych w śródmieściu znane były zaledwie 3 stanowiska lęgowe tego sokoła (Luniak et al. 2001), widywano także latem pojedyncze osobniki w okolicach Parku Skaryszewskiego (Pawłowski 1963). Częściej gniazda tego gatunku znajdowano w strefie peryferyjnej — na Służewiu (Wolański 1962), Młocinach i Lasku Bielańskim (Luniak et al. 1964). Pustułki licznie pojawiły się w przebudowanym centrum miasta w latach 1970-tych (Romanowski 1996).

W Warszawie pustułki regularnie występują od niedawna, co pozwala pokazać jak gatunek ten funkcjonuje w mieście na początkowym etapie synurbizacji i na ile różnią się populacje miejskie „stare” i „nowe”, oraz skonfrontować z wynikami uzyskanymi dla pustułek gniazdujących na terenach niezurbanizowanych.

W miastach Europy Zachodniej pustułki coraz częściej korzystają z pomocy człowieka. Podstawowym elementem programów ochrony tego gatunku, realizowanym także w Polsce, jest rozwieszanie skrzyń lęgowych umożliwiających bezpieczne lęgi (Śliwa & Rejt 2006). Jest to tym istotniejsze, że w okresie najbliższych 10 lat polska populacja pustułki może znacząco zmniejszyć swą liczebność (patrz wyżej — rozdz. 1.2, Chylarecki et al. 2006). Działania te wymagają poznania specyfiki uwarunkowań ekologicznych i behawioralnych krajowej populacji pustułki, do czego liczna populacja warszawska jest dogodnym obiektem.

Celem niniejszej pracy było opisanie biologii lęgowej miejskich pustułek w Warszawie znajdujących się na początkowym etapie procesu synurbizacji, jak również tych aspektów ekologii gatunku, które mogą mieć wpływ na wyniki rozrodu, m.in. stanowiska lęgowe, reokupacja gniazd, oraz skład pokarmu miejskich pustułek w okresie lęgowym.

Chodziło też o określenie, czy wyniki rozrodcze pustułek w Warszawie zapewniają jej sukces w środowisku miejskim, czy populacje pustułek bytujące w środowisku miejskim należy uznać za zagrożone w przyszłości czy też mające przed sobą dalszy rozwój. Celem pracy w dziedzinie praktyki zoologicznej było dostarczenie danych dotyczących ekologii jednej z najliczniejszych w kraju miejskiej populacji pustułki, na

użytek prowadzonych coraz szerzej działań dla ochrony tego gatunku w warunkach wzrostu urbanizacji.

## 2. TEREN BADAŃ

Obserwacje prowadziłem w granicach administracyjnych miasta Warszawy (52°N, 21°E, około 1.7 mln mieszkańców), na obszarze o powierzchni 517 km<sup>2</sup>, w okresie od 1999 do 2004. Najczęstszymi i najbardziej szczegółowymi obserwacjami objęto centralną część miasta (ok. 138 km<sup>2</sup>, obszar byłej gminy Centrum).

Warszawa znajduje się w strefie klimatu umiarkowanego, chłodnego, śnieżno-deszczowego, o przeważającej zachodniej cyrkulacji powietrza powodującej dużą zmienność pogody i średniej rocznej temperaturze powietrza wynoszącej ok. 18°C. Najcieplejszym miesiącem jest lipiec o średniej temperaturze 18.5°C, najzimniejszym — styczeń, o średniej temperaturze ok. -3°C. Roczna suma opadów wynosi ok. 560 mm (Biernacki 1990). Według danych z 1997 zabudowa i drogi zajmowały ok. 36% powierzchni miasta, pola uprawne i łąki — ok. 29%, lasy i większe zadrzewienia — ok. 14.7%. Parki, cmentarze, ogrody działkowe i in. obejmowały ok. 5.6% obszaru Warszawy, nieużytki zielone — ok. 5%, zieleń osiedli mieszkaniowych — 3.7%, wody — 3.8% zaś murawy lotnisk i terenów sportowych ok. 2% (Luniak et al. 2001). Obecnie, wg danych Urzędu Miasta, udział gruntów zabudowanych i zurbanizowanych w Warszawie wzrósł do 47% (UMS Warszawa 2005 [http://www.um.warszawa.pl/v\\_syrenka/liczby/01.htm](http://www.um.warszawa.pl/v_syrenka/liczby/01.htm)). Pustułki w Warszawie związane są przede wszystkim z dwoma grupami środowisk: wysoką zabudową (śródmiejską, starych osiedli mieszkaniowych i zabudową niemieszkalną) dostarczającą głównie miejsc do zakładania gniazd i otwartymi terenami (rolniczymi, nieużytkami, itp.) służącymi jako tereny łowieckie (Romanowski 1996, Lesiński 1997, Rejt 2001a). Zabudowa śródmiejska składająca się z wielokondygnacyjnych budynków mieszkalnych, gmachów użyteczności publicznej itp. skupiona jest głównie na obszarze śródmiejskim po obu stronach Wisły. W centrum miasta skupiona jest także znaczna część zabudowy starych osiedli mieszkalnych (luźno rozmieszczona zabudowa blokowa), podczas gdy zabudowa niemieszkalna (przede wszystkim kompleksy przemysłowe, wojskowe, kolejowe itp.) znajduje się w znacznej części poza śródmieściem. Zielone tereny otwarte (pola uprawne, łąki, nieużytki, murawy lotnisk itp.) skupione są przede wszystkim na peryferiach Warszawy. Pozostałe typy środowisk — np. zabudowa nowych osiedli mieszkaniowych, zabudowa ekstensywna (tereny willowe), parki i cmentarze oraz cieki wodne raczej nie mają dla pustulek większego znaczenia.

## 3. TERMINOLOGIA

Podczas prowadzenia badań terenowych konieczne było uściślenie i ujednoczenie używanej terminologii. By ułatwić interpretację danych, w pracy użyłem terminy i określenia powszechnie stosowane w literaturze:

- **gniazdo zajęte** — stanowisko przy których obserwowano parę pustulek, ptaki wchodzące do nisz gniazdowych, kopulujące w pobliżu stanowisk, dorosłe osobniki podczas transferów pokarmu partnerowi, wspólnie broniące okolic gniazda przed innymi pustułkami i/lub przedstawicielami innych gatunków (Król 1985, Salvati et al. 1999b). Ponieważ część par pustulek może nie przystępować w danym sezonie do lęgów zajmując dane terytorium (Kostrzewska & Kostrzewa 1991), za stanowisko (= terytorium) zajęte uznawałem takie, w którym para ptaków była obserwowana przynajmniej przez miesiąc. Obecność pojedynczego osobnika, brak śladów obecności osobników dorosłych i/lub piskląt (np. wypluwek, resztek pokarmu, świeżych śladów ekskrementów, skorup jaj) stanowiły podstawę do uznania stanowiska za niezajęte;
- **gniazdo czynne** — stanowisko w których zostały złożone jaja — obserwowano inkubujące ptaki, znajdowano resztki skorup, przynoszące zdobycz do gniazda i/lub stwierdzono obecność młodych osobników (Kostrzewska & Kostrzewa 1991, Dykstra et al. 2000);
- **para lęgowa** — ptaki wykazujące zachowanie charakterystyczne dla kategorii „gniazdo czynne” (Kostrzewska & Kostrzewa 1991);
- **para niełęgowa** — ptaki, co do których nie było pewności, że złożyły przynajmniej jedno jajo (Kostrzewska & Kostrzewa 1991).

W dalszych analizach parametrów rozrodczych brałem pod uwagę tylko gniazda czynne. Za parę z sukcesem uznawałem parę, która wyprowadziła w sezonie przynajmniej jedno młode (czyli odbyła lęg skuteczny, Mizera 1999).

W badaniach nad populacjami ptaków stosowane są różne wskaźniki definiujące sukces reprodukcyjny, często używane są takie same terminy na określenie różnych pojęć — znaczna rozbieżność dotyczy zwłaszcza określenia „sukces lęgowy”. Niektórzy autorzy pod tym terminem rozumieją liczbę podlotów odchowanych przez pary z sukcesem (Mizera 1999), inni — podloty odchowane przez pary lęgowe (Aviles & Sanchez 2000) a nawet stosunek liczby podlotów do liczby złożonych jaj (Plesnik & Dusik 1994). Dla badanej populacji poszczególne wskaźniki dobrałem i zdefiniowałem w taki sposób, by możliwe było porównanie otrzymanych wyników z danymi zgromadzonymi przez innych autorów:

- **średni sukces klucia** — procentowy stosunek liczby wyklutych piskląt do liczby złożonych jaj w lęgach pełnych (Pikula et al. 1984);

- **średnia przeżywalność piskląt** — procentowy stosunek liczby podlotów, czyli wypierzonych piskląt tuż przed wylotem z gniazda, w wieku przynajmniej 4 tygodni, do liczby piskląt wyklutych (Pikula et al. 1984);
- **średni sukces wylotu (produktywność jaj)** — procentowy stosunek liczby podlotów do liczby złożonych jaj (Pikula et al. 1984, Aviles & Sanchez 2000);
- **udatność lęgów** — udział lęgów skutecznych, czyli takich, w których odchowane zostało przynajmniej jedno młode (inaczej para z sukcesem) w stosunku do liczby wszystkich zajętych gniazd;
- **sukces lęgowy (I)** — liczba podlotów w lęgach skutecznych, tj. na parę z sukcesem (Mizera 1999);
- **sukces lęgowy (II)** — liczba podlotów w gniazdach czynnych, tj. na parę lęgową (Aviles et al. 2000);
- **produktywność** — średnia liczba podlotów przypadająca na zajęte gniazdo o znanym efekcie lęgu. Jest on tożsamy z liczbą młodych odchowanych przez terytorialną parę i określa współczynnik reprodukcji wszystkich potencjalnych par lęgowych na badanym terenie (Mizera 1999).



#### 4. MATERIAŁ, METODY I WYNIKI

Mając na uwadze szerokie pole tematyczne i znaczną objętość tej pracy, przyjąłem — jako koncepcję jej prezentacji, połączenie przy omawianiu poszczególnych zagadnień opisów metod i wyników. Takie pogrupowanie treści pozwala na bardziej przejrzyste przedstawienie sposobu wykonania badań i osiągniętych rezultatów.

W pracy zastosowałem standardowe metody statystyczne wykorzystywane w badaniach ornitologicznych — Kruskal-Wallis ANOVA, Mann-Whitney U-test (Fowler & Cohen 1995). Tam, gdzie zastosowałem inne testy, zostało to wyraźnie zaznaczone w opisie metody. Za istotne statystycznie uznałem wyniki, gdzie prawdopodobieństwo popełnienia błędu było równe lub mniejsze od 0.05. Obliczeń dokonywałem przy pomocy programu Statistica 4.3.

##### 4.1. Badana populacja

Liczebność populacji lęgowej pustułki w Warszawie szacowana jest obecnie na ok. 50–70 par (Luniak et al. 2001, Rejt 2001a). Dotychczasowe obserwacje prowadzone na znacznym obszarze miasta wskazują, że mimo pewnej zmienności w lokalizacji stanowisk lęgowych, ogólna liczebność tego gatunku utrzymuje się na stałym poziomie, z niewielkimi wahaniami w poszczególnych latach (por. Luniak et al. 2001, Fig. 1).

Wszystkie znane stanowiska kontrolowałem co roku (1999–2004), w okresie od końca lutego do końca lipca. W okresie zajmowania stanowisk (luty–marzec) kontrolowałem także miejsca, które mogły być atrakcyjne dla pustulek — wysokie budynki z licznymi okienkami, wykuszami i szerokimi parapetami, kościoły, stare kamienice, tereny elektrociepłowni itp. Dodatkowo, co roku zamieszczałem w prasie i lokalnej telewizji ogłoszenia dotyczące poszukiwań gniazd pustulek. W poszukiwaniach brali także udział ornitologzy-amatorzy oraz studenci, młodzież licealna i inne osoby zainteresowane programem. Wszystkie doniesienia uzyskane tą drogą były weryfikowane w trakcie kontroli w terenie. Wydaje się zatem, że mimo znacznego obszaru objętego poszukiwaniami, możliwe było znalezienie większości gniazd tego gatunku w Warszawie.

Pustułki w Warszawie często zajmowały stanowiska niedostępne dla bezpośrednich obserwacji, co znacząco wpływało na wielkość próby. Podobne ograniczenia dotyczyły zresztą także innych badaczy prowadzących obserwacje miejskich populacji tego gatunku (np. Salvati et al. 1999b). Przez to możliwość określenia dokładnej daty przystąpienia do lęgów, a także bezpośrednia kontrola wielkości złożenia, wielkości lęgu, pomiary wielkości jaj czy ważenie piskląt były ograniczone do maksymalnie 30% znanych gniazd rocznie (w zależności od sezonu: 10–23 stanowisk). W gniazdach niedostępnych dla bezpośrednich obserwacji liczbę

podlotów szacowałem na podstawie maksymalnej liczby młodych ptaków widzianych jednocześnie podczas kontroli w okresie tuż przed wylotem (Millsap & Bear 2000).

Na obszarze objętym badaniami znalazłem łącznie 119 stanowisk lęgowych pustulek. Większość z nich znajdowała się w centralnej części miasta (Fig. 1, Fig. 2).

## **4.2. Rozmieszczenie stanowisk lęgowych, miejsca gniazdowania**

### **4.2.1. Materiał i metody**

W oparciu o mapy w skali 1:10 000 wyznaczyłem udział różnych kategorii środowisk: zwartej zabudowy, luźnej zabudowy, terenów otwartych, zadrzewień, torowisk oraz zbiorników wodnych w promieniu 1 km od danego stanowiska lęgowego (Rejt 1997, 2004c). Zgodnie z danymi zebranymi przez innych autorów przyjąłem, że taki obszar odpowiada średniemu terytorium łowieckiemu pustułki. Na terenach otwartych Europy Północnej pustułki polują w promieniu kilku km od gniazda, zazwyczaj jednak nie dalej niż 1000 m i na takim obszarze chwytają większość zdobyczy (Korpimäki et al. 1996, Nordahl & Korpimäki 2002), obejmując zasięgiem obszar 0.52–5.7 km<sup>2</sup> (Village 1982a). Podobne założenia przyjęli także inni autorzy prowadzący badania nad miejskimi populacjami tych drapieżników (np. Salvati et al. 1999a). By uniknąć pseudoreplikacji każde stanowisko lęgowe było użyte do porównań tylko raz, nawet jeśli było zajmowane w kolejnych latach. Do porównań użyłem wyniki uzyskane dla 30 losowo wybranych stanowisk lęgowych. Podobne pomiary wykonałem także dla 15 przypadkowo wybranych miejsc w Warszawie w celu określenia preferencji pustulek w wyborze miejsc gniazdowania (Smith et al. 1999).

Określiłem również odległość do najbliższych terenów otwartych mogących służyć pustułkom za tereny łowieckie — lotniska, łąki, pastwiska, nieużytki, tereny ruderalne o powierzchni min. 10 ha (wielkość minimalnych obszarów łowieckich pustulek na terenach pozamiejskich, Village 1990). Z kategorii tej wyłączono tereny położone bezpośrednio nad Wisłą oraz tereny zalewowe, tworząc dla nich osobną kategorię, podobnie jak dla terenów trawiastych położonych w obrębie Filtrów miejskich przy ul. Koszykowej (dalej w tekście — Filtry). Obserwacje prowadzone w poprzednich latach wykazały, że ten obszar otwartej przestrzeni, leżący w samym centrum miasta, jest wykorzystywany przez polujące pustułki (Romanowski 1996, Rejt 1997). Oprócz tego zmierzyłem odległości do najbliższych położonych, nawet niewielkich terenów otwartych, które, przynajmniej teoretycznie mogłyby służyć jako tereny polowań, oraz do najbliższych torowisk i linii kolejowych, często wykorzystywanych przez pustułki jako miejsca polowań (dane własne). By określić wpływ wspomnianych kategorii środowisk na przestrzenny rozkład stanowisk lęgowych pustulek w Warszawie wykorzystałem wartość miary skośności

$$\alpha_3 = \mu_3/s^3$$

$$\mu_3 = 1/N\Sigma(x_i-x)^3$$

w formie nieobciążonego estymatora  $\hat{\alpha}_3 = (\sqrt{n(n-1)}/n-2)\alpha_3$

gdzie  $N$  — to wielkość próby,  $x_i$  — wartość pomiaru,  $x$  — średnia,  $s$  — odchylenie standardowe. Wartość otrzymaną porównałem z wartością teoretyczną tej miary dla rozkładu losowego ( $\alpha_3 = 0.631$ ) podanego w pracy Clarka & Evansa (1954) używając testu t-Studenta. Postawiłem hipotezę, że w przypadku braku wpływu wyodrębnionych siedlisk na rozmieszczenie przestrzenne stanowisk lęgowych pustułki, należałoby oczekiwać rozkładu losowego (por. Nowakowski 1994).

Jeżeli gniazdo w danym roku znajdowało się na tym samym budynku co w roku poprzednim, w miejscu oddalonym nie dalej niż o 5 m od ubiegłorocznej lokalizacji (minimalna odległość między półkolonijnie gniazdującymi pustułkami, Darolova 1992), uznawałem je za stanowisko ponownie zajęte. Jeżeli jednak oba gniazda były używane przez dwie różne pary w tym samym sezonie, to w kolejnych latach traktowałem je jako odrębne stanowiska. Lokalizację wszystkich znalezionych gniazd nanosiłem na mapy w skali 1:10 000.

W celu zweryfikowania hipotezy o różnym sukcesie lęgowym pustulek gniazdujących na stanowiskach różniących się gradientem urbanizacyjnym, wszystkie znane gniazda, dla których zebrałem dane dotyczące fenologii lęgów, wielkości zniesienia, liczby piskląt i podlotów zakwalifikowałem do czterech stref, leżących w różnej, stopniowo większej odległości od geograficznego środka miasta. Za Goszczyńskim et al. (1993) uznałem, że reprezentują one zmniejszający się gradient urbanizacyjny. Ponieważ nie podano w niej konkretnych promieni wykreślających strefy, za punkty odniesienia posłużyły mi odległości od najdalej od środka miasta położonych punktów zbioru materiału opisanych w tej pracy. Strefa centralna (C) zawierała zatem obszar leżący w promieniu 2 km od geograficznego środka miasta, strefa subcentralna (SC) — tereny w promieniu 4 km od środka miasta, strefa przedmiejska (SB) — obszar w promieniu 7.5 km od środka miasta i wreszcie strefa peryferyjna (E), do której zaliczyłem obszary znajdujące się w granicach administracyjnych miasta, leżące poza strefą SB.

Wstępne wyniki badań genetycznych prowadzonych w Warszawie nie wykazały znaczących różnic w stopniu zmienności genetycznej miejskich pustulek, jednak dowiodły istnienia różnic między poszczególnymi grupami tych ptaków na poziomie segregacji alleli (Rejt et al. 2004a, Rutkowski et al. 2005). Stwierdzono także, że średnie



zróznicowanie alleliczne jest nieco wyższe u ptaków z grup peryferyjnych, podczas gdy średnia heterozygotyczność jest wyższa wśród pustulek z centrum miasta. Wyższa heterozygotyczność ptaków ze śródmieścia Warszawy może wskazywać na zmniejszoną zmienność genetyczną. Bliskie związki genetyczne między osobnikami gniazdującymi na tym terenie mogą odzwierciedlać postępującą izolację populacji i zjawisko rozrodu wsobnego, co może mieć wpływ na parametry biologii lęgowej gatunku (np. Laikre 1996). By przetestować i tę hipotezę, oprócz stref wyznaczonych w oparciu o dane Goszczyńskiego et al. (1993), stanowiska lęgowe pustulek podzieliłem na dwie grupy w oparciu o wyniki badań genetycznych. Grupa I (obszar wewnętrzny) zawierała tereny znajdujące się w promieniu 10 km od geograficznego centrum miasta, zatem zbliżone do łącznie traktowanych stref C i SC, natomiast grupa II (obszar zewnętrzny) rozciągała się ponad 10 km od geograficznego centrum miasta, czyli zawierała strefy SB i E.

Dla znalezionych stanowisk lęgowych pustulek w Warszawie określałem zorientowanie otworu wlotowego wobec stron świata (w stopniach), wysokość nad poziom gruntu (w większości przypadków przy użyciu dalmierza DISTO™ classic<sup>5</sup>), wielkość niszy gniazdowej (wysokość i szerokość otworu wlotowego, głębokość niszy mierzoną od otworu wlotowego do przeciwległej ściany) i jej objętość. Pod względem kształtu wszystkie nisze zakwalifikowałem do dwóch grup — walców bądź prostopadłościanów.

W celu określenia w jaki sposób gniazda pustulek rozmieszczone są na obszarze miasta obliczyłem średnią odległość między najbliższymi gniazdami (*nearest neighbour distance* — NND, Salvati et al. 1999b). By określić stopień przypadkowości rozmieszczenia stanowisk lęgowych obliczyłem także wartość współczynnika R, który wynika ze stosunku obserwowanej średniej odległości do najbliższego sąsiada ( $r_A$ ) i wartości oczekiwanej ( $r_E$ ), obliczanej ze wzoru:

$$r_E = 1/2\sqrt{\rho},$$

gdzie  $\rho$  oznacza zagęszczenie (Clark & Evans 1954). Współczynnik ten może przyjmować wartości od 0 (rozmieszczenie skupiskowe), 1 (rozmieszczenie losowe) do 2.1 (rozmieszczenie równomierne). Do obliczeń użyłem danych pochodzących z 2000 i 2002 roku, gdyż w tych sezonach znaleziono najwięcej gniazd pustulek.

## 4.2.2. Wyniki

### 4.2.2.a. Zagęszczenia

W Warszawie zagęszczenia pustulek wahały się między 0.16 i 0.27 par lęgowych/km<sup>2</sup>. Najwyższe zagęszczenia odnotowałem w centralnej części miasta (C i SC) — 0.18–0.32 par lęgowych/km<sup>2</sup>, mniej licznie pustulek zasiedlały tereny przedmiejskie i

peryferyjne — np. na Bielanach stwierdziłem zagęszczenia od 0.12 do 0.27 par lęgowych/km<sup>2</sup>.

#### **4.2.2.b. Gradient urbanizacyjny**

Przy podziale stanowisk lęgowych znalezionych na obszarze Warszawy na cztery strefy, w centralnej (C) znajdowało się 32% (n = 38) gniazd, w subcentralnej (SC) — 30% (n = 36), w przedmiejskiej (SB) — 27% (n = 32), w peryferyjnej (E) — 11% (n = 13). Przy podziale na dwa obszary, 62% gniazd znajdowało się w obszarze wewnętrznym (I, C/SC) zaś 38% w obszarze zewnętrznym (II, SB/E).

#### **4.2.2.c. Odległość od potencjalnych terenów łowieckich**

Średnia odległość między gniazdami pustulek w Warszawie (n = 86) a najbliższymi terenami otwartymi wyniosła 646 m. Średni dystans do większych obszarów otwartych znajdujących się poza ścisłym centrum miasta (np. lotnisko Bemowo, Okęcie) wyniósł 3854 m, do położonych centralnie trawiastych terenów Filtrów miejskich — 3597 m, zaś najbliższych torowisk — 1835 m. Wśród czterech wyróżnionych stref — centralnej (C), subcentralnej (SC), przedmiejskiej (SB) i peryferyjnej (E), wystąpiły znaczące różnice w odległościach między stanowiskami lęgowymi pustulek a wybranymi obszarami. Do dużych terenów otwartych najdalej miały pustułki gniazdujące w strefie C (średnio 5642 m), najbliżej — ptaki ze strefy E (średnio 1328 m) (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 86)} = 69.6$ ,  $p = 0.000$ ). Podobne wyniki uzyskano dla odległości do jakichkolwiek terenów otwartych. Ptaki z gniazd w grupie E musiały pokonywać najmniejsze dystanse (średnio 312 m) w przeciwieństwie do pustulek ze strefy centralnej (średnio 936 m). Różnice te były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 86)} = 22.77$ ,  $p = 0.000$ ). Odwrotna sytuacja była w przypadku odległości między gniazdami a terenami Filtrów. Pustułki z centrum miały najbliżej do tego obszaru (średnio 1378 m), pustułki ze strefy E — najdalej (średnio 9204 m). Grupy SC i SB w obu wypadkach zajmowały miejsca pośrednie, zgodne z kierunkiem gradientu urbanizacyjnego. Różnice były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 86)} = 57.47$ ,  $p = 0.000$ ). Dystans do Wisły i terenów zalewowych różnił się między grupami zdecydowanie mniej znacząco. Najbliżej do tych obszarów miały pustułki ze strefy C, następnie SC, SB i E, przy czym różnice sięgały nieco ponad 1000 m (średnio 2158 m dla C i 3354 m dla E), jednak różnice nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 86)} = 2.35$ ,  $p = 0.5$ ). Trudno wskazać prawidłowość w dystansie między stanowiskami lęgowymi a najbliższymi torowiskami. Różnice między strefami były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 86)} = 19.76$ ,  $p = 0.0002$ ). Najbliżej do nich miały pustułki ze strefy SC (średnio 1092 m),

następnie ptaki gniazdujące w strefie E (średnio 1716 m), zaś najdalej — pustułki ze stref C i SB (odpowiednio, średnio 2210 m i 2158 m) . Po usunięciu z analiz gniazd należących do strefy SC, różnice między pozostałymi strefami nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2, N = 62)} = 2.44$ ,  $p = 0.29$ ) (Fig. 3).

Przy podziale stanowisk lęgowych pustulek na dwie grupy — I (C/SC) i II (SB/E) najdalej do dużych obszarów otwartych miały pustułki z centrum (Mann-Whitney U-test,  $Z = 7.32$ ,  $p = 0.000$ ), zaś pustułki z przedmieść gniazdowały bliżej jakichkolwiek potencjalnych terenów łowieckich (Mann-Whitney U-test,  $Z = 2.455$ ,  $p = 0.014$ ). Odległości do torów i terenów nadwiślańskich były zbliżone w obu grupach (odpowiednio Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.17$ ,  $p = 0.86$  i  $Z = 1.52$ ,  $p = 0.13$ , Fig. 4).

Wartość miary skośności  $\alpha_3$  była większa od wartości teoretycznej dla rozkładu losowego w przypadku wszystkich wyodrębnionych siedlisk, z wyjątkiem dużych obszarów otwartych. Wynik taki wskazuje, że tereny otwarte nie są czynnikiem przyciągającym pustulek, w przeciwieństwie do innych kategorii siedlisk.

#### **4.2.2.d. Rozmieszczenie przestrzenne i NND (nearest neighbour distance)**

Średnia najmniejsza odległość między gniazdami w 2000 ( $n = 39$ ) i 2002 ( $n = 68$ ) na obszarze objętym najintensywniejszymi poszukiwaniami ( $250.4 \text{ km}^2$ ) wyniosła, odpowiednio 897 m i 573 m. Oprócz tego określiłem średni najmniejszy dystans między stanowiskami lęgowymi dla obszaru śródmiejskiego, gdzie znaleziono prawdopodobnie wszystkie gniazda czynne ( $138 \text{ km}^2$ ). W kolejnych latach wyniósł on 571 m ( $n = 30$ ) i 441 m ( $n = 44$ ). Zarówno w 2000 jak i 2002 współczynnik R liczony dla całego obszaru badań przyjmował wartości poniżej 1 (odpowiednio  $R = 0.7$  i  $R = 0.6$ ). Podobnie było w części śródmiejskiej (odpowiednio,  $R = 0.6$  i  $R = 0.5$ ). Wyniki te wskazują na raczej skupiskowy, nieprzypadkowy charakter rozmieszczenia stanowisk lęgowych pustulek w Warszawie. Dla wszystkich analiz poziom istotności utrzymywał się na poziomie  $p = 0.01$ .

#### **4.2.2.e. Otoczenie gniazd**

Analiza udziału środowisk wokół gniazd i losowo wybranych punktów wykazała istotne różnice w przypadku dwóch kategorii siedlisk: zwartej zabudowy i terenów otwartych (Test t-Studenta,  $t = 0.000014$ ,  $p = 0.05$ ). Udział zwartej zabudowy wokół gniazd wyniósł średnio 28.3%, natomiast w losowo wybranych punktach — 7%. Prawidłowość w odniesieniu do terenów otwartych była odwrotna — ich udział był wyższy w losowo wybranych punktach (36%), niższy — wokół gniazd pustulek (11.1%). Udział pozostałych kategorii środowisk (zadrzewienia, woda) nie był istotnie różny w obu grupach.

#### 4.2.2.f. Miejsca gniazdowe

W Warszawie niemal wszystkie znalezione gniazda pustulek znajdowały się na budynkach. Wśród miejsc wybieranych przez nie były parapety okienne poddaszy, świetliki, otwory po urządzeniach wentylacyjnych, zagłębienia powstałe w murach po obsunięciu się cegieł itp. (Fot. 1–4). Jedynie pustułki gniazdujące na terenie Portu Lotniczego „Okęcie” przez dwa sezony zajmowały stare gniazdo wrony siwej *Corvus corone*. Jednak także one przeniosły się następnie na gzyms nieczynnej wieży obserwacyjnej (G. Dzik, inf. ustna). W okresie poprzedzającym obecne badania (lata 1990-te) obserwowano na obszarze miasta gniazdowanie pary pustulek w starym gnieździe sroki na Zakolu Wawerskim (P. Rowiński, inf. ustna) oraz w okolicach Siekierok (M. Keller, inf. ustna).

#### 4.2.2.g. Wysokość umiejscowienia gniazd

Wysokość nad poziomem gruntu zmierzyłem dla 63 stanowisk. Średnia wysokość wyniosła 23.6 m. Najwyżej umieszczone były stanowiska na Pałacu Kultury i Nauki (64 m), najniżej — gniazda zlokalizowane w okienkach poddaszy budynków mieszkalnych w dzielnicy Bielany (12.5 m). W poszczególnych strefach średnia wysokość umiejscowienia gniazd pustulek była różna — w strefie C 27 m (13.9–64,  $n = 26$ ), w strefie SC — 19.6 m (12.9–25.9,  $n = 12$ ) i w strefie SB — 16.9 m (12.5–26.6,  $n = 6$ ). Wysokość umiejscowienia gniazd w strefie E nie była mierzona. Różnice w wysokości umiejscowienia gniazd między strefami nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2, n=44)} = 4.78$ ,  $p = 0.09$ ,  $n = 44$ ).

#### 4.2.2.h. Zorientowanie przestrzenne otworu wlotowego

Ekspozycję otworu wlotowego gniazd pustulek zmierzyłem dla 63 stanowisk. Zdecydowana większość z nich miała otwory wlotowe skierowane na północ (27%) bądź północny-wschód (18%). Znacznie mniej liczne były ekspozycje zachodnia i południowo-wschodnia (Fig. 5).

#### 4.2.2.i. Wielkość niszy

Przeprowadziłem pomiary 35 nisz gniazdowych pustulek. Dla 31 z nich udało mi się uzyskać dane wszystkich parametrów: głębokości, wysokości i szerokości. W 4 gniazdach zmierzyłem tylko wysokość i szerokość otworów wlotowych. Przeciętnie nisza gniazdowa pustulek w Warszawie miała 29.7 cm szerokości (9–65 cm), 34.4 cm wysokości (10–83 cm) i 57.7 cm głębokości (27–300 cm) ( $n = 31$ ). Pole dna nisz wynosiło średnio 0.2 m<sup>2</sup> (0.04–1.95 m<sup>2</sup>,  $n = 31$ ), natomiast pole otworu wlotowego — 0.1 m<sup>2</sup>

(0.01–0.38 cm<sup>2</sup>, n = 35). Średnia objętość wnętrza nisz gniazdowych wykorzystywanych przez pustułki wyniosła 0.35 cm<sup>3</sup> (0.06–4.95 cm<sup>3</sup>, n = 31).

### **4.3. Reokupacja stanowisk i wymiana osobników**

#### **4.3.1. Materiał i metody**

Dla gniazd o znanej historii określiłem stopień reokupacji stanowisk lęgowych, czyli zajmowalność tego samego stanowiska w kolejnych latach. By zwiększyć liczbę danych, włączyłem do analiz obserwacje reokupacji stanowisk prowadzone od 1998.

W trakcie badań korzystając z materiału z zapisu kamerowego wykonałem zdjęcia obu ptaków rodzicielskich: podczas dwu kolejnych sezonów w dwu gniazdach (stanowiska Nencki i PAP) i trzech kolejnych sezonów w jednym (stanowisko KC). Upierzenie pustulek wykazuje znaczną międzypersonalną zmienność. Jednak pewne rozpoznanie konkretnego osobnika, nie oznakowanego indywidualnie jest właściwie niemożliwe (Village 1990), chyba że wyróżniają go nietypowe cechy — stały brak którejś lotki bądź sterówki, nietypowa barwa fragmentu ciała itp. By uchwycić ewentualne różnice międzypersonalne skupiłem się (zwłaszcza w przypadku samców) na wyglądzie boków łba (zwłaszcza intensywności zabarwienia wąsa), plamkowaniu płaszcza oraz przegowaniu ogona (Fot. 5–13). Przy interpretacji wyników należy jednak pamiętać, że nie ma danych o zmienności wieloletniej (oprócz opisów dwóch–trzech szat) upierzenia pustulek (przegląd w Śliwa & Rejt 2006). Dlatego też do uzyskanych danych należy podejść ostrożnie i traktować je jedynie jako prawdopodobne.

#### **4.3.2. Wyniki**

##### **4.3.2.a. Reokupacja stanowisk**

Spośród znalezionych w Warszawie stanowisk lęgowych pustułki, dziewięć z nich (7.6%) zostało zniszczonych w trakcie robót remontowych w różnych latach i na różnym etapie reokupacji przez pustułki. Te stanowiska zostały wyłączone z dalszych analiz stopnia powtórnej zajmowalności (reokupacji) gniazd pustulek w Warszawie. Wśród pozostałych stanowisk, 66% (n = 72) stanowiły miejsca, w których pustułki przystępowały do rozrodu przynajmniej dwukrotnie. W tej grupie najliczniejsze były stanowiska, w których sokoły zakładały gniazda tylko w dwóch sezonach, najmniej liczne — zajmowane nieprzerwanie przez siedem lat (Fig. 6). Jeśli jednak prześledzić stopień reokupacji stanowisk kontrolowanych przez wszystkie sezony (1998–2004, n = 22), to wśród nich zdecydowanie przeważały gniazda zajęte co roku, przez wszystkie lata. Stanowiły one 36% wszystkich stanowisk, podczas gdy stanowiska, w których przez okres siedmiu lat pustułki gniazdowały jedynie raz — tylko 5% (reokupacja na poziomie 95%). Po powiększeniu próby o gniazda kontrolowane przez sześć kolejnych

sezonów ( $n = 47$ ) udział gniazd czynnych przez jeden sezon wzrastał do 21%, zaś udział gniazd zajmowanych przez 6 i więcej lat spadał do prawie 28% (reokupacja — 79%) (Fig. 2, Fig. 7).

#### **4.3.2.b. Wymiana osobników**

Wśród samców zajmujących monitorowane gniazda na pewno doszło przynajmniej do jednej wymiany — w gnieździe KC2000 starego osobnika zastąpił w kolejnym sezonie samiec w upierzeniu drugorocznym (i zaobrączkowany). W pozostałych przypadkach pary współtworzyły stare samce (przynajmniej w trzeciej szacie), trudno było zatem uchwycić różnice między nimi. W jednym z takich gniazd (PAP) w kolejnych sezonach stanowisko zajmowały osobniki różniące się kształtem pasa dystalnego środkowej sterówki (Fot. 14–15). W tym przypadku uznałem możliwość wymiany samców za prawdopodobną. Z kolei stanowisko Nencki w dwu kolejnych latach zajmowały samce o identycznym kształcie pasa dystalnego (Fot. 16). Żadna z samic zajmujących monitorowane gniazda nie miała cech upierzenia umożliwiających indywidualną identyfikację.

### **4.4. Fenologia lęgów**

#### **4.4.1. Materiał i metody**

Podczas kontroli stanowisk, w których możliwy był dostęp do nisz gniazdowych, starałem się ustalić datę złożenia pierwszego jaja i składania kolejnych. Jeżeli w kontrolowanym gnieździe znalazłem więcej niż jedno jajo, kontrole prowadzone były aż do momentu złożenia następnych. Dzięki temu możliwe było określenie przybliżonej daty złożenia pierwszego jaja, przyjmując założenie, że pustułki składają jaja co 48 godzin (Village 1990). Ostatnia kontrola takich stanowisk, przeprowadzana co najmniej dwa tygodnie po dacie złożenia pierwszego jaja miała na celu określenie ostatecznej wielkości zniesienia. W trakcie trwania badań nie stwierdziłem ani jednego przypadku porzucenia lęgu jako skutku prowadzonych kontroli. W kilku gniazdach ustalenie dokładnej daty znoszenia pierwszego i kolejnych jaj było możliwe dzięki kamerom zainstalowanym w niszach lęgowych. W różnych pracach dotyczących biologii lęgowej pustulek przyjmuje się różne długości okresu inkubacyjnego — od 26 do 31 dni (np. Riddle 1979, Village 1990, van Zyl 1999). Jednocześnie wiadomo, że między poszczególnymi samicami występują znaczne różnice (np. Beukeboom et al. 1988, Wiebe et al. 2000). W niniejszej pracy przyjęto 29 dni jako średni czas wysiadywania jaj przez pustułki, gdyż większość opracowań podaje tę wartość jako najbliższą rzeczywistej (Masman et al. 1988a, Village 1990). Zatem w sytuacji, gdy pierwszą kontrolę przeprowadziłem już po wykluciu się piskląt, możliwe było obliczenie przybliżonej daty

rozpoczęcia sezonu w oparciu o wiek piskląt i przy założeniu, że pustułki rozpoczynają wysiadywanie od przedostatniego jaja w zniesieniu (Śliwa & Rejt 2006).

We wszystkich dostępnych gniazdach pustulek określiłem datę wyklucia się pierwszego pisklęcia. W kilku przypadkach pisklęta wykluwały się w trakcie kontroli bądź w gniazdach monitorowanych za pomocą kamer, w kilku innych wygląd piskląt wskazywał na niedawne wyklucie (mokre pióra). W przypadkach, gdy pierwsza kontrola miała miejsce po wykluciu się piskląt, ich wiek określałem na podstawie rozwoju upierzenia oraz masy ciała piskląt (Village 1990, Aparicio 1998, Voříšek & Lacina 1998, Śliwa & Rejt 2006).

Ponieważ u pustulek rodzice karmią przede wszystkim młode pozostające poza gniazdem, za datę wylotu przyjąłem dzień, w którym pierwsze w pełni wypierzone młode opuściło niszę lęgową. Uznałem przy tym, że wylot musi mieć charakter aktywny, tj. wiązać się z lotem. W przypadku, jeśli położenie gniazda umożliwiała pisklątom opuszczanie niszy lęgowej i pozostawanie poza nią na czas karmień, za datę wylotu uznawałem pierwsze próby krótkich przelotów. Pisklęta wypierzone częściowo, które znajdowano poza gniazdem uznawałem za osobniki, które przedwcześnie wypadły z gniazd i traktowałem jako straty na etapie piskląt. Datami granicznymi okresu wylotu piskląt były daty opuszczenia pierwszego i ostatniego gniazda w danym sezonie.

Czas przystępowania do lęgów u wielu gatunków drapieżników zależy od wielu czynników — przede wszystkim od dostępności pokarmu, zasobności środowiska, kondycji samicy, zdolności łowieckich samych ptaków, wieku osobników rodzicielskich i wreszcie warunków pogodowych (np. Newton 1979). W warunkach niniejszego opracowania nie było możliwe oznaczenie dokładnego wieku wszystkich pustulek przystępujących do lęgów w Warszawie. Ponieważ jednak większość pozostałych czynników albo bezpośrednio (dostęp do pokarmu) albo pośrednio (np. kondycja samicy) może znajdować się pod wpływem warunków pogodowych, przeprowadziłem porównania między wynikami uzyskanymi dla fenologii lęgów w kolejnych sezonach i panującymi wówczas w Warszawie warunkami pogodowymi. Dane dotyczące pogody uzyskałem z codziennych biuletynów Instytutu Meteorologii i Gospodarki Wodnej (Grzesiak & Sieradzki 2000, 2001, 2002, 2003, Grzesiak & Domańska 2004).

#### **4.4.2. Wyniki**

##### **4.4.2.a. Składanie jaj**

Ograniczony dostęp do nisz gniazdowych nie pozwolił zebrać wystarczającej liczby danych umożliwiających porównanie terminów przystępowania do lęgów oraz czasu trwania okresu składania jaj w poszczególnych latach. W latach 1999–2004 najwcześniejsze lęgi rozpoczynały się 26.03 (w 2002), najpóźniejsze — 27.05 (w 2003) (n

= 29). W 1999 udało mi się określić datę złożenia pierwszego jaja tylko w jednym gnieździe, zatem podczas dalszych analiz nie brano tego roku pod uwagę. W latach, w których określiłem terminy zniesienia pierwszego jaja przynajmniej w 5 gniazdach, okres znoszenia na obszarze miasta trwał średnio 25 dni (12–50 dni, dane dla 3 lat). Średnia data rozpoczęcia składania jaj w Warszawie przypadła na 19.04, zaś w kolejnych latach różnica w średnim terminie sięgała prawie miesiąca i wahała się od 31.03 (2002) do 29.04 (2003). Porównanie między latami wykazało istotne statystycznie różnice (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(5, N = 29)} = 12.1$ ,  $p = 0.033$ ), które zniknęły po wyłączeniu z analiz roku 2002.

Średnie temperatury lutego w Warszawie wahały się w kolejnych latach od  $-1.2^{\circ}\text{C}$  w 1999 do  $3.5^{\circ}\text{C}$  w 2002 (Grzesiak & Sieradzki 2000, 2001, 2002, 2003, Grzesiak & Domańska 2004). Porównanie średnich temperatur lutego i średnich dat przystępowania do lęgów w pięciu kolejnych sezonach (2000–2004) nie wykazało wyraźnej korelacji. Taka zależność była zauważalna jedynie w niektórych sezonach (Fig. 8).

#### **4.4.2.b. Klucie się piskląt**

Terminy klucia się pierwszego pisklęcia udało mi się ustalić dla pięciu sezonów: 1999–2003 ( $n = 47$ ). Najwcześniej pisklęta wykluwały się 01.05 (1999), najpóźniej — 01.07 (2003). W czasie trwania badań pustułki kludy się w Warszawie średnio 26.05, najwcześniej 14.05 (1999) zaś najpóźniej — 05.06 (2003). Porównanie między latami wykazało istotne statystycznie różnice (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 47)} = 15.19$ ,  $p = 0.043$ ). Średni czas trwania okresu w którym wykluwały się pisklęta w latach, w których ustaliłem daty wyklucia dla przynajmniej pięciu gniazd wyniósł 33.8 dnia (9–52,  $n = 4$ ). Nie stwierdziłem związku między temperaturą lutego i średnią datą wyklucia piskląt w poszczególnych latach.

Pierwsze pisklę klucło się średnio 34 dni od zniesienia pierwszego jaja (27–39,  $n = 18$ ). Wielkość zniesienia nie wpływała na długość okresu między zniesieniem pierwszego jaja a kluciem się pierwszego pisklęcia ( $R^2 = 0.04$ ,  $p = 0.4$ , Fig. 9)

#### **4.4.2.c. Wylot młodych**

Pierwsze młode opuszczały gniazda 02.06 (2002), najpóźniej — 30.07 (2001), średnio — 23.06 (1999–2004,  $n = 89$ ). Najwcześniej okres wylotu młodych pustulek w Warszawie wypadł w 1999 (18.06), najpóźniej — w 2001 (03.07). Porównanie między latami wykazało istotne statystycznie różnice (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(5, n = 89)} = 15.19$ ,  $p = 0.096$ ). Średnio okres wylotu piskląt trwał w Warszawie 33 dni (3–55 dni,  $n = 6$ ). Zgromadzone dane uzyskane dla populacji siedleckiej pozwoliły na określenie średniej



daty wylotu młodych na 09.07, zaś czas trwania tego okresu na 31 dni ( $n = 11$ ). Porównanie średnich temperatur lutego i średnich dat wylotu piskląt w kolejnych latach nie wykazało wyraźnego związku między nimi.

Pierwsze młode opuszczało gniazdo średnio 32 dni po wykluciu (23–45,  $n = 15$ ). Im mniej było podlotów w lęgu, tym dłużej pozostawały one w niszy gniazdowej ( $R^2 = 0.55$ ,  $p = 0.002$ , Fig. 10).

Pełny cykl lęgowy pustulek w Warszawie, od momentu złożenia pierwszego jaja do wylotu piskląt trwał średnio 95.3 dni. Po wyłączeniu sezonu 1999 (gdzie datę składania pierwszego jaja określiłem jedynie dla pojedynczego gniazda) średnia długość cyklu lęgowego wyniosła 96.4 dnia. W sezonach 1999–2004 okres lęgowy ograniczony datami złożenia pierwszego jaja i wylotu piskląt par skrajnych w danym sezonie wahał się od 72 (2004) do 123 dni (2002). W większości lat okres ten trwał od 85 do 91 dni (Fig. 11).

#### 4.4.2.d. Charakterystyka przebiegu cyklu lęgowego

Każdy z wyróżnionych okresów cyklu lęgowego charakteryzował się wyraźnym szczytem natężenia. Spośród nich najwyższy i najbardziej zwarty szczyt miał okres składania jaj. Pustułki najwcześniej rozpoczynały składanie jaj w 17 pentadzie a kończyły — w 30 ( $n = 29$ ) (Fig. 12). Zdecydowana większość par (66%) przystępowała do lęgów podczas 22–24 pentady. Prawie 1/3 par (31%) rozpoczynała lęgi w 23 pentadzie, nieco mniej — w 22 (21%) i 24 (14%).

Bardziej nieregularny i rozciągnięty szczyt stwierdzono dla okresu klucia się piskląt. Trwał on u pustulek w Warszawie od 25 do 37 pentady ( $n = 47$ , Fig. 13). W 77% gniazd pisklęta kludy się między 27 a 31 pentadą. Najwięcej przypadków klucia było w 29 i 30 pentadzie (odpowiednio 19% i 17%).

Najbardziej spłaszczony i rozciągnięty był szczyt w okresie wylotu piskląt (Fig. 14). Wylot piskląt pustulek w Warszawie rozpoczynał się w 31 a kończył w 43 pentadzie ( $n = 89$ ). Wylot z 63% gniazd miał miejsce między 33 a 36 pentadą, najwięcej w 33 i 35 pentadzie (po 17%) i w 34 i 36 (po 15%).

Poszczególne okresy sezonu lęgowego w większości lat nie zachodziły na siebie. Jedynie w 2003 nakładały się okresy składania jaj i wykluwania się piskląt oraz wykluwania i wylotu młodych. W 2002 nakładały się okresy klucia piskląt i wylotu. W pozostałych latach wszystkie części cyklu były wyraźnie odrębne. Szczyty natężenia poszczególnych okresów następowały po sobie co 5–6 pentad (Fig. 15).

W 2004 zebrałem dane dotyczące fenologii lęgów pozamiejskiej populacji pustulek gniazdującej w skrzyniach lęgowych na terenach rolniczych wokół Siedlec (około 90 km na wschód od Warszawy). Dane te dotyczyły przede wszystkim daty wylotu piskląt ( $n = 11$ ). Wylot trwał od 36 do 42 pentady, przy czym pisklęta opuszczały gniazda najczęściej

w 36 pentadzie (27% przypadków) (Fig. 16). Porównanie tych wyników z danymi zebranymi w 2004 w Warszawie wykazało, że pustułki z Siedlec opuszczały gniazda później w porównaniu z ptakami z Warszawy (Mann-Whitney U-test,  $Z = 3.13$ ,  $p = 0.002$ ) (Fig. 17).

#### **4.4.2.e. Godziny składania jaj**

Ponad 71% jaj pustułki ( $n = 21$ ) składały przed południem. Ponad połowa była znoszona między 08.00 a 12.00, zaś około 14% w nocy (przed 04.00) bądź popołudniu (Fig. 18).

Czas upływający między składaniem poszczególnych jaj przez tę samą samicę wyniósł średnio 2946.6 min (46.07 h) (2700–3765 min,  $n = 11$ ).

#### **4.4.2.f. Godziny klucia się piskląt**

Ponad 73% piskląt klucło się w godzinach przedpołudniowych ( $n = 30$ ), między 08.00 a 12.00 (42%,  $n = 30$ ) i między 04.00 a 08.00 (32%) (Fig. 19).

Czas upływający między rozpoczęciem klucia się pierwszego i ostatniego pisklęcia w lęgu wyniósł średnio 3549.25 minut (230–7446,  $n = 4$ ), czyli nieco ponad 59 godzin. Najdłużej, bo ponad 124 godziny trwał okres klucia się piskląt w lęgu 7-jajowym (KC2002), najkrócej (prawie 4 godziny) w lęgu składającym się tylko z dwóch piskląt (Nencki2002). Czas między wykluciem pierwszego i kolejnego pisklęcia w lęgu wynosił średnio 265.7 minut (93–774,  $n = 6$ ), czyli około 4.5 godziny. Najszybciej drugie piskle klucło się w dwóch gniazdach monitorowanych w 2001 — KC2001 (5 piskląt) i PAP2001 (4 pisklęta), odpowiednio w czasie 93 i 95 minut po pierwszym. W innym gnieździe z 5 młodymi, czas między kluciami był wyższy — 171 minut (Nencki2003), chociaż i tak krótszy niż w lęgu z dwoma pisklętami (Nencki20020, gdzie oba młode wykuły się w odstępie 230 minut. Podobny wynik uzyskano w gnieździe z siedmioma pisklętami — 228 minut (KC2002). Największy odstęp dzielił pierwsze dwa pisklęta w lęgu składającym się z sześciu piskląt — 774 minut (Sejm2000).

### **4.5. Wielkość zniesienia**

#### **4.5.1. Materiał i metody**

W Warszawie nie prowadzono indywidualnego znakowania pustulek, przez co w większości wypadków niemożliwe było określenie, czy osobniki zajmujące to samo stanowisko były tymi samymi, które zasiedlały je rok wcześniej. Przyjmując jednak nawet założenie, że przez kolejne lata dane stanowisko było zajmowane przez te same ptaki, zgromadzone dane dotyczące wielkości zniesień traktowałem jako dane niezależne. Zgodnie bowiem z wynikami uzyskanymi przez Meijera et al. (1988) dla

pustułek (a także innych gatunków — Pietiäinen 1989, Korpimäki 1990), te same samice pustułek w kolejnych latach mogą składać różną liczbę jaj.

#### 4.5.2. Wyniki

W okresie od 1999 do 2004 zebrałem dane z 87 zniesień pustułek. W analizach dotyczących wielkości zniesień pominąłem jeden przypadek (z 2002) zniesienia 1-jajowego. Uznałem, że był to przypadek przerwania znoszenia połączony z porzuceniem stanowiska lęgowego (Village 1990). W dwóch innych gniazdach także zaobserwowałem przerywanie składania. W jednym z nich (w 2000) do 5 jaj samica dołożyła po kilku dniach jeszcze jedno. W innym (w 2003) samica przerwała znoszenie po złożeniu pierwszego jaja. Po upływie kilkunastu dni ten sam osobnik dołożył kolejne jaja. W obu przypadkach ze wszystkich jaj wykluły się pisklęta, dlatego uznałem je za pełne zniesienie. W poszczególnych latach liczba gniazd, dla których uzyskałem dane wahała się od 10 (1999 i 2000), 13 (2001), 15 (2004) do 16 (2003) i 23 (2002).

##### 4.5.2.a. Średnia wielkość zniesienia i różnice między sezonami

Średnia ( $\pm$  SD) wielkość zniesienia pustułek w Warszawie w okresie badań wynosiła 5.4 jaja ( $\pm$  0.8) i wykazywała nieznaczne wahania międzysezonowe (4.9–5.6, Fig. 20). Różnice w wielkości zniesienia między poszczególnymi sezonami nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(5, N=87)} = 8.13$ ,  $p = 0.15$ ).

Najmniejsze lęgi złożone były z trzech jaj, najliczniejsze — z siedmiu. Dominowały zniesienia składające się z sześciu (48.3% wszystkich zniesień) i pięciu jaj (36.8%). Znacznie rzadsze były zniesienia składające się z czterech jaj (8%), natomiast najmniejsze — trzy- i siedmio jajowe były bardzo rzadkie (odpowiednio 4.6% i 2.3%) (Fig. 21). W poszczególnych sezonach najczęstsze były zniesienia z pięciu i sześciu jaj (Fig. 22), chociaż w różnych sezonach dominowały zniesienia z jednej bądź drugiej grupy.

##### 4.5.2.b. Zmiany wielkości zniesienia w trakcie sezonu

Dokładną datę rozpoczęcia składania jaj udało mi się określić jedynie w przypadku 29 gniazd. W poszczególnych sezonach liczba gniazd o znanej dacie rozpoczęcia lęgów wahała się od 1 (1999) do 8 (2003). Porównanie zależności między terminem składania jaj (wyrażonym w dniach od 01.03) a liczbą jaj w zniesieniu nie wykazało żadnej istotnej statystycznie zależności (Fig. 23). Również po zgrupowaniu terminów składania w dekady, zmiany wielkości zniesienia pozostały nieistotne statystycznie ( $R^2 = 0.4586$ ,  $p = 0.09$ ,  $n = 7$ ).

##### 4.5.2.c. Wielkość zniesienia a miejsce gniazdowania

W okresie badań wielkość zniesienia w czterech strefach miasta (C, SC, SB i E) była podobna i wynosiła od 5.1 do 5.5 (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N=86)} = 2.1$ ,  $p = 0.55$ ). Przy podziale na dwie strefy, we wszystkich latach średnia wielkość zniesień wynosiła, odpowiednio 5.4 i 5.2. Natomiast na terenach pozamiejskich (próba z okolic Siedlec,  $n = 11$ ) — 5.2. Różnice między poszczególnymi grupami nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2, n=86)} = 0.25$ ,  $p = 0.9$ ).

W trzech strefach — C, SC i SB, dominowały zniesienia składające się z 6 jaj (44–57%). Jedynie w strefie E większość zniesień miała 5 jaj (75%) (Fig. 24). Nie stwierdziłem istotnych różnic w rozkładzie wielkości zniesień także w obszarach I oraz II, chociaż w obszarze I dominowały zniesienia składające się z 6 jaj (48%), a w II — zniesienia 5-jajowe (45%) (Fig. 25). Zniesienia składające się z 7 jaj znaleziono wyłącznie w obu centralnych strefach Warszawy (C i SC). W Siedlcach dominowały zniesienia 5- i 6-jajowe (po 40%). W pozostałych zniesieniach (20%) były 4 jaja.

Wielkość zniesień pustulek nie była związana z odsetkiem zwartej zabudowy w środowiskach wokół stanowisk lęgowych ( $R^2 = 0.002$ ,  $p = 0.91$ ) (Fig. 26).

Nie znalazłem korelacji między wielkością zniesienia a głębokością niszy gniazdowej oraz wymiarami pola dna niszy (Fig. 27 a–c). Także grupując nisze gniazdowe w dwa zbiory, gdzie linią podziału była mediana głębokości: małe (płytsze niż 44 cm) i duże (głębsze niż 44 cm), różnice wielkości zniesień nie były istotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.072$ ,  $n_1 = 36$ ,  $n_2 = 22$ ,  $p = 0.94$ ). Podobne wyniki otrzymałem grupując nisze gniazdowe w zależności od wielkości pola dna niszy (większe i mniejsze od mediany rozmiarów) (Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.47$ ,  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 37$ ,  $p = 0.64$ ).

## 4.6. Wymiary jaj

### 4.6.1. Materiał i metody

By uzyskać porównywalne wyniki, długość i szerokość jaj mierzyłem między 14 a 21 dniem od złożenia pierwszego jaja. Pomiarów dokonywałem za pomocą suwmiarki z dokładnością do 0.1 mm. Jaja były ważone na przenośnej wadze TANITA 1475T z dokładnością do 1 g. Objętość obliczałem w oparciu o wzór podany przez Hoyta (w Wiebe & Bortolotti 1995):

$$V \text{ (mm}^3\text{)} = B^2 \times L \times 0.51,$$

gdzie V — objętość, B — szerokość, L — długość.

Dla wszystkich mierzonych jaj określiłem także współczynnik kształtu:

Wstępne wyniki pomiarów jaj pustulek zgromadzone w czasie badań prowadzonych w 2002 zostały opublikowane w pracy Rejt & Raczyńska (2003) (Załącznik I). W niniejszym opracowaniu poszerzono je i uzupełniono o materiał zebrany w dwóch kolejnych sezonach.

#### 4.6.2. Wyniki

##### 4.6.2.a. Długość, szerokość, masa, wskaźnik kształtu i wielkość jaj

Podczas trzech lat badań (2002–2004) przeprowadziłem pomiary szerokości, długości i objętości 131 jaj pustulek zaś masy — 71 jaj z 25 pełnych zniesień. 17 z nich stanowiły lęgi o pełnym kluciu (68%), 7 — o kluciu częściowym (28%), zaś w jednym przypadku ze złożonych jaj nie wykluły się pisklęta (4%). Najwięcej było zniesień 5-jajowych (48%,  $n = 12$ ) i 6-jajowych (36%,  $n = 9$ ), najmniej — 3- i 7-jajowych (po 4%,  $n = 1$ ). Średnia wielkość jaj pustulek ( $\pm$  SD) w Warszawie wyniosła 39.61 mm ( $\pm$  1.8) x 31.87 mm ( $\pm$  1.2) (min.–max. 31.4–44.5 mm; 28.8–35.8 mm), masa — 20.7 g ( $\pm$  1.7), objętość — 20.42 cm<sup>3</sup> ( $\pm$  2.6) (13.28–29.1 cm<sup>3</sup>).

Długość i szerokość były parametrami o stosunkowo niewielkim współczynniku zmienności  $V$  ( $V = SD/X$ ), wynoszącym odpowiednio 4.5% i 3.7%. Znacznie bardziej zmienna była masa jaj wynosząca 8.1% i objętość jaj — 12.9%. Skrajne wyniki otrzymane dla kształtu jaj wskazują, że wśród jaj pustulek można znaleźć zarówno jaja długie i wąskie, jak również niemal okrągłe.

##### 4.6.2.b. Porównanie wymiarów jaj w różnych sezonach i strefach

W poszczególnych latach nie stwierdziłem różnic w długości jaj (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2, n = 25)} = 1.614$ ,  $p = 0.45$ ), szerokości (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2, n = 25)} = 0.27$ ,  $p = 0.99$ ) i objętości (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2, n = 25)} = 0.37$ ,  $p = 0.83$ ) (Tab. 1). W dwóch strefach miasta: I i II, wymiary jaj były podobne (długość: Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.73$ ,  $p = 0.46$ ,  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 8$ ; szerokość: Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.79$ ,  $p = 0.43$ ,  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 8$ ; objętość: Mann-Whitney U-test,  $Z = 1.12$ ,  $p = 0.27$ ,  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 8$ ).

Współczynnik kształtu wyniósł średnio 0.806 (0.714–0.917). W poszczególnych latach wahał się od 0.811 ( $\pm$  0.04), 0.808 ( $\pm$  0.03) do 0.794 ( $\pm$  0.04) jednak różnice były nieistotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2, n = 25)} = 1.339$ ,  $p = 0.51$ ). Także w zniesieniach z obszarów I i II nie było różnic w wartości współczynnika (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.9$ ,  $p = 0.37$ ), chociaż zniesienia z gniazd znajdujących się w obszarze II wykazywały znaczny rozrzut wartości w porównaniu z obszarem I. Współczynnik

kształtu był także podobny w zniesieniach składających się z 5 i 6 jaj (Mann-Whitney U-test,  $Z = -1.137$ ,  $p = 0.256$ ).

Dla 8 stanowisk, w których pomiary jaj prowadziłem w dwóch (stanowiska: KC, Puławska, Sejm B oraz Skalbmierska 18) lub trzech (B/G, BGK1, BGK2 i Nowolipki) kolejnych sezonach możliwe było określenie korelacji między wymiarami (długość, szerokość, objętość i masa jaj) a kolejnymi sezonami. Na trzech stanowiskach (Nowolipki, Puławska, Sejm B) stwierdziłem korelacje dodatnią przynajmniej dwóch parametrów (długość, szerokość, objętość, masa) jaj w poszczególnych latach (Tab. 2). Na stanowisku KC szerokość i wielkość jaj były ujemnie skorelowane z sezonami, podczas gdy długość jaj zwiększała się (wykazywała korelacje dodatnią) w kolejnych latach. Na stanowisku BGK 1 stwierdziłem korelację ujemną szerokości i wielkości jaj w kolejnych sezonach. Dla dwóch stanowisk (B/G i Skalbmierska 18) nie stwierdziłem żadnej korelacji poszczególnych parametrów jaj i kolejnych sezonów (Tab. 2).

#### **4.6.2.c. Porównanie wymiarów jaj w lęgach różnej wielkości i o różnym sukcesie klucia**

Przeprowadziłem także porównanie wielkości jaj w lęgach składających się z pięciu i sześciu jaj. Zniesienia o innej liczbie jaj były zbyt nieliczne, by można było dokonać porównań. Nie stwierdziłem różnic wielkości między oboma grupami (długość: Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.18$ ,  $p = 0.86$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 9$ ; szerokość: Mann-Whitney U-test,  $Z = -1.03$ ,  $p = 0.3$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 9$ ). Porównując ze sobą zniesienia 5- i 6-jajowe również nie stwierdziłem różnic w ich średniej objętości (Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.852$ ,  $p = 0.39$ ).

Wszystkie parametry wielkości jaj były także podobne w lęgach o kluciu całkowitym i częściowym (długość: Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.54$ ,  $p = 0.59$ ,  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 7$ ; szerokość: Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.6$ ,  $p = 0.55$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 9$ ; objętość: Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.41$ ,  $p = 0.68$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 9$ ).

### **4.7. Sukces lęgowy i straty**

#### **4.7.1. Materiał i metody**

Dane dotyczące sukcesu lęgowego (patrz 3. Terminologia) i strat w lęgach zebrałem w okresie od 1999 do 2004 na obszarze całego miasta.

W przypadku stwierdzenia niewyklutych jaj, nie usuwałem ich z gniazd do wylotu młodych aby określić czy i jak długo pozostają w niszach lęgowych (Rejt 2005). W latach 2000–2002 los niewyklutych jaj monitorowałem w 17 gniazdach pustulek. Dwa gniazda zostały opuszczone po złożeniu jaj i nie brałem ich pod uwagę podczas dalszych analiz.

Pomiary masy piskląt przeprowadziłem w 26 gniazdach w okresie od pierwszego (dzień klucia) do 25 dnia życia. Dane z kolejnych dni uzyskiwałem z 2–21 gniazd o różnej liczbie piskląt, biorąc pod uwagę wyłącznie te bez strat w lęgach.

## **4.7.2. Wyniki**

### **4.7.2.a. Średni sukces klucia i los jaj niewyklutych**

Średni sukces klucia pustulek podczas całego okresu badań w Warszawie wyniósł 90.6% (n = 6 lat). W poszczególnych sezonach wahał się od 83.9% (1999) do 100% (2001). Oznacza to, że maksymalnie z 16% jaj nie wykluwały się pisklęta.

Sukces klucia w różnych strefach miasta wahał się od 94.2% w gniazdach znajdujących się strefie C, do 83% u pustulek ze strefy SB. Wartości pośrednie (88.9%) stwierdziłem w gniazdach ptaków ze strefy SC.

Spośród 15 analizowanych lęgów o częściowym kluciu, w 7 (47%) z nich niewyklute jaja znikły w czasie tygodnia od wykluwania się ostatniego pisklęcia (Tab. 3). W pozostałych gniazdach niewyklute jaja pozostawały do wylotu piskląt. Średnia liczba wykłutych piskląt była wyższa w gniazdach, z których niewyklute jaja znikły ( $4.1 \pm 1.21$ ) w porównaniu z gniazdami, w których jaja pozostawały do wylotu piskląt ( $3.1 \pm 1.36$ ), jednak różnice nie były istotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $n_1 = 7$ ,  $n_2 = 8$ ,  $z = 1.40$ ,  $p = 0.14$ ). W jednym z monitorowanych kamerami gniazd, trzy dni po wykłuciu ostatniego z piskląt, samica wykorzystwała niewyklute jajo jako pokarm dla piskląt, 3 godziny 27 min. po jego składowaniu wewnątrz gniazda i dwóch karmieniach zdobyczą składowaną w gnieździe (Fot. 17, Rejt 2005, Załącznik II).

### **4.7.2.b. Produkcja młodych**

Liczba piskląt w gniazdach pustulek wynosiła średnio 4.7/parę z sukcesem (n = 89 lęgów) bądź 4.5 na parę lęgową (n = 92). W poszczególnych sezonach pustulki miały od 4.3 do 4.9 piskląt/parę z sukcesem i 4.1–4.7 piskląt/parę lęgową (Fig. 28). Różnice między latami nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(5, N=89)} = 3.33$ ,  $p = 0.65$ ) dla par z sukcesem. Największy odsetek stanowiły gniazda z pięcioma pisklętami (37%). Nieco mniej było lęgów z sześcioma (24%) i czterema pisklętami (20%) (Fig. 29). W poszczególnych sezonach dominowały lęgi składające się z pięciu bądź sześciu piskląt. Jedynie w 1999 dominowały gniazda z czterema pisklętami (Fig. 30).

Liczba podlotów w gniazdach pustulek wyniosła średnio 4.4/parę z sukcesem (n = 88 lęgów) i 4.2/parę lęgową (n = 96 lęgów). Ich liczba w poszczególnych latach wahała się od 3.9 do 5.0 podlotów/parę z sukcesem i 3.7–4.4 podlotów/parę lęgową (Fig. 31). Różnice nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, n=90)} = 5.68$ ,  $p = 0.34$ ) dla par z sukcesem. Najwięcej było gniazd z których wyszło pięć podlotów (40%), cztery

(19%) oraz trzy i sześć (odpowiednio 16% i 15%) (Fig. 32). W kolejnych sezonach dominowały lęgi z których wyszło pięć bądź sześć piskląt (Fig. 33).

Liczba piskląt/parę z sukcesem w gniazdach w czterech strefach miasta (C, SC, SB i E) wynosiła od 4.5 do 5.5 i nie była istotnie różna (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 88)} = 1.91$ ,  $p = 0.59$ ). Porównanie średniej liczby piskląt w obszarach I (4.8) i II (4.5) również nie wykazało istotnych statystycznie różnic (Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.21$ ,  $p = 0.65$ ). Liczba podlotów/parę z sukcesem nie różniła się między strefami C, SC, SB i E (4.1–4.8; Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 87)} = 2.33$ ,  $p = 0.51$ ), a także między obszarami I i II (odpowiednio, 4.7 i 4.2; Mann-Whitney U-test,  $Z = 1.14$ ,  $p = 0.29$ ).

Lęgi z pięcioma pisklętami dominowały w większości stref, stanowiąc od 39% (C i SC) do 50% (E). Jedynie w strefie SB dominowały lęgi z sześciorgiem młodych (33% lęgów) (Fig. 34). W obszarze I dominowały lęgi z 5 pisklętami (41%), natomiast w obszarze II lęgi z sześcioma i pięcioma młodymi były tak samo częste (po 29%). Gniazda z siedmioma pisklętami znaleziono tylko w obszarze I (Fig. 35).

We wszystkich strefach dominowały lęgi z pięcioma podlotami (31–48% lęgów), jedynie w strefie SB udział lęgów z czterema młodymi był taki sam (31%) jak z pięcioma. W strefie C drugą grupę pod względem liczebności stanowiły lęgi z czterema podlotami (20%), a w strefie SC — z trzema (27%) (Fig. 36). W obszarze I i II dominowały lęgi z 5 młodymi (odpowiednio 44% i 33%) (Fig. 37).

Liczba podlotów opuszczających gniazda pustulek nie była związana z odsetkiem zwartej zabudowy w środowiskach wokół stanowisk lęgowych ( $R^2 = 0.002$ ,  $p = 0.72$ ) (Fig. 38)

Nie znalazłem korelacji między liczbą podlotów a głębokością niszy gniazdowej oraz wymiarami pola dna niszy (Fig. 39 a–c). Także grupując nisze gniazdowe w dwa zbiory, gdzie linią podziału była mediana głębokości różnice w liczbie podlotów nie były istotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $Z = 1.33$ ,  $n_1 = 26$ ,  $n_2 = 23$ ,  $p = 0.18$ , Fig. 40). Podobne wyniki otrzymałem grupując nisze gniazdowe w dwa zbiory w zależności od wielkości pola dna niszy (Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.12$ ,  $n_1 = 30$ ,  $n_2 = 18$ ,  $p = 0.9$ ).

Analizując zależność między liczbą podlotów a datą wylotu stwierdziłem, że im później w sezonie, tym liczba podlotów w lęgach spadała, jednak różnice nie były istotne statystycznie (Fig. 41). Różnice w liczbie podlotów także po przyporządkowaniu terminów wylotu do kolejnych pentad nie były istotne statystycznie ( $R^2 = 0.1866$ ,  $p = 0.21$ ). Również dzieląc wszystkie lęgi o znanej dacie wylotu na dwie grupy — wczesne i późne (datą graniczną była tu średnia data wylotu w danym sezonie), różnice w liczbie podlotów między nimi nie były istotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $Z = 1.51$ ,  $p = 0.14$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 16$ ).



#### 4.7.2.c. Średnia przeżywalność piskląt i straty

Średnia przeżywalność piskląt w ciągu 5 lat wyniosła 93.75%, a w kolejnych sezonach wahała się od 89% (2001) do 100% (2003). Na etapie pisklęcym (przed wylotem z gniazd) ginęło zatem maksymalnie 11% młodych. W czterech strefach miasta przeżywalność piskląt ( $n = 70$  gniazd) była podobna. Nieco więcej piskląt przeżywało w gniazdach w strefie centralnej (98%) w porównaniu ze strefami SC i SB, gdzie przeżywalność była niemal identyczna (odpowiednio 93.8% i 93.2%). Nie przeprowadziłem porównania w strefie E, ze względu na zbyt małą próbę.

Średni sukces wylotu wyniósł 84.9%, osiągając w poszczególnych sezonach od 84.6% (2000) do 88.9% (2001) ( $n = 4$ ).

Średnia udatność lęgów pustulek była wysoka — 93.4% ( $n = 151$ , 83–100%) (Tab. 4). Sukces lęgowy wyrażony liczbą podlotów w lęgach skutecznych wahał się od 3.9 (2000) do 5.0 (1999), natomiast liczba podlotów w gniazdach czynnych wynosiła od 3.7 (2001) do 4.4 (1999 i 2004). Minimalna produktywność pustulek, czyli średnia minimalna liczba podlotów przypadająca na zajęte gniazdo o znanym efekcie lęgu, wahała się w poszczególnych latach od 2.4 (2000) do 3.4 (2002 i 2003) (średnio — 3.1, Tab. 4). Minimalna produktywność pustulek była we wszystkich sezonach nieco wyższa w obszarze I niż w II, jednak różnice nie były istotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $Z = 1.07$ ,  $p = 0.29$ , Fig. 42).

Straty całkowite w lęgach były bardzo niskie — zarówno na etapie jaj (3.3%,  $n = 5$ ) jak i piskląt bądź podlotów (3.3%,  $n = 5$ ). W 2 przypadkach przyczyną strat całkowitych podczas inkubacji jaj było zniszczenie zniesień podczas prac remontowych, w 1 — rabunek przez kawki, w 2 przypadkach pustulki opuściły gniazdo ze zniesieniem. Na etapie pisklęcym całkowite straty w jednym z gniazd spowodowane były zablokowaniem dorosłym ptakom dostępu do młodych, w 2 przypadkach gniazda zniszczono podczas prac remontowych (pisklęta przekazywano do Miejskiego Ogrodu Zoologicznego). W kolejnych dwóch nie ustaliłem przyczyny strat. W 1 z kontrolowanych gniazd stwierdziłem stratę części jaj. Przyczyną było prawdopodobnie stoczenie się jaj z gniazda podczas opuszczania go przez samicę. W 8 gniazdach stwierdziłem straty częściowe wśród piskląt. W większości wypadków przyczyny nie były znane, najprawdopodobniej śmierci młodych pustulek była następstwem głodu. Niemal pewną przyczyną śmierci 3 piskląt w dwóch gniazdach były bliżej nieokreślone schorzenia, na co wskazywało ich nietypowe zachowanie, a także spadek masy ciała. W przynajmniej 3 przypadkach podloty przedwcześnie opuściły gniazdo wskutek nieuwagi bądź walk z rodzeństwem o zdobycz. Część z tych podlotów umieszczano na dachach w sąsiedztwie nisz gniazdowych, przekazywano do Ogrodu Zoologicznego (skąd były później wypuszczane w centrum miasta) bądź po krótkiej rekonwalescencji wypuszczano. Młode

osobniki w pełni wypierzone i zdolne do lotu znajdowane poza gniazdem nie były wliczane do puli strat lęgowych.

#### 4.7.2.d. Zmiany masy piskląt

Średnia masa piskląt w dniu klucia wyniosła 17.7 g (16–19 g,  $n = 15$  gniazd) a 25 dnia — 229.8 g (223.5–236 g,  $n = 2$  gniazda). Średnia masa piskląt w kolejnych dniach życia stale rosła do 19 dnia. Po tym okresie masa piskląt stabilizowała się na poziomie około 220–230 g (Fig. 43). Porównanie średniej masy piskląt pochodzących z lęgów 4- ( $n = 4$ ), 5- ( $n = 11$ ), 6- ( $n = 7$ ) i 7-pisklęcych ( $n = 2$ ) nie wykazało istotnych różnic 1 dnia życia piskląt (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 29)} = 1.7$ ,  $p = 0.64$ ), 5 (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 61)} = 4.37$ ,  $p = 0.22$ ), 10 (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 44)} = 4.63$ ,  $p = 0.2$ ) i 15 (porównanie tylko lęgów z 4 i 5 pisklętami, Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(1, N = 19)} = 2.26$ ,  $p = 0.13$ ).

W 2002 i 2003 dzięki badaniom genetycznym możliwe było dokładne określenie płci ważonych piskląt (Rejt et al. 2004, 2005). Przeprowadzone porównania średnich mas wszystkich samców i samic wykazały brak różnic 10 dnia życia (Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.14$ ,  $p = 0.89$ ,  $n_1 = 18$ ,  $n_2 = 16$ ), natomiast masy samców i samic wyraźnie różniły się w 18 dniu życia piskląt (Mann-Whitney U-test,  $Z = -1.96$ ,  $p = 0.05$ ,  $n_1 = 5$ ,  $n_2 = 4$ ). Różnic nie zaobserwowano ani 10 ani 18 dnia życia piskląt gdy do obliczeń użyto średnie masy piskląt z poszczególnych gniazd (odpowiednio, Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.14$ ,  $p = 0.89$ ,  $n_1 = 6$ ,  $n_2 = 7$ ; Mann-Whitney U-test,  $Z = -1.7$ ,  $p = 0.083$ ,  $n_1 = 2$ ,  $n_2 = 3$ ).

### 4.8. Wpływ zapasów pokarmu na wzrost i śmiertelność piskląt

#### 4.8.1. Materiał i metody

Badania nad tworzeniem i wykorzystywaniem składów pokarmu przez warszawskie pustułki prowadziłem w 2002 r. (Rejt 2006). W eksperymencie wykorzystałem 12 gniazd pustulek usytuowanych w różnych punktach miasta. W czterech z nich (grupa eksperymentalna, F) wykładałem codziennie pokarm (myszy), osiem pozostałych traktowałem jako gniazda kontrolne (NF). W obu grupach przed rozpoczęciem eksperymentu liczba piskląt wynosiła odpowiednio (średnia  $\pm$  SD):  $5.5 \pm 1.3$  piskląt w grupie F (4, 5, 6 i 7 piskląt w kolejnych gniazdach) oraz  $5.4 \pm 1.1$  piskląt w grupie NF (2 x 4, 2 x 5, 3 x 6 i 7 piskląt w kolejnych gniazdach). Różnice między grupami nie były istotne statystycznie (Mann-Whitney U test,  $z = 0.17$ ,  $P = 0.86$ ). Gniazda do eksperymentu wybierałem przypadkowo, starając się by stanowiska z obu grup znajdowały się w podobnych środowiskach i sąsiedowały ze sobą.

Wszystkie gniazda z grupy F i większość z grupy NF kontrolowałem codziennie między 08.00 a 12.00. Wybór godzin wynikał z faktu, iż znacząca część stanowisk

znajdowała się na budynkach, do których dostęp był ograniczony. Pisklęta ważyłem codziennie za pomocą przenośnej wagi TANITA 1475T z dokładnością do 1 g począwszy od pierwszego dnia po wykluciu pierwszego pisklęcia. Gdy najstarsze pisklę osiągnęło wiek 11 dni, u wszystkich młodych w gnieździe przeprowadziłem także pomiar długości skoku, z dokładnością do 0.1 mm. Do każdego z gniazd w grupie eksperymentalnej F codziennie dostarczałem martwe myszy — po jednej na każde pisklę. Wszystkie myszy były naturalnie ubarwione — brązowe bądź szarawe. Nie podawałem pustułkom gryzoni białych bądź kontrastowo ubarwionych. Masa myszy użytych w eksperymencie wynosiła średnio ( $\pm$  SD)  $22.3 \text{ g} \pm 6.2$ , co odpowiada mniej więcej połowie dziennego zapotrzebowania pokarmowego piskląt pustułki (Masman et al. 1989). Podawanie myszy rozpoczynałem dzień po wykluciu się pierwszego pisklęcia. Zarówno nietknięte jak i częściowo zjedzone myszy pozostałe następnego dnia po podaniu były codziennie zabierane, podobnie jak resztki znajdujące w gniazdach z grupy NF. Dwa spośród gniazd grupy eksperymentalnej F były monitorowane całodobowo za pomocą kamer STEP-400 umieszczonych wewnątrz gniazd, dzięki czemu możliwe było śledzenie sposobu i tempa wykorzystywania dodatkowego pokarmu dostarczanego do gniazd.

Eksperymenty w poszczególnych gniazdach zakończono jedenastego dnia po wykluciu się pierwszego z piskląt by uniknąć strat wynikających z przedwczesnego opuszczenia gniazd przez młode pustułki (Rejt 2006, Załącznik III).

#### 4.8.2. Wyniki

W czterech gniazdach z grupy kontrolnej NF średnia liczba piskląt zmniejszyła się w trakcie trwania eksperymentu do  $4.9 \pm 1.5$  ( $n = 8$ ). Mimo tego, różnice w liczbie piskląt między grupą NF a grupą eksperymentalną F pozostały nieistotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $z = 0.69$ ,  $p = 0.5$ ).

Różnice w średniej masie ciała piskląt ( $\pm$  SD) z grupy eksperymentalnej F ( $125.0 \text{ g} \pm 21.6$ ) i grupy kontrolnej FN ( $115.0 \text{ g} \pm 29.6$ ; wszystkie gniazda, zarówno ze stratami piskląt jak i bez strat) w 11 dniu trwania eksperymentu sięgały 10 g, były nieistotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.85$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 26$ ,  $p = 0.4$ ). Codziennie pomiary zmian masy ciała piskląt wykazały, że pisklęta z grupy F były zawsze nieco cięższe od piskląt z grupy kontrolnej NF, jednak te różnice także nie były istotne statystycznie (Fig. 44). Przeprowadziłem także porównanie między gniazdami, w których stwierdziłem przypadki śmierci piskląt a gniazdami, w których liczba piskląt pozostała stała do końca trwania eksperymentu: grupa F ( $n = 4$  gniazd; w grupie F nie było strat piskląt), grupa kontrolna NF bez strat (NFn1,  $n = 4$ ), grupa kontrolna NF w której zanotowałem przypadki śmiertelności piskląt (NF1,  $n = 4$ ). Porównanie to nie wykazało istotnych statystycznie różnic w masie ciała piskląt jedenastego dnia życia (Kruskal-

Wallis ANOVA,  $H_{(2, N = 48)} = 2.65$ ,  $p = 0.26$ ). Porównanie średniej masy ciała piskląt z grup F i NFnl jedenastego dnia trwania eksperymentu wykazało brak różnic (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.08$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 18$ ,  $p = 0.93$ , Tab. 5). Także różnice w masie ciała piskląt z grup F i NF1 nie były istotne statystycznie, jednak wykazywały słabą tendencję w kierunku niższej masy ciała piskląt z grupy kontrolnej NF1 (Mann-Whitney U-test,  $Z = 1.74$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 8$ ,  $p = 0.082$ , Tab. 5).

Brak różnic stwierdziłem także przy porównaniu długość skoku piskląt z grup F i NFnl (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.72$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 18$ ,  $p = 0.47$ , Tab. 5).

Średnia masa ciała najstarszych piskląt, tj. mających 11 dni w chwili zakończenia eksperymentu była wyższa w grupie NFnl w porównaniu z grupą eksperymentalną F, jednak różnice nie były istotne statystycznie (Mann-Whitney U-test,  $Z = 1.47$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 8$ ,  $p = 0.14$ , Tab. 5). Masa najstarszych piskląt w grupie kontrolnej NF1 była niższa w porównaniu z pisklętami w podobnym wieku z grupy kontrolnej NFnl (Mann-Whitney U-test,  $Z = 2.04$ ,  $n_1 = 8$ ,  $n_2 = 3$ ,  $p = 0.04$ ). Długość skoku piskląt w grupie F i NF była podobna (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.098$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 10$ ,  $p = 0.92$ ).

Wszystkie gniazda użyte w eksperymencie podzieliłem na cztery grupy w zależności od liczby piskląt: grupa eksperymentalna z  $\geq 5$  pisklętami (Fb,  $n = 3$  gniazd), grupa eksperymentalna z  $< 5$  pisklętami (Fs,  $n = 1$ ), grupa kontrolna z  $\geq 5$  pisklętami (NFb,  $n = 4$ ) i grupa kontrolna z  $< 5$  pisklętami (NFs,  $n = 1$ ). Porównałem masy ciała piskląt jedenastego dnia eksperymentu (Tab. 6). Nie stwierdziłem żadnych różnic między średnią masą piskląt w dwóch grupach eksperymentalnych. W przypadku grup kontrolnych, średnia masa ciała piskląt w grupie NFb była wyższa niż w NFs. Jednak różnice nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 48)} = 0.55$ ,  $p = 0.76$ ). Podobne wyniki uzyskałem porównując ze sobą wyłącznie gniazda, gdzie nie było przypadków śmiertelności piskląt (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3, N = 48)} = 0.007$ ,  $p = 0.99$ ).

## 4.9. Płeć piskląt

### 4.9.1. Materiał i metody

W 2002 i 2003 zebrałem próbki krwi od 158 piskląt pustulek (decyzja Komisji Etycznej No 157/2002) pochodzących z 34 gniazd z obszaru Warszawy. Gniazda przyporządkowałem do dwóch grup: I — w centralnej części miasta (C/SC) i II — w strefie obrzeży Warszawy (SB/E).

Od każdego pisklęcia pobrałem kroplę krwi z żyły ramieniowej. Pobranie materiału przeprowadziłem u piskląt starszych niż 10 dni by uniknąć strat wynikłych z pozyskania krwi, tym bardziej, że od części osobników pobrałem także  $1 \text{ mm}^3$  krwi do badań nad zawartością PCB. Próbkę zebrałem na karty FTA (FTA Gene Guard System,

Life Technologies). Próbę kontrolną krwi oraz próbkę piór pozyskałem także od dorosłego samca i samicy pustułki pochodzących z kolekcji Warszawskiego Ogrodu Zoologicznego, w celu sprawdzenia dokładności metody. Dla części gniazd określiłem termin zniesienia pierwszego jaja, co dało możliwość dokonania podziału na lęgi wczesne i późne (Rejt & Raczyńska 2003). Staralem się także określić kolejność klucia pierwszego, drugiego i ostatniego pisklęcia.

Verboven et al. (2002) stwierdzili, że proporcje płci piskląt w lęgach konkretnych samic w kolejnych latach są różne. Podobne wyniki uzyskano także dla innych gatunków dziennych ptaków drapieżnych (np. Vaali 2004). Dlatego też w badaniach nad proporcją płci u piskląt pustulek w Warszawie materiał uzyskany z tych samych stanowisk (a więc takich, w których w kolejnych sezonach do lęgów mogły przystępować te same ptaki, Riddle 1993b) zostały potraktowane łącznie.

DNA do badań płci pustulek wyizolowałem z kart FTA zgodnie z procedurą dostarczoną przez producenta. W jednym przypadku materiał pozyskałem z tkanek (mięśni) martwego pisklęcia. Płeć piskląt identyfikowałem metodami molekularnymi. W badaniach posłużono się jedną z odmian klasycznej reakcji PCR, tzw. technikę multiplex PCR, która umożliwia jednoczesną amplifikację więcej niż jednego fragmentu DNA. Wykorzystano informację o sekwencji intronu A genów CHD1Z i CHD1W umieszczonych w bazie GenBank. Gen CHD1, czyli gen homohelikazy wiążącej DNA był pierwszym genem opisanym dla chromosomów płciowych ptaków. Reakcję zaprojektowano tak, aby amplifikacji ulegał jednocześnie fragment intronu A genu CHD1Z o wielkości 397 par zasad, oraz fragment intronu A genu CHD1W o wielkości 202 par zasad. Dzięki temu uzyskane w reakcji PCR fragmenty DNA można było łatwo rozdzielić metodą elektroforezy na żelu agarozowym. Jeśli w danej próbce stwierdzono występowanie dwóch fragmentów, świadczyło to, że osobnik jest samicą (genotyp ZW), jeśli jednego — samcem (genotyp ZZ). Dokładniejszy opis procedur podano w pracy Rejt et al. (2005) (Załącznik IV).

Dla szeregu gatunków udowodniono wpływ chlorowanych bifenyli oraz metali ciężkich na zmianę proporcji płci u osobników potomnych (np. Bergeron et al. 1994, Crews et al. 1995, Park et al. 1999). Przetestowano zatem hipotezę o możliwym związku skażenia pustulek z płcią piskląt. By określić zawartość chlorowanych węglowodorów we krwi piskląt pustulek, od 83 osobników z 17 gniazd pobrałem niewielką ilość krwi (około 1 mm<sup>3</sup>). W celu zwiększenia skuteczności analiz, wszystkie próbki od piskląt pochodzących z tego samego gniazda były analizowane łącznie.

#### 4.9.2. Wyniki

Udział samców w lęgach, w których wszystkie pisklęta wykluły się, co odzwierciedla proporcje płci na etapie jaj, u pustulek w Warszawie wyniosła 51.4% (n = 109), nie odbiegała zatem znacząco od stosunku 1:1 (Rejt et al. 2005). W obu latach badań udział samców w lęgach był podobny 50% w 2002 r. i 53.3% w 2003 r. ( $\chi^2 = 0.118$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.732$ ,  $n = 109$ ). W lęgach, w których zaobserwowałem przypadki klucia częściowego (n = 34) udział samców wśród piskląt sięgał 61.8% jednak odchylenie od parytetu nie było istotne statystycznie ( $\chi^2 = 0.497$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.481$ ,  $n = 34$ ). W lęgach ze stratami piskląt (n = 3) dominowały samice (70%), jednak z uwagi na skrajnie niewielką liczebność próby wyniki nie były istotne statystycznie ( $\chi^2 = 1.67$ ,  $p = 0.197$ ,  $n = 12$ ) (Tab. 7).

W większości lęgów (dane łączne dla lęgów z kluciem kompletnym i częściowym) skażenie krwi piskląt organochlorowcami było niskie — średni poziom skażenia wynosił 55.06 ppm (0–252.828, n = 14). Porównanie między grupą centralną (I, 97.14 ppm; 0–252.828, n = 6) i podmiejską (II, 23.5 ppm; 0–107.172, n = 8) wykazało brak istotnych statystycznie różnic w poziomie skażeń (U-test,  $U = 16.5$ ,  $p = 0.33$ ). Najwyższe wartości skażeń krwi piskląt w Warszawie stwierdziłem dla trzech stanowisk usytuowanych w centralnej części (143.946 ppm, 170.262 ppm i 252.828 ppm). Zaobserwowałem tendencję do zmniejszania się udziału samców w lęgach wraz ze wzrostem poziomu skażeń, jednak różnice nie były istotne statystycznie ( $r = -0.3206$ ,  $F = 1.3749$ ,  $n = 14$ ).

Udział samców w lęgach należących do obu wydzielonych grup wykazał istotne różnice. W grupie centralnej samce stanowiły zaledwie 43.5% piskląt, podczas gdy w grupie podmiejskiej ich udział sięgał 65% ( $\chi^2 = 4.695$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.03$ ,  $n = 109$ ).

Porównując ze sobą wszystkie lęgi z pełnym kluciem stwierdziłem, że proporcja samców w lęgach zmienia się w trakcie sezonu lęgowego i zależy od terminu składania jaj. W lęgach wczesnych i bardzo późnych samce dominowały wśród piskląt w porównaniu z lęgami ze środka sezonu (Fig. 45). Takiego rozkładu nie stwierdziłem w lęgach z grupy I ( $R^2 = 0.17$ ,  $p = 0.39$ ,  $n = 13$ ), był jednak wyraźny w lęgach z grupy II ( $R^2 = 0.79$ ,  $p = 0.02$ ,  $n = 6$ ).

Samce dominowały w lęgach w których było 7 piskląt, stosunek 1:1 był zachowany w lęgach z 6 pisklętami, natomiast w lęgach gdzie było 5 piskląt samce stanowiły zaledwie 20% piskląt ( $\chi^2 = 5.802$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.055$ ,  $n = 37$ ), jednak ta prawidłowość została stwierdzona tylko we wczesnych lęgach. W lęgach późnych nie było istotnych statystycznie różnic ( $\chi^2 = 0.914$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.633$ ,  $n = 72$ ).

Wśród piskląt, które kluły się jako pierwsze samce stanowiły zaledwie 22.2%, natomiast ich udział wzrastał do 66.7% wśród kolejnych piskląt ( $\chi^2 = 6.039$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.049$ ,  $n = 47$ ). Nie stwierdziłem przy tym żadnych różnic w obu latach dla ostatnich ( $\chi^2$

= 0.084, df = 1, p = 0.0772, n = 17) i pierwszych piskląt ( $\chi^2 = 1.286$ , df = 1, p = 0.257, n = 18).

#### **4.10. Pokarm pustulek w okresie lęgowym**

##### **4.10.1. Materiał i metody**

Badania składu pokarmu podczas sezonu lęgowego (marzec–lipiec) prowadziłem dla 24 różnych stanowisk: 16 w 1998, 13 w 1999, 8 w 2000, 12 w 2001, 1 w 2002 i 4 w 2003. Pięć stanowisk kontrolowałem przez okres czterech lat, cztery — przez trzy sezony, kolejne sześć przez dwa. Dla dziewięciu stanowisk zebrałem dane wyłącznie z jednego sezonu. W sumie zebrałem 858 wypluwek w okresie poprzedzającym składanie jaj (marzec) i 1808 wypluwek w okresie lęgowym (kwiecień–lipiec). Na poszczególnych stanowiskach zebrałem w pierwszym okresie 133–623 wypluwek (śr. 301) i 23–286 w okresie drugim (śr. 171). Taki podział przyjąłem w oparciu o dotychczasowe wyniki badań nad warszawską populacją pustulek (Romanowski 1996, Rejt 2004b). Do porównań między stanowiskami i/lub latami użyłem jedynie danych pochodzących z tych stanowisk, dla których zebrałem przynajmniej 15 wypluwek w sezonie (Rejt 2004b).

Z uwagi, iż w niektórych pracach porównanie składu pokarmu pustulek oparto nie o całkowitą liczę osobników i ich procentowy udział w pokarmie a o frekwencję (tzn. procent wypluwek zawierających szczątki owadzie), również w niniejszej pracy otrzymane wyniki przeliczyłem tak, by można było je porównać z danymi literaturowymi (np. Kübler et al. 2005). Także udział owadów w pokarmie pustulek przedstawiłem jako frekwencje (Rejt 2004b).

Zachowane w wypluwkach czaszki ssaków oznaczałem przy pomocy klucza Pucka (1984) i w oparciu o własną kolekcję czaszek drobnych ssaków. Ptaki stanowiące zdobycz pustulek identyfikowałem na podstawie zachowanych kości długich (ramieniowej i udowej), fragmentów dziobów (Moreno 1985, März 1987), płytek podniebiennych (Yalden & Warburton 1979) i piór znalezionych w zrzutkach (Day 1966). Gady (głównie jaszczurki) identyfikowałem przede wszystkim dzięki znajdowanym w wypluwkach łuskom, tworzącym błyszczącą warstwę na powierzchni wypluwek (Davis 1975), a także dzięki zachowanym kościom szkieletu osiowego (März 1987). Liczbę kręgowców generalnie określałem w każdej wypluwce na podstawie najliczniej występujących elementów kostnych: żuchw i czaszek w przypadku ssaków, dziobów i kości długich (głównie kości ramieniowej) u ptaków. W przypadku gryzoni ich liczbę można szacować na podstawie całkowitej liczby mocnych i rozpoznawalnych górnych siekaczy (Yalden & Warburton 1979), chociaż np. Davis (1975) stwierdził obecność szczęk i pojedynczych zębów jedynie w 38% wypluwek zawierających sierść. Poza tym pustulki, podobnie jak i inne dzienne drapieżniki rozrywają i kawałkują zdobycz, tak że

z większych ofiar takich jak np. gołąb czy szczur w wypluwce nie pozostają żadne części szkieletu (Yalden & Warburton 1979, Yalden 1980, Pikula et al. 1984). Sokołowe (a więc i pustułki) bardzo skutecznie trawią zdobycz (Davis 1975) — szczególnie delikatne czaszki ptaków. Gdy zatem stwierdzałem obecność znacznej liczby piór puchowych lub przynajmniej kilku sterówek bądź lotek, uznawałem, że w zrzutce znajdował się przynajmniej jeden osobnik, nawet gdy nie udało się znaleźć żadnych elementów kostnych. Analogicznie uznawałem stwierdzenie ssaka, gdy sierść stanowiła przynajmniej 50% zawartości wypluwki. Takie postępowanie pozwala dokładniej oszacować rzeczywisty udział poszczególnych grup ofiar w diecie pustulek, chociaż i tak są to wartości przybliżone, porównywalne jednak do wyników uzyskanych tą samą metodą przez innych autorów.

W gniazdach wyposażonych w kamery starałem się zebrać dane dotyczące składu pokarmu przynieszonego pisklątom przez osobniki rodzicielskie. W 656 przypadkach (166 w I tygodniu, 311 — w II, 157 — w III, 22 — w IV tygodniu) określiłem do jakiej gromady kręgowców należą przynieszone ofiary — ssaków, ptaków bądź gadów. W obrębie grupy ssaki wydzieliłem także dwie osobne kategorie — myszy oraz norniki, zaś pozostałe ofiary określałem jako ssaki niezidentyfikowane. Określiłem czas trwania karmień poszczególnymi kategoriami ofiar w poszczególnych tygodniach.

Korelując skład pokarmu z udziałem poszczególnych siedlisk wokół gniazd, użyłem jako zmiennych wyłącznie zwartej zabudowy i terenów otwartych, gdyż tylko ich odsetek był wyraźnie różny przy porównaniach stanowisk lęgowych pustulek i losowo wybranych punktów.

#### **4.10.2. Wyniki**

##### **4.10.2.a. Skład pokarmu — udział grup ofiar**

W pokarmie pustulek w okresie badań dominowały nornikowe Microtidae, stanowiące 54% wszystkich ofiar ( $n = 2990$ ). Wśród nich najliczniejszą grupę stanowiły norniki zwyczajne *Microtus arvalis*. Oprócz norników, w okresie lęgowym pustułki w Warszawie chwytaly także myszowate Muridae (4%), ptaki Aves (9%) i gady Reptilia (2%). Udział niezidentyfikowanych ssaków wyniósł 31% (Fig. 46a, Tab. 9). Frekwencja owadów w wypluwkach wyniosła 10% ( $n = 2327$ ).

Analiza materiału z kamer (z wyłączeniem stanowisk gdzie prowadzono eksperyment pokarmowy,  $n = 5$ ) wykazała, że nornikowe stanowiły 40% wszystkich ofiar przynoszonych do gniazda w okresie karmienia piskląt. Udział mszowatych i gadów nie przekraczał 1%, zaś ptaków — 12%. Pozostałe ofiary stanowiły niezidentyfikowane ssaki ( $n = 474$ , Fig. 46b).



#### **4.10.2.b. Skład pokarmu w gradiencie urbanizacyjnym w poszczególnych sezonach**

W poszczególnych latach udział poszczególnych grup ofiar w pokarmie pustulek wykazywał znaczne różnice, bez wyraźnych trendów długoterminowych. We wszystkich strefach, w których zbierałem materiał (C, SC oraz SB i E traktowane łącznie ze względu na liczebność próby) w każdym sezonie zdecydowanie dominowały ssaki (stanowiące 67–100% ofiar kręgowych), przede wszystkim przedstawiciele rodziny Microtidae (Fig. 47). Udział ptaków nie przekraczał 20%, w większości lat ta grupa ofiar stanowiła zaledwie kilka-kilkanaście procent zdobyczy. Wyjątek stanowił sezon 2003, gdy udział ptaków w pokarmie pustulek gniazdujących w strefie C osiągnął 33% (Fig. 47). W większości sezonów (1999, 2000 i 2001) pustułki z SC chwyciły więcej ptaków niż pustułki gniazdujące w ścisłym centrum miasta (Fig. 47). Sytuację odwrotną stwierdziłem w dwu innych latach (1998 i 2003, Fig. 47). Różnice w udziale tej grupy ofiar między strefami, wyjąwszy rok 2003, nie przekraczały kilku-kilkunastu procent. W materiale zebranym ze strefy C stwierdziłem największe wahania udziału tej grupy ofiar w pokarmie — od 1% do 33%. W obu pozostałych strefach wahania udziału ptaków były zdecydowanie mniejsze (w SC — od 3% do 18%, w SB — od 0% do 13%). Najmniej licznie reprezentowane w pokarmie pustulek ze wszystkich stref byli przedstawiciele rodziny Muridae i gady. W niektórych sezonach w ogóle nie stwierdzałem ich wśród ofiar pustulek, zarówno w strefie C, jak i SC oraz SB/E (2003 dla myszowatych, 1998, 1999 i 2003 dla gadów).

#### **4.10.2.c. Skład pokarmu w zależności od udziału poszczególnych środowisk wokół gniazd**

Nie stwierdziłem żadnej korelacji udziału zwartej zabudowy ani terenów otwartych z udziałem ssaków, ptaków bądź gadów w pokarmie (Fig. 48 a–c). Brak takiej zależności był obecny zarówno podczas wczesnego okresu lęgowego (marzec) jak i późnego (kwiecień–lipiec).

#### **4.10.2.d. Skład pokarmu na stanowiskach w poszczególnych sezonach**

Na niektórych stanowiskach skład pokarmu pustulek nie zmieniał się znacząco w kolejnych sezonach. Pustułki gniazdujące na Wspólnej (C), w Instytucie Nenckiego (SC), na Makuszyńskiego (SB) czy EC Siekierki (E) co roku polowały głównie na ssaki. Ta grupa (nornikowe, myszowate i niezidentyfikowane ssaki traktowane łącznie) stanowiła 94–100% ofiar wśród kręgowców (Fig. 49). W innych stała grupą, licznie obecną w pokarmie (choć znacznie rzadszą od ssaków) były ptaki. W centrum Warszawy na stanowiskach usytuowanych na kościele św. Barbary (C) i na Sejmie (C) udział tej grupy ofiar co roku sięgał niemal 20%. Podobnie wyglądała sytuacja w obrębie

stanowisk Opacz11 i Opacz9; tam udział ptaków wahał się, odpowiednio od 10% do 17% oraz 35–39%. W części stanowisk ptaki pojawiały się w miarę licznie w pokarmie jedynie sporadycznie. W Alei Róż, PKiNn i PKiNw (C), ptaki stanowiły znaczny odsetek ofiar w jednym sezonie. W strefie II taka sytuacja miała miejsce w przypadku stanowisk Dick24 (SC) i Staffa (SB). Pustułki zajmujące to ostatnie stanowisko co roku chwytaly także sporo gadów (od 5% do 11%). Gady stanowiły także znaczny procent schwytej zdobyczy w jednym sezonie na dwóch stanowiskach usytuowanych na Pałacu Kultury i Nauki (PKiNw i PKiNs) (odpowiednio, 1998 i 2000) (Fig. 49).

#### 4.10.2.e. Zmiany składu pokarmu w trakcie sezonu

Analiza danych ze wszystkich stref łącznie wykazała że na początku sezonu lęgowego (marzec) w pokarmie pustułek udział ssaków sięgał 90–97% (w tym norników 59–85%) zaś ptaków wahał się od 2% do 9%. Gady, jeśli w ogóle były chwywane, nie stanowiły więcej niż 1–4% wszystkich ofiar chwypanych przez pustułki w danym roku na obszarze całego miasta (Fig. 50). Porównanie składu pokarmu pustułek z różnych części okresu lęgowego, wykazało, iż na początku sezonu (tj. w marcu), gdy drapieżniki rozpoczynały przygotowania do lęgów, zajmowały stanowiska i tokowały, wśród ich zdobyczy zdecydowanie dominowały ssaki — we wszystkich latach i strefach ich udział przekraczał 90%. Wyjątek stanowiła strefa SB w 2001, gdzie ten odsetek sięgał 86% (Fig. 51). Zdecydowanie dominowały nornikowe, myszowate jedynie sporadycznie osiągały udział rzędu 10% (SC w 1999), jednak były stwierdzane we wszystkich strefach. Udział ptaków wahał się od 0% do 8%, ale stale występowały w pokarmie pustułek tylko w strefie SC i SB. W 1999 nie stwierdziłem ich w pokarmie pustułek w centrum Warszawy, rok później stanowiły w tej strefie zaledwie 1% ofiar wśród kręgowców chwypanych przez sokoły. Gady nie były stwierdzane na wszystkich stanowiskach, ich udział nie przekraczał 7% (0–4%).

Analiza składu pokarmu pustułek w okresie od kwietnia do lipca wykazała, że udział ssaków (nornikowych, myszowatych i nieoznaczonych ssaków) utrzymywał się na poziomie 82–94%. Jedynie w 2002 ssaki stanowiły 100% pokarmu. Udział ptaków znacznie wahał się między sezonami — od 4% do 17%. Wahania udziału gadów były mniejsze — od 1% do 6% (Fig. 52). Od kwietnia do lipca, czyli w okresie wysiadywania jaj i wychowywania piskląt pustułki częściej chwytaly ptaki, chociaż nadal ssaki (norniki) stanowiły najliczniejszą grupę ofiar wśród kręgowców. Ich udział we wszystkich strefach był podobny (70–90%) (Fig. 53). Ptaki były chwywane w tym okresie we wszystkich strefach co roku. W strefie C i SB/E wahania między latami były największe (2–12% w C i 3–15% w SB/E). W strefie SC ptaki co roku stanowiły przynajmniej 8% ofiar (8–25%). Gady były chwywane co roku, jednak w 1998 i 1999 nie stwierdzono ich w

pokarmie pustulek gniazdujących w strefach C i SC, bądź ich udział nie przekroczył 1%. W 1998 (C) i 2000 (SB/E) ich udział w pokarmie pustulek wyniósł przynajmniej 10%. Stabilne źródło pokarmu stanowiły jedynie w strefie SB/E (3–11%).

W dwóch przypadkach (2.2 % gniazd) stwierdziłem wykorzystanie przez pustułki piskląt własnego gatunku. Nie udało mi się jednoznacznie ustalić, czy padły one ofiarami drapieżnictwa na lęgach innych par, czy też pustułki wykorzystały ciała własnych, padłych piskląt.

#### **4.10.2.f. Frekwencja grup ofiar w pokarmie**

**Ptaki.** Nie stwierdziłem żadnej wyraźnej prawidłowości we frekwencji ptaków w wyplawkach pustulek — ani sezonowej ani związanej ze strefą, z której pochodziły zebrane próby. W większości sezonów najwyższą frekwencję zanotowałem dla pustulek gniazdujących w strefie SC (1999, 2000 i 2001). We wszystkich strefach frekwencja ptaków w wyplawkach wahała się znacznie między sezonami, największe różnice osiągając w strefie C — od 2% do 48% (Fig. 54). W kolejnych latach frekwencja ptaków w wyplawkach pustulek ze stref C–SB/E wykazywała znaczne zróżnicowanie, wahające się od zaledwie kilku procent (np. 2000) do ponad 40% (2003).

Analizując frekwencję ptaków w wyplawkach pochodzących z poszczególnych stanowisk można zauważyć, że w obrębie stref występowały znaczne różnice. Stwierdziłem je dla stanowisk kontrolowanych w danym sezonie — np. różnice między stanowiskiem Sejm i PKiNs oraz PKiNn (C) w 1998 sięgały prawie 70% (Fig. 55). Także w materiale pochodzącym z tych samych stanowisk, kontrolowanych w kolejnych latach, zaobserwowałem znaczne wahania poziomu frekwencji ptaków — np. na Sejmie (C) w 1998 i 2000 (odpowiednio 68% i 20%), w Al. Róż (C) w 1998 i 2001 (odpowiednio 16% i 0%) czy Dick24 (SC) w sezonie 2000 i 2001 (odpowiednio 0% i 21%) (Fig. 56). We wszystkich strefach w niektórych latach pustułki w ogóle nie chwyciły ptaków; wydaje się jednak, że stosunkowo dużo takich przypadków było w strefie C (ponad połowa wszystkich przypadków,  $n = 14$ ; 1/3 stanowisk C,  $n = 24$ ). Zerowa frekwencja została stwierdzona w 1/5 prób (ponad 20%) tak samo w strefie SC (19% stanowisk SC,  $n = 16$ ) i SB/E (23% stanowisk,  $n = 13$ ). W materiale zebranym w centrum miasta zaobserwowałem także największe wahania poziomu frekwencji — od 0% do niemal 70%. W strefie SC frekwencja ptaków w wyplawkach wahała się od 0% do niemal 60%. Tam też najczęściej (1/2 przypadków,  $n = 12$ ) frekwencja sięgała bądź przekraczała 20% a niemal w połowie (45% przypadków,  $n = 22$ ) — 10%. W strefie SB/E frekwencja ptaków w wyplawkach nigdy nie przekroczyła 20%, za wyjątkiem stanowiska Kaspr20 w 2001, rzadko (kolejne dwa przypadki) — 10%.

W materiale zgromadzonym w marcu frekwencja ptaków wahała się w poszczególnych latach od 3% do 13% (Fig. 56). Największe wahania stwierdzono dla strefy SB/E (2–11%, najmniejsze — w SC (5–7%) (Fig. 57). Jediną strefą, gdzie ptaki nie były w ogóle obecne w wyplawkach była strefa C (1999). W późniejszym okresie (kwiecień–lipiec) poziom frekwencji ptaków w wyplawkach pustulek wzrósł i wahał się w poszczególnych latach od 5% do 23% (Fig. 58). Jedinie w sezonie 2002 frekwencja była na poziomie 0%. Największe wahania poziomu frekwencji stwierdziłem dla strefy C (2–48%), jednak w obu pozostałych strefach wahania frekwencji sięgały 20% (SC: 8–36%, SB/E: 0–20%) (Fig. 59). W większości sezonów najwyższą frekwencję ptaków w wyplawkach stwierdziłem w strefie SC.

**Owady.** Frekwencja owadów w wyplawkach pustulek wykazywała znaczne różnice zarówno w sezonach jak i między strefami (Fig. 60). W kolejnych latach najwyższą frekwencję stwierdzałem zarówno w materiale zebranym w strefie SB/E (1998 i 2003) jak i C (1999, 2000 i 2001), przy czym wahania między sezonami były znaczne (8–35% dla SB /E i 3–20% dla C). W strefie SC wahania frekwencji owadów między sezonami nie przekraczały 11% (3–14%)

W marcu frekwencja owadów w wyplawkach nie przekraczała 10% (4–10%) (Fig. 61). Największe wartości osiągała w strefie SB/E (9–19%), nieco mniejsze w strefie SC (2–18%), zaś w strefie C nie przekraczały poziomu 9% (min. 1%) (Fig. 62). Później w sezonie (kwiecień–lipiec) ich frekwencja w wyplawkach przekraczała 6% (max. 25%), oprócz 2002 (1%) (Fig. 63). W kolejnych sezonach frekwencja w strefach C i SC zmieniała się w podobny sposób — po niewielkim spadku w 1998 (odpowiednio 10% i 8%) i 1999 (8% i 5%) nagły wzrost w 2000 (27% i 34%) i znowu spadek (18% i 10%). Frekwencja w materiale ze strefy SB/E zmieniała się zupełnie inaczej — od wysokiego poziomu w 1998 (22%) do najniższego w 2000 (7%) i następnie wzrost w 2003 (do 35%) (Fig. 64).

#### **4.10.2.g. Frekwencja grup ofiar w zależności od charakterystyki siedliskowej stanowisk**

Zarówno frekwencja ptaków (Fig. 65) jak i owadów w wyplawkach pustulek (Fig. 66) nie była zależna od udziału zwartej zabudowy bądź terenów otwartych. Brak takiej zależności był obecny zarówno podczas wczesnego okresu lęgowego (marzec) jak i późnego (kwiecień–lipiec).

## 4.11. Zachowania w okresie lęgowym

### 4.11.1. Materiał i metody

W dotychczasowych badaniach bezpośrednio obserwacje zachowania się pustulek w okresie poprzedzającym składanie jaj, inkubacji oraz pielęgnacji piskląt ograniczały się w większości wypadków do obserwacji z dystansu i dotyczyły przede wszystkim rytuałów godowych takich jak loty tokowe, transfery pokarmu, częstość przylotów do partnera bądź gniazda (np. Tinbergen 1940, Piechocki 1982, Village 1990, Kostrzewa & Kostrzewa 1993, Wiebe et al. 2000). W rzadkich wypadkach obserwator zajmował na tyle dogodne stanowisko obserwacyjne by możliwe było obserwowanie wnętrza gniazda (np. Witkowski 1962a, Riddle 1992 i in.). Do wyjątków należą badania, w których wykorzystano sprzęt elektroniczny w celu monitorowania zachowania się pustulek w gnieździe. W badaniach prowadzonych nad populacją zasiedlającą skrzynie lęgowe w Holandii zastosowano sprzęt elektroniczny w celu określenia rytmu dobowego w okresie inkubacji (Beukeboom et al. 1988). Kamery monitorujące gniazda pustulek zastosował natomiast Kochanek (1984) w badaniach nad miejskimi pustułkami. Istnieje wprawdzie szereg stron internetowych prezentujących zapisy z gniazd pustulek, ale dotąd materiał ten nie ukazał się w formie prac naukowych.

W 2000 r. w jednym z gniazd pustulek w Warszawie została zamontowana kamera STEP-400, dzięki czemu możliwy był całodobowy monitoring stanowiska. W 2001 i 2003 monitorowane były 2 stanowiska, w 2002 — 3. A zatem, 1 gniazdo było monitorowane przez kolejne 3 lata (KC), 2 przez 2 lata (stanowiska PAP i Nencki), zaś 1 — przez jeden sezon (Sejm). Monitoring prowadziłem podczas wszystkich faz okresu lęgowego, od zajęcia gniazda do wylotu odchowanych młodych. W gniazdach objętych monitoringiem starałem się określić, oprócz dat, także dokładne godziny składania jaj i klucia się piskląt.

Ze wstępnych analiz zgromadzonego materiału wynikało, że pustułki w Warszawie są aktywne między 4.00 a 20.00 (czasu letniego), dlatego też przyjąłem 16-godzinny dzień (960 minut) jako okres aktywności tych ptaków. Wszystkie daneienne zawarte w pracy odnoszą się do czasu letniego. Kochanek (1984) w swoich badaniach nad biologią lęgową pustulek, ekstrapolował dane zebrane w trakcie nagrań za pomocą kamer na 14-godzinny dzień aktywności drapieżnika. Wydaje się jednak, że taki zabieg jest nieuprawniony i może prowadzić do zafałszowania rzeczywistej sekwencji zachowań ptaków. Można wyobrazić sobie sytuacje, w których ze względu na specyficzne warunki panujące w pewnym okresie (np. załamanie pogody) sposób zachowania ptaków może ulec znacznym zmianom. Ekstrapolacja oparta na nielicznym materiale może zatem zgubić takie różnice. Oprócz tego wyniki wstępnych analiz statystycznych wykazały, że przy porównywaniu sekwencji nagrań trwających przynajmniej 900 minut i krótszych

testem sumy rang Wilcoxona dla średnich, dla części analizowanych zmiennych (czasu w gnieździe, grzebania dołka) długość nagrań może wpływać na uzyskane wyniki (przy  $p = 0.05$ ) i nie można ich analizować jako sekwencje zdarzeń w przeliczeniu na dzień. Z tego względu wszystkie cykliczne zdarzenia związane z biologią lęgową pustulek (częstość wizyt w gnieździe, czas spędzany w gnieździe, częstotliwość karmień piskląt itp) przeliczałem nie na dzień, ale na godzinę (Massemin et al. 2003). Materiał zgromadzony podczas trwania monitoringu podzieliłem na dwie grupy. Do pierwszej należą nagrania obejmujące cały, 16-godzinny dzień (od 4.00 do 20.00). Do drugiej zaliczyłem te nagrania, których czas trwania obejmuje jedynie część tego okresu — od kilku do kilkunastu godzin. Danych pochodzących z tej drugiej grupy używałem jedynie przy wyliczaniu średnich. Z takich nagrań do analiz użyłem okresy od pierwszej pełnej do ostatniej pełnej godziny zapisu.

#### **4.11.2. Wyniki**

##### **4.11.2.a. Okres preinkubacyjny**

W dwóch z trzech monitorowanych w tym okresie stanowisk (KC2002 i KC2003) czas spędzany w niszy gniazdowej przez samice wzrastał w kolejnych tygodniach poprzedzających zniesienie pierwszego jaja (odpowiednio, 0–13 min. i 2–14 min) (Fig. 67a–b). W gnieździe Sejm2000 samica przez cały okres preinkubacyjny spędzała w obrębie gniazda tyle samo czasu (około 6 min.) (Fig. 67c). Na wszystkich stanowiskach samce spędzały w gniazdach mniej czasu od samic. Jedynie w KC2002 na cztery tygodnie przed zniesieniem pierwszego jaja stwierdzono sytuację odwrotną (Fig. 67a). Przy łącznej analizie danych pochodzące ze wszystkich gniazd (oprócz danych ze stanowisk KC2002, KC2003 i Sejm2000 także fragmentaryczne zapisy z gniazda KC2001) zmiany czasu spędzanego przez samice w gnieździe w kolejnych tygodniach były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 14.7$ ,  $p = 0.054$ ) (Fig. 68), natomiast zmiany czasu spędzanego przez samce w gnieździe nie były istotnie różne (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 7.8$ ,  $p = 0.1$ ).

Inkubacja pustego gniazda w żadnym z monitorowanych stanowisk nie zajmowała w okresie preinkubacyjnym więcej niż 2.4 minut/h (stanowisko KC2001). Pustułki, jeśli w ogóle, inkubowały puste gniazdo przede wszystkim w tygodniu poprzedzającym zniesienie pierwszego jaja. Na stanowisku Sejm2000 oba ptaki inkubowały już na dwa tygodnie przed zniesieniem jaj, ale czas spędzany na tej czynności wynosił zaledwie 0.01–0.03 minut/h. W związku z tak niskim zaangażowaniem pustulek i nieistotnych statystycznie zmianach w poszczególnych tygodniach trudno mówić o jakichkolwiek prawidłowościach czasowych (samice:

Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 5.9$ ,  $p = 0.2$ ; samce: Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 3.5$ ,  $p = 0.5$ ).

W dwóch monitorowanych gniazdach zaobserwowałem inną prawidłowość w liczbie wizyt obu ptaków w niszach lęgowych w kolejnych tygodniach przed złożeniem jaj. W KC2003 — wzrostowy, samica z upływem czasu częściej odwiedzała nisze, w gnieździe Sejm2000 — wyrównany, samica przez cały okres tak samo często wizytowała gniazdo (z lekkim wahnięciem w czwartym tygodniu) (Fig. 69 a–b). Jednak przy łącznej analizie danych pochodzące ze wszystkich gniazd zmiany częstości wizyt samic w gnieździe w poszczególnych tygodniach nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 3.2$ ,  $p = 0.5$ ). W związku z wymianą samców w jednym z gniazd w okresie preinkubacyjnym (na dwa tygodnie przed zniesieniem pierwszego jaja), trudno było przeprowadzić porównania zachowania między gniazdami. Samiec w gnieździe Sejm2000 i pierwszy samiec ze stanowiska KC2003 wizytowały gniazda podobnie często jak samice, choć z różną bezwzględną częstością (Sejm2000: 0.6–1.2 wizyt/h, KC2003: poniżej 0.2 wizyt/h), natomiast drugi samiec ze stanowiska KC2003 odwiedzał niszę gniazdową znacznie częściej od samicy i poprzedniego samca (powyżej 1 wizyty/h). Zmiany w czasie nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 5.9$ ,  $p = 0.2$ ).

Przygotowywanie dołka gniazdowego w obu monitorowanych stale gniazdach rozpoczęło się cztery tygodnie przed zniesieniem pierwszego jaja (Fig. 70 a–b). Od tego momentu samice częściej niż samce grzebały dołek gniazdowy, różnice nie były jednak istotne statystycznie (Mann-Whitney U-test: IV tydzień —  $Z = 0.43$ ,  $p = 0.65$ ; III tydzień —  $Z = 0.73$ ,  $p = 0.4$ ; II tydzień —  $Z = 1.31$ ,  $p = 0.18$ ; I tydzień —  $Z = 0.95$ ,  $p = 0.33$ ). W II tygodniu poprzedzającym zniesienie pierwszego jaja na stanowisku KC2003 doszło do zmiany samca i nowy osobnik grzebał dołki gniazdowe z taką samą częstotliwością jak samica (Fig. 70a). Pierwszy samiec ze stanowiska KC2003 w ogóle nie brał udziału w grzebaniu dołka z wyjątkiem trzeciego tygodnia, jednak nawet wówczas częstość grzebań nie przekraczała 0.1/h). W gnieździe Sejm2000 samiec miał przez cały okres preinkubacyjny znikomy udział w grzebaniu dołka gniazdowego (poniżej 0.5/h). W gnieździe KC2002 oba ptaki bardzo rzadko grzebały dołek — zaledwie raz na cały dzień nagrań. Przy łącznej analizie danych pochodzące ze wszystkich gniazd, w kolejnych tygodniach poprzedzających zniesienie pierwszego jaja zaobserwowałem u samic trend wzrostowy z dwoma szczytami — w trzecim i pierwszym tygodniu, jednak łączna analiza danych nie wykazała istotności (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 7.7$ ,  $p = 0.1$ ) (Fig. 71). Także w przypadku samców różnice częstości grzebań w poszczególnych tygodniach nie były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(4, N = 65)} = 6.6$ ,  $p = 0.16$ ) (Fig. 71).

Liczba grzebań/dzień wahała się w gnieździe KC2003 od 0 do 9 ale w gnieździe Sejm2000 maksymalna liczba grzebań dziennie wyniosła 74 (czyli średnio ponad 4.5 grzebań/h). Można powiedzieć, że średnio w gnieździe Sejm2000 samica wykonała w ostatnim tygodniu preinkubacyjnym ponad 40 grzebań dziennie (samiec — niecałe 2).

#### 4.11.2.b. Okres inkubacyjny

W okresie inkubacyjnym na wszystkich monitorowanych stanowiskach samice spędzały wyraźnie więcej czasu w obrębie niszy gniazdowej w porównaniu z okresem preinkubacyjnym (Fig. 72 a–g). We wszystkich gniazdach w kolejnych tygodniach wysiadywania jaj czas ten wyraźnie wzrastał i pozostawał mniej więcej stały począwszy od drugiego tygodnia, gdy zniesienia były już kompletne (Fig. 72 a–g). Podobnie jak w okresie preinkubacyjnym samce spędzały w niszy gniazdowej niewiele czasu, średnio nie więcej niż 10 minut/h, bez wyraźnych wahań w kolejnych tygodniach po zniesieniu pierwszego jaja (Fig. 72 a–g). Jedynie na stanowisku PAP2002 w pierwszym tygodniu inkubacji samiec spędzał w gnieździe niemal 20 minut/h (Fig. 72d). Analizując dane ze wszystkich dostępnych stanowisk zauważyłem, że średnio samice w I tygodniu spędzały w gnieździe około 40 min/h, zaś od II tygodnia — ponad 50 min/h (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, N = 152)} = 48.18$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 73). W przypadku samców nie stwierdziłem istotnych statystycznie różnic między poszczególnymi tygodniami (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, N = 152)} = 9.81$ ,  $p = 0.08$ ).

Na stanowiskach, gdzie monitoring objął wszystkie tygodnie po złożeniu pierwszego jaja (I–V w Sejm2000, I–VI w PAP2002, KC2001, KC2002 i Nencki2002) samice wyraźnie mniej czasu spędzały na inkubowaniu jaj w pierwszym tygodniu w porównaniu z resztą okresu inkubacji. Zaobserwowałem w tym okresie także znaczne różnice między osobnikami w długości czasu spędzanego na jajach (od 5 do ponad 30 min). W kolejnych tygodniach czas spędzany na inkubacji był podobny (około 50 min/h), u niektórych samic pod koniec nieco się zmniejszał (np. stanowisko PAP2002) (Fig. 74 a–g). Dla uśrednionych danych pochodzących ze wszystkich stanowisk różnice te były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, N = 150)} = 43.21$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 75). Udział samców w inkubowaniu jaj nie przekraczał 10 min/h. Wyjątkiem było stanowisko PAP2002, gdzie samiec w I tygodniu inkubował jaja przez niemal 20 min/h. Traktując łącznie dane zebrane na wszystkich stanowiskach okazało się, że różnice między tygodniami były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA  $H_{(45, N = 150)} = 12.09$ ,  $p = 0.034$ ).

W kolejnych tygodniach okresu piskłego zarówno samce jak i samice w większości gniazd coraz rzadziej odwiedzały gniazdo. Jedynie w KC2003 nie zaobserwowałem takiej prawidłowości, zaś w PAP2002 liczba wizyt samicy była



najwyższa w III tygodniu (Fig. 76 a-f). Dla uśrednionych danych pochodzących ze wszystkich stanowisk różnice te w przypadku samic były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, N = 152)} = 24.87$ ,  $p = 0.001$ ) (Fig. 77). Takiego trendu nie zaobserwowałem u samców (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, N = 152)} = 6.33$ ,  $p = 0.28$ ).

#### 4.11.2.c. Okres piskłęcy

**Pielęgnacja i wzrost piskląt.** W związku z trudnościami w identyfikacji płci osobników rodzicielskich odwiedzających nisze pod koniec okresu piskłęcego, wprowadziłem osobną kategorię — osobniki niezidentyfikowane (nn). Jednak także czas spędzany w gnieździe przez tę grupę osobników był niewielki i nie przekraczał w żadnym z analizowanych przypadków jednej minuty/h (Fig. 78 a-f).

W pierwszym tygodniu okresu piskłęcego samice spędzały więcej czasu w obrębie niszy gniazdowej w porównaniu z ostatnim tygodniem okresu inkubacyjnego. Tylko w jednym ze stanowisk (PAP2001) wartości te były podobne. W kolejnych tygodniach czas spędzany w gnieździe przez samice ulegał gwałtownemu skracaniu i w zależności od stanowiska osiągał wartości bliskie zeru w trzecim (PAP2001) bądź czwartym tygodniu życia piskląt (Sejm 2000, KC2002, KC2001) (Fig. 78 a-f). Zmiany w czasie spędzonym w gnieździe przez samice były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA  $H_{(45, N = 156)} = 127.23$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 79a). Czas spędzany w gnieździe przez samce nie przekraczał w tym okresie kilku minut na żadnym ze stanowisk. Podobnie jak w przypadku samic, także ulegał skracaniu w kolejnych tygodniach (Kruskal-Wallis ANOVA  $H_{(45, n = 156)} = 28.9$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 79b).

W kolejnych tygodniach życia piskląt skracał się także we wszystkich gniazdach czas ogrzewania młodych przez samicę (Fig. 80 a-f) — od średnio ponad 40 min/h trzeciego tygodnia do nieco ponad 10 min/h w drugim. Od trzeciego tygodnia samice nie ogrzewały piskląt (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, n = 156)} = 124.03$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 81). Udział samców był marginalny, z rzadka ogrzewały one młode jedynie w I tygodniu życia piskląt (Kruskal-Wallis ANOVA  $H_{(45, n = 156)} = 18.7$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 80 a-f, Fig. 81).

W czasie trwania okresu piskłęcego we wszystkich gniazdach stwierdziłem różnice w częstość wizyt samic/h (Fig. 82 a-f). Różnice te były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, n = 156)} = 57.37$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 83a). Wyraźny szczyt zaobserwowałem w drugim tygodniu. Także samce wykazywały różną częstość wizyt/h w poszczególnych tygodniach z wyraźną tendencją spadkową (Fig. 82 a-f). Różnice były istotne statystycznie (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(45, n = 156)} = 41.19$ ,  $p = 0.000$ ) (Fig. 83b).

Od trzeciego tygodnia po wykluciu się pierwszego pisklęcia w większości gniazd wyraźnie wzrastał udział wizyt osobników niezidentyfikowanych (nn) (Fig. 81 a-f).

Pominałem je w porównaniach udziału samców i samic, przyjmując, że błąd polegający na niemożności prawidłowego oznaczenia osobnika jest taki sam dla obu płci.

**Częstość karmień piskląt.** Dane dotyczące liczby karmień zebrałem dla 7 stanowisk w I i II tygodniu życia piskląt, 6 w III tygodniu, 5 w IV i 3 w V tygodniu. Analiza statystyczna wykazała istotne różnice w poszczególnych tygodniach (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(5, n = 168)} = 32.9, p = 0.000$ ). Najwięcej karmień/h zaobserwowałem w II i III tygodniu, najmniej — w V (Fig. 84).

W I tygodniu życia piskląt liczba karmień/h nie różniła się znacząco w poszczególnych gniazdach. W II tygodniu we wszystkich monitorowanych gniazdach zaobserwowałem wzrost. Natomiast dane z III tygodnia wyraźnie tworzyły dwie istotnie różne grupy: w pierwszej grupowały się stanowiska Sejm2000, KC2002 oraz KC2003 gdzie liczba karmień nadal wzrastała, w drugiej — KC2001, PAP2001 i Nencki2002, gdzie odnotowałem spadek liczby karmień. Częstość karmień w kolejnych tygodniach wyraźnie spadała (Fig. 85 a–f).

Szczyt w liczbie przynoszonych ofiar/h we wszystkich monitorowanych gniazdach miał miejsce w III tygodniu życia piskląt (Fig. 85 a–f). W poszczególnych gniazdach wyrównanie między liczbą przynoszonej zdobyczy a liczbą karmień miało miejsce w II (Sejm2000, KC2001, PAP2001) bądź III (Nencki2002, KC2002 — eksperyment pokarmowy) tygodniu życia piskląt. W kolejnych tygodniach liczba przynoszonych ofiar/h przewyższała liczbę karmień/h (z wyjątkiem Nencki2002, IV tydzień). Przy łącznym traktowaniu danych średnia liczba karmień/h i liczba ofiar przynoszonych pisklątom/h wyrównywały się w II tygodniu życia piskląt. W kolejnych liczba ofiar przewyższała liczbę karmień (Fig. 86).

W poszczególnych tygodniach liczba karmień bądź transferów ofiar była podobna w ciągu całego dnia. Jedynie przed świtem (02.00–04.00) i po zmroku (20.00–22.00) średnia liczba karmień była wyraźnie niższa (Fig. 87). W VI tygodniu życia piskląt pustułki karmiły (bądź dostarczały pokarm) swym młodym nieregularnie, zaledwie kilka razy na dobę.

We wszystkich monitorowanych gniazdach pustułki karmiły młode po godzinie 20.00 (czas letni). Ich udział we wszystkich karmieniach wahał się od 0.8% (KC2003) do 4.5% (PAP2001). Biorąc pod uwagę wyłącznie gniazda, gdzie monitorowano częstość karmień piskląt przez przynajmniej 4 tygodnie życia piskląt stwierdziłem, że w części z nich rodzice karmili młode po zmroku przez wszystkie tygodnie (KC2001, PAP2001, Nencki 2002), w części — tylko w pierwszych tygodniach (I–III, Sejm2000, KC2002, KC2003). Tylko w jednym z gniazd młode były karmione także przed świtem (PAP2001, 2.3% wszystkich karmień, tylko w I tygodniu).

Podczas monitorowania gniazd pustulek uzyskałem dane ze 114 pierwszych i 126 ostatnich karmień piskląt bądź transferów pokarmu danego dnia. Najwcześniej pierwsze karmienie/transfery odnotowałem o 03.53 (PAP2001), najpóźniej — o 09.30 (KC2003). Najpóźniejsze z ostatnich karmień miało miejsce o 20.57 (PAP2001 i KC2003). Za najwcześniejsze spośród ostatnich karmień/transferów uznałem stwierdzone na stanowisku Nencki2002 o 09.12. Wynik zdecydowanie odbiegał od schematu czasowego karmień — kolejne najwcześniej przeprowadzone ostatnie w danym dniu karmienie/transfery miały miejsce o 15.52 (Sejm2000).

**Czas trwania karmień.** W większości gniazd czas trwania karmień skracał się w poszczególnych tygodniach życia piskląt (8.5 min w I tygodniu do 6.2 min w III i 6.5 w IV tygodniu). W V-VI tygodniu czas podania pojedynczej zdobyczy zmniejszał się do zera, gdyż rodzice po prostu wrzucali przyniesione ofiary do gniazda. Dlatego przeanalizowałem czas trwania karmień wyłącznie w okresie, gdy osobniki dorosłe karmiły pisklęta (czas karmień > 0). Analizując czas trwania karmień w poszczególnych dniach życia piskląt można było wyróżnić także krótko trwające (1–5 minut) karmienia piskląt tuż po wykluciu (Fig. 88 a–g). W jednym przypadku karmienia obserwowałem tylko w dwóch pierwszych tygodniach życia (stanowisko PAP2002) a różnice między nimi sięgały 1.1 minut. We wszystkich pozostałych gniazdach różnice między pierwszym a czwartym tygodniem były znaczne i sięgały od 1.3 (KC2002) do 3.7 (Sejm2000) minut (średnio 2.6) (Fig. 88 a–g).

Podczas okresu pisklęcego, samice karmiły młode resztkami zdobyczy pozostałymi po poprzednich karmieniach. Stwierdziłem, że czas karmień resztkami był najwyższy w pierwszych tygodniach życia piskląt, potem spadał (z wyjątkiem stanowiska Nencki2002) (Fig. 88 a–g). W części stanowisk czas karmień zdobyczą z zapasów był krótszy od czasu karmienia świeżą zdobyczą, w części dłuższy.

W poszczególnych tygodniach najwięcej czasu zajmowało pustułkom karmienie piskląt ptakami (10.5–6.7), następnie ssakami (8.5–6.2), natomiast najkrócej trwało karmienie gadami (6.5–4.5). Porównując czas karmień dwoma grupami ssaków — myszami oraz nornikami — czas potrzebny na podanie ofiary w I tygodniu był wyższy w przypadku myszy (średnio 10.2 vs 8.9 minut), w II tygodniu jedynie minimalnie różnił się dla obu grup (średnio 8.3 vs 8.2), natomiast w III tygodniu życia piskląt skarmianie norników zajmowało więcej czasu (średnio 6.8 vs 4.8) (Fig. 89).

**Korzystanie z zapasów zdeponowanych w gnieździe.** Resztki ofiar i całe, nienapoczęte ofiary znajdowałem we wszystkich kontrolowanych stanowiskach pustulek. Karmienia zdobyczą zdeponowaną w gnieździe obserwowałem podczas

pierwszych karmień danego dnia we wszystkich stanowiskach pustulek wyposażonych w podgląd kamer. W zdecydowanej większości w dominowały w pierwszym tygodniu życia piskląt (50–100% pierwszych karmień). Wyjątek stanowił Sejm2000, gdzie ich udział sięgał jedynie 33%. W kolejnych tygodniach udział karmień zdobyczą składowaną w gnieździe wyraźnie spadał. Podobnie było z karmieniami ostatnimi w danym dniu. Tu jednak udział karmień zapasami był nieco niższy — 16.7–83.3% w pierwszym tygodniu. Wyraźniejszy był także spadek ich udziału w ogólnej liczbie ostatnich karmień. W większości gniazd już w drugim tygodniu spadał do zera. Jedynie na stanowisku Nencki2002 utrzymywał się do trzeciego tygodnia na poziomie 14.3%. Biorąc pod uwagę wszystkie stanowiska objęte stałym monitoringiem stwierdziłem, że średni udział karmień z zapasów wśród pierwszych karmień danego dnia sięgał 21.9% (n = 114) a wśród ostatnich — 17.5% (n = 126). W pierwszym tygodniu zarówno rano jak i wieczorem udział karmień z zapasów stanowił ponad 50% wszystkich przypadków (odpowiednio 64.3% i 55.6%). Później ich udział systematycznie spadał, zanikając w IV (ostatnie karmienia) lub V (pierwsze karmienia) tygodniu życia piskląt (Fig. 90).

Wydaje się, że pierwsze karmienia z wykorzystaniem zapasów pokarmu odbywały się wcześniej w porównaniu z karmieniami zdobyczą przyniesioną do gniazda. W poszczególnych tygodniach pustulki karmiły pisklęta zdobyczą z zapasów średnio 93.7 minut wcześniej (03.12–05.10, n = 25) w porównaniu z karmieniami zdobyczą przyniesioną do gniazda (05.33–06.22, n = 79). Różnice między ostatnimi karmieniami były znacznie mniejsze, średnio 16.3 minut (19.20–19.45 dla karmień zapasami, 19.33–20.06 dla karmień pokarmem przyniesionym).

W pięciu gniazdach monitorowanych z użyciem kamer (Sejm2000, KC2001, PAP2001, Nencki2002, KC2003) porównałem skład pokarmu ofiar przynoszonych do gniazda i składowanych. Nie stwierdziłem istotnych różnic dla żadnego z gniazd (Sejm2000:  $\chi^2 = 0.22$ , df = 3, ns; KC2001:  $\chi^2 = 0.23$ , df = 2, ns; KC2003:  $\chi^2 = 0.49$ , df = 2; Nencki2002:  $\chi^2$  z popr. Yatesa p = 04). W gnieździe PAP2001 100% ofiar składowanych i przynoszonych stanowiły ssaki. Pod uwagę nie brałem gniazd użytych do eksperymentu pokarmowego (KC2002 i PAP2002).

**Usuwanie pokarmu z własnych gniazd.** Podczas eksperymentu, w którym dokładano do gniazd pustulek martwe myszy zaobserwowałem, że dorosłe osobniki wynoszą wykładane ofiary. Analiza nagrań pochodzących z innych gniazd i sezonów wykazała, że podobne zachowanie wystąpiło także u innych pustulek. Wynoszenie resztek zdobyczy z gniazd przez dorosłe osobniki stwierdziłem we wszystkich monitorowanych gniazdach (n = 7). Ponieważ w dwóch przypadkach wynoszenie ofiar mogło być powodowane warunkami eksperymentu, osobno potraktowałem gniazda, w których wykładano myszy

(KC2002 i PAP2002) i resztę stanowisk. W obu tych grupach, czas dzielący wyniesienie zdobyczy z gniazda (samce i samice łącznie) i poprzedzające je karmienie piskląt był podobny (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.41$ ,  $p = 0.68$ ,  $n_1 = 30$ ,  $n_2 = 19$ ). Również czas między wyniesieniem ofiary (samce i samice łącznie) a kolejnym karmieniem był podobny (Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.62$ ,  $p = 0.53$ ,  $n_1 = 29$ ,  $n_2 = 25$ ).

W grupie eksperymentalnej 40% przypadków wyniesienia bądź prób wynoszenia pokarmu z gniazda stwierdziłem w pierwszym tygodniu życia piskląt, zaś 60% — w drugim. 56% przypadków miało miejsce przed południem (16.7–92.3%). Skuteczność sięgała 92% (91.7–100%). Średni czas od poprzedniego karmienia — 35 min (1–210 min), do kolejnego — 29.1 min (1–124 min). W 68% przypadków pokarm wynosiła bądź usiłowała wynieść samica (33.3–100%). Czas dzielący wyniesienie ofiary od poprzedniego karmienia piskląt był większy u samców niż u samic (Mann-Whitney U-test,  $Z = 2.93$ ,  $p = 0.03$ ,  $n_1 = 11$ ,  $n_2 = 8$ ). Czas między wyniesieniem ofiary a kolejnym karmieniem piskląt u obu płci był podobny (Mann-Whitney U-test,  $Z = -0.87$ ,  $p = 0.93$ ,  $n_1 = 17$ ,  $n_2 = 8$ ).

W drugiej grupie 48.5% przypadków wynoszenia bądź prób wyniesienia ofiar z gniazda stwierdziłem w pierwszym tygodniu życia piskląt, 42.4% — w drugim. Reszta przypadała na trzeci i piąty tydzień. Większość przypadków miała miejsce po południu — 69.7% (66.7–100%). Skuteczność wynosiła 87.9% przypadków (33.3–100%). Średni czas dzielący wyniesienie bądź próbę wyniesienia ofiar z gniazda od ostatniego karmienia sięgał 37.4 min (1–198 min), zaś czas do następnego karmienia — 45.4 min (1–216 min). W 84.8% przypadków pokarm wynosił bądź usiłował wynieść samiec (66.7–100%). Czas między wyniesieniem ofiary z gniazda a poprzednim karmieniem u obu płci był podobny (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.12$ ,  $p = 0.9$ ,  $n_1 = 4$ ,  $n_2 = 26$ ). Brak zależności stwierdziłem także między płcią a czasem dzielącym wyniesienie zdobyczy i kolejne karmienie piskląt (Mann-Whitney U-test,  $Z = 0.043$ ,  $p = 0.67$ ,  $n_1 = 2$ ,  $n_2 = 27$ ).

## 5. DYSKUSJA

### 5.1. Populacja warszawska na tle innych populacji miejskich

#### 5.1.1. Liczebność i rozmieszczenie

Rozmieszczenie pustulek w Warszawie w poszczególnych latach miało charakter skupiskowy (patrz rozdz. 4.2.2.d, Fig. 1). W badaniach prowadzonych nad pustułkami zasiedlającymi inne miasta, sposób rozmieszczenia stanowisk lęgowych określano w większości przypadków bez wykorzystania metod statystycznych (np. Kurth 1970, Plesnik 1991). Jedynie w Rzymie (tylko centrum miasta) zastosowano podobną metodykę jak w Warszawie, jednak analizy rozmieszczenia gniazd pustulek wykazały ich przypadkowy charakter (Salvati et al. 1999a), natomiast na peryferiach (gdzie większość pustulek gniazduje na drzewach) było ono równomierne. W innych miejskich populacjach nie tylko nie obserwowano unikania przez pustułki centralnych części miast, lecz wręcz skupianie się tam stanowisk gniazdowych (np. Kurth 1970). Różnice zasiedlenia między centrum miasta a jego peryferiami opisane przez Salvatię et al. (1999a) również odpowiadają temu schematowi.

Zagęszczenia par lęgowych pustulek w miastach Europy na ogół są wyższe w „starych” populacjach w porównaniu do populacji krócej obecnych w miastach (Tab. 8). Wyjątki (np. Bratysława, Pardubice) mogły wynikać z różnego tempa adaptacji pustulek do nowego środowiska bądź zależeć od warunków lokalnych oraz odmienności zastosowanej metodyki badań. Zagęszczenia osiągnięte przez populację warszawską (patrz rozdz. 4.2.2a) były zbliżone do zagęszczeń pustulek z innych „nowych” populacji, chociaż nie różniły się znacznie od wyników uzyskiwanych także w populacjach „pośrednich”.

W Warszawie udział zwartej zabudowy w porównaniu do udziału innych środowisk był w sąsiedztwie stanowisk lęgowych kilkakrotnie wyższy niż w losowo wybranych punktach (patrz rozdz. 4.2.2.c). Mógł to być czynnik wpływający na wybór miejsca na gniazdo. W Rzymie natomiast pustułki gniazdowały w miejscach, w których udział terenów otwartych oraz zróżnicowanie środowiskowe były nieco wyższe w porównaniu do losowo wybranych punktów, natomiast wyraźnie unikały terenów parkowo-ogrodowych (Salvati 2001a). Bez znaczenia wydaje się być wiek zabudowy oraz rodzaje i skład gatunkowy zadrzewień (Salvati 2001a). Optymalne dla pustulek są zatem tereny będące mozaiką środowisk zabudowanych, ruderalnych i otwartych. Różnice między wynikami uzyskanymi w Warszawie i Rzymie co do preferencji, zwłaszcza terenów otwartych można tłumaczyć np. różnicami w wielkości obu miast. Gniazdowanie w dużej metropolii, jaką jest Rzym może wymuszać na pustułkach

poszukiwanie terenów otwartych w sąsiedztwie gniazd, by skrócić dystans do terenów zasiedlanych przez drobne gryzonie, które stanowią istotny odsetek pokarmu rzymskich pustulek (np. Salvati et al. 1999a, 1999b). Poza tym ptaki (oraz gady) są chwywane głównie w późniejszej części okresu lęgowego (np. Sommani 1986, Piatella et al. 1999), zatem podczas zasiedlania stanowisk odległość do, nawet niewielkich, terenów otwartych (i populacji ofiar) może mieć decydujące znaczenie dla pustulek.

W Warszawie nawet stanowiska lęgowe w centralnej części miasta dzieliły od najbliższych terenów otwartych relatywnie niewielkie odległości (patrz rozdz. 4.2.2.c, Fig. 3, 4). W centrum miasta znajdują się duże obszary trawiaste (Filtrów, tarasy zalewowe Wisły) oraz pozostałości klinów napowietrzających, które umożliwiają ptakom dotarcie do obszarów trawiastych położonych peryferyjnie (np. tereny lotniska Bemowo). Na terenach pozamiejskich pustulki polują zazwyczaj w odległości większej niż 1000 m od gniazda (np. Korpimäki et al. 1996, Nordahl & Korpimäki 2002), zatem osobniki zasiedlające centrum Warszawy miały relatywnie niewielkie odległości do pokonania by dotrzeć do potencjalnych terenów łowieckich.

### 5.1.2. Miejsca lęgowe

Zdecydowana większość miejskich pustulek, w niektórych populacjach nawet 100%, gniazduje na budynkach (np. Witkowski 1962b, Beichle 1980, Hudec et al. 1981, przegląd w Śliwa & Rejt 2006). Największy odsetek gniazd w takich miejscach występuje w populacjach „starych” (np. Berliner Ornithologische Arbeitsgemeinschaft 1995, Salvati et al. 1999a), jednak proces porzucania gniazd nadrzewnych jest szybki i nie trwa dłużej niż 3–4 dekady od momentu rozpoczęcia kolonizacji (np. Witkowski 1962b, Cramp & Tomlins 1966). W Poznaniu, gdzie w okresie międzywojennym pustulki gniazdowały wyłącznie w gniazdach nadrzewnych w latach 1990-tych odnotowano spadek udziału takich stanowisk z 12.7% do zaledwie 3.4% (Mizera et al. 1998, Ptaszyk 2003). W Londynie, 30 lat po zasiedleniu miasta, jedynie raz w ciągu 15 letnich obserwacji znaleziono lęg pustulki w starym gnieździe wrony i raz w dziupli (Cramp & Tomlins 1966). W późnych latach 1940-tych i 1950-tych także we Wrocławiu część pustulek gniazdowała w dziuplach (Szarski 1955), ale w niespełną dekadę później nie stwierdzono ani jednego takiego przypadku (Witkowski 1962b). W Warszawie udział gniazd nadrzewnych był podobnie znikomy (patrz rozdz. 4.2.2.f) jak w innych populacjach miejskich w zbliżonym wieku i starszych.

Średnia wysokość na jakiej pustulki umieszczały swe gniazda w Warszawie (patrz rozdz. 4.2.2.g), była podobna do danych uzyskiwanych w innych miastach (Salvati 2001, także przegląd w Rejt 2001b, Śliwa & Rejt 2006), co wynika zapewne z wykorzystywania podobnych miejsc lęgowych — na budynkach. Ewentualne różnice

(np. Darolova 1992) mogą być związane z, różnym w różnych miastach, udziałem gniazd nadrzewnych. W latach 1970-tych w Brnie pustułki gnieździły się średnio na wysokości 18.1 (Hudec et al. 1981), ale 10 lat później ich gniazda znajdowano średnio na wysokości 32.6 m, co mogło wynikać z rezygnacji części par z gniazdowania w dziuplach drzew (Pikula et al. 1984). Mniej więcej w tym samym okresie na terenach rolniczych pustułki gnieździły się około 20 m niżej (Pikula et al. 1984).

Dotąd zebrano niewiele danych o preferencjach u ptaków drapieżnych co do zorientowania przestrzennego miejsca gniazdowego (Darolova 1992). W Warszawie ponad 40% zajętych nisz miało wejścia otwarte w kierunku północnym i północno-zachodnim (patrz rozdz. 4.2.2.h), co może być związane z przeważającymi kierunkami wiatrów. Na obszarze Warszawy dominują wiatry z kierunku zachodniego (<http://www.igipz.pan.pl/geoekoklimat/Warszawy/klimat/klimat.html>), jednak wiosną, podczas formowania się par pustulek (marzec) dominuje kierunek wschodni (Mączak 1990). Podobną ekspozycję ma również większość dziupli wykuwanych przez dzięcioły duże *Dendrocopos major* w lasach warszawskich (Mazgajski 1998), co może świadczyć o tym, że oba gatunki unikają chłodnych wiatrów w okresie wyboru miejsc gniazdowych. Także preferencje pustulek w Rzymie związane są z faktem, że w okresie obsadzania stanowisk lęgowych przez pustułki przeważają wiatry z kierunku północno-zachód. Pustułki wybierając nisze otwarte na południowy-wschód są przed nimi zasłonięte (Salvati 2001a). W Bratysławie i Pardubicach nieco większą od innych grup stanowiły gniazda skierowane na południe, natomiast zdecydowaną mniejszość stanowiły jedynie nisze o wylotach skierowanych na zachód (Plesnik 1984, Darolova 1992). Z kolei w miastach izraelskich nie stwierdzono żadnej stałej preferencji w wybieraniu stanowisk lęgowych o określonej ekspozycji (Charter et al. in litt.). Być może w przypadku ciepłego klimatu i bliskości akwenów wodnych wpływ wiatrów na selekcję miejsc lęgowych nie odgrywa większej roli, zwłaszcza że zdecydowana większość gniazd znajduje się w miejscach otwartych — skrzynkach na kwiaty.

### 5.1.3. Reokupacja stanowisk lęgowych

Stopień reokupacji stanowisk lęgowych u warszawskich pustulek (patrz rozdz. 4.3.2.a) był podobny jak w innych miastach (Rejt 2001b, Śliwa & Rejt 2006). W badaniach miejskich tylko Beichle (1980) stwierdził, że zaledwie ok. 44% stanowisk było powtórnie zajmowanych przez pustułki. W tym wypadku wpływ na wyniki mógł mieć krótki okres badań (2 lata) i niewielka próba (17 stanowisk). Plesnik (1991) stwierdził, że ponad 90% stanowisk pustulek na budynkach jest zasiedlanych w kolejnych sezonach. Podobne wyniki otrzymali też Salvati et al. (1999b).



Wieloletnie funkcjonowanie miejsc lęgowych w miastach, umożliwiające powtórne zasiedlania ich przez ptaki w kolejnych sezonach, może w efekcie wpływać na utrzymywanie się w danych rewirach tych samych osobników (np. Kübler et al. 2005). Jak dotąd jedynie w Berlinie prowadzono obserwacje indywidualnie znakowanych pustulek (Kupko et al. 2000, Kübler et al. 2005). Wykazały one, że przynajmniej 37% osobników przystępujących do lęgów to ptaki pochodzące z terenu miasta. Spośród nich około 30% powtórnie zajmowało te same miejsca gniazdowe. Niewielki materiał dotyczący tego zagadnienia zebrany w Warszawie nie daje podstaw do kategoriycznych wniosków (patrz rozdz. 4.3.2.b). Jednak wstępne wyniki badań genetycznych wskazują, że imigracja pustulek do, zwłaszcza, centralnych dzielnic miasta jest u warszawskich pustulek ograniczona (np. Rutkowski et al. 2006).

#### 5.1.4. Pokarm w okresie lęgowym

Udział ptaków w pokarmie pustulek wzrasta w populacjach „starych”, zaś najniższy jest w populacjach „nowych” (Tab. 8). Przyczyną znacznego udziału ssaków w pokarmie miejskich pustulek krótko po wejściu do miast mogą być utrwalone od dawna preferencje łowieckie. Oprócz wieku populacji na udział poszczególnych grup ofiar związanych z różnymi środowiskami (ptaki — środowisko miejskie, drobne gryzonie — tereny rolnicze) może mieć wpływ wielkość miasta. W dużych miastach pustulki ze względu na znaczne odległości do pozamiejskich terenów łowieckich mogą częściej chwycić drobne ptaki — licznie zasiedlające obszary śródmiejskie. W Warszawie, w skali ostatnich kilkunastu lat, też zaznaczył się ten kierunek zmian (Romanowski 1996, Rejt 2004b, jednak wahał się znacznie w poszczególnych latach (patrz rozdz. 4. 10.2, Fig. 47, 49, 95). Na początku lat 1980-tych ptaki w pokarmie warszawskich pustulek stanowiły 11.6% ofiar kręgowych (Romanowski 1996), natomiast w połowie lat 1990-tych — 26% (Rejt 2004b). Obecnie udział ptaków nie przekracza 9% (patrz rozdz. 4.10.2, Fig. 46). Tak duże różnice obserwowane w relatywnie krótkim czasie mogą wskazywać na niestabilność tej grupy ofiar jako bazy pokarmowej pustulek. Potwierdzają to znaczne wahania udziału ptaków w pokarmie w kolejnych latach badań, także na tych samych stanowiskach.

W Warszawie udział ptaków w pokarmie pustulek nie był związany ani z gradientem urbanizacyjnym, ani z odległością do najbliższych terenów otwartych (patrz rozdz. 4.10.2b, 4.10.2c). Nie udało się także potwierdzić pozytywnej korelacji między udziałem ptaków w pokarmie a udziałem zwartej zabudowy wokół gniazd (Fig. 48b) (Rejt 2004b). Podobne wyniki uzyskano w Rzymie, gdzie w centrum i na przedmieściach udział ptaków i ssaków wśród ofiar był podobny (Piatella et al. 1999, Salvati et al. 1999a). Tymczasem badania nad frekwencją poszczególnych grup ofiar w Berlinie

(Kübler et al. 2005) i Bratysławie (Darolova 1986) wykazały znaczące różnice między pustułkami zasiedlającymi różne strefy miasta. Wyniki uzyskane w tej kategorii populacji są więc zbliżone do danych zgromadzonych dla populacji „starych” (np. Thiollay 1968, Plesnik 1993) i wyraźnie odmienne od wyników uzyskanych w Warszawie (np. Fig. 92). Różnice w stosunku do populacji rzymskiej i berlińskiej mogą mieć swe źródło w położeniu geograficznym. Na obszarze śródziemnomorskim drobne ptaki stanowią znaczący odsetek pokarmu pustulek zarówno w miastach jak i na obszarach rolniczych (Costantini et al. 2005). Na północy kontynentu ptaki są chwytane przez pustułki rzadziej — poza terenami zurbanizowanymi podstawową zdobyczą pozostają ssaki. Brak takich różnic w Warszawie wynika jednak raczej ze specyfiki przestrzennej miasta — zarówno osobniki gniazdujące w ścisłym centrum jak i na obrzeżach mają do pokonania podobne odległości do otwartych terenów łowieckich (np. Fig. 4).

### 5.1.5. Fenologia lęgów

W Warszawie terminy lęgów jedynie w jednym z sezonów (2002) wyraźnie odbiegały od pozostałych (patrz rozdz. 4.4.2.a, Fig. 8). Być może wpłynął na to fakt, że pustułki w Warszawie polują głównie na norniki, są zatem, przynajmniej częściowo, zależne od fluktuacji liczebności populacji tych zwierząt w okolicach miasta. Wiadomo, że w latach gradacji gryzoni ptaki drapieżne wcześniej przystępują do lęgów (np. Newton 1979). W innych miastach (Rzym, Berlin) pustułki nie wykazują znaczących różnic w terminach rozpoczęcia lęgów w poszczególnych sezonach (Salvati 2002, S. Kupko, dane niepubl., Fig. 91). Może to wynikać z tego, że w tych miastach pustułki w znacznie większym stopniu korzystają ze stabilnej bazy pokarmowej, jaką są ptaki.

### 5.1.6. Wielkość zniesienia

W Warszawie średnia wielkość zniesień pustulek wyniosła 5.4 (4.9–5.6) jaj/parę lęgową (patrz rozdz. 4.5.2.a), podczas gdy w Rzymie (Salvati 2002), Berlinie (Kupko et al. 2000), Brnie (Pikula et al. 1984) i Poznaniu (P. Śliwa, dane niepubl.) średnie wartości tego parametru zawierały się w przedziale 4.43–5.73. Tym samym wielkość zniesienia pustulek w Warszawie w porównaniu do innych miejskich populacji w Europie jest dość wysoka. Wahania wielkości zniesienia w warszawskiej populacji w kolejnych sezonach nie były istotne statystycznie (Fig. 20). Podobne wyniki uzyskano także w innych długoterminowych badaniach nad miejskimi populacjami pustulek (np. Plesnik 1990, przegląd w Śliwa & Rejt 2006).

Z badań w Warszawie (patrz rozdz. 4.5.2.c, Fig. 37, 38) oraz „starej” populacji berlińskiej (Kübler et al. 2005) i „nowej” w miastach izraelskich (Charter et al. in litt.) wynika, że otoczenie gniazd oraz odległość do terenów otwartych nie ma istotnego

wplywu na wielkość zniesienia pustulek. Jednak w każdym z tych przypadków przyczyny braku różnic mogą być różne w zależności od zaawansowania procesu synurbizacji i wielkości obszarów miejskich. W porównaniu z dużymi aglomeracjami, całe niewielkie miasta mogą mieć charakter siedlisk suburbanalnych (np. Plesnik 1991, Riegert & Fuchs 2005, Charter et al. in litt.). Elementem dominującym jest tu zatem dostępność pokarmu.

Na liczbę składanych jaj u niektórych gatunków dziuplaków wpływa wielkość niszy lęgowej — większe zniesienia są składane zazwyczaj w większych gniazdach (np. van Balen 1984, Rendell & Robertson 1993, Stewart & Robertson 1999). Badania pustulek w Warszawie nie potwierdziły takiej zależności (patrz rozdz. 4.5.2.c). Brak wpływu wielkości skrzyń na liczbę jaj w fińskiej populacji pustulek zasiedlających tereny pozamiejskie stwierdzili także Valkama & Korpimäki (1999). Według niektórych autorów wraz ze wzrostem rozmiarów ciała (i tym samym rozmiarów zasiedlanych dziupli), wielkość zniesienia przestaje być związana z wielkością niszy (np. Karlsson & Nilsson 1977, Rendell & Robertson 1993), co może wyjaśniać brak omawianej zależności u pustułki.

#### 5.1.7. Wyniki lęgów

Sukces klucia pustulek w Warszawie wyniósł średnio 90.6% (patrz rozdz. 4.7.2.a). Niższą średnią zanotowano w Berlinie (85.6%, Kupko et al. 2000) i Brnie (72.6%, Pikula et al. 1984), wyższą — w Pardubicach (92%, Plesnik 1985a).

Także udatność lęgów była wysoka — 93.4% (83–100%). Podobne wartości uzyskano dla populacji rzymskiej (Salvati 2002, Salvati et al. 1999b). W „nowej” populacji zasiedlającej małe miasto (Pardubice) udatność lęgów była podobna do wyników uzyskanych w większości innych badań — 85.7% (Plesnik 1985a). Straty całkowite w lęgach w Warszawie były bardzo niskie — zarówno na etapie jaj (3.3%) jak i piskląt bądź podlotów (3.3%). Podobnie niskie straty całkowite stwierdzono w Rzymie — od 1.1% (Salvati 2002) do 2.5% (Salvati 2001b) i w Pradze (3.1%, Plesnik 1992). Znacznie wyższy poziom strat w lęgach miejskich pustulek stwierdzano w latach 1960-tych w Monachium, gdzie był znaczny odsetek gniazd nadrzewnych (około 1/3) — aż 18% (Kurth 1970). Podobnie wysokie straty wśród miejskich pustulek odnotowano w Izraelu — 23% (Charter et al. in litt.). W zmieniającym się gradiencie urbanizacyjnym (miasto–niewielkie osiedla satelickie–tereny pozamiejskie) najwyższy poziom strat odnotowano w dużych miastach, gdzie przede wszystkim działalność człowieka miała negatywny wpływ na efekt lęgów. (Charter et al. in litt.).

W Warszawie średnia liczba piskląt/parę lęgową (4.5) była jedną z najwyższych w porównaniu z danymi dostępnymi dla innych miejskich populacji, podobnie jak liczba

piskłat/parę z sukcesem (4.7) (patrz rozdz. 4.7.2b). Mniejsze wartości stwierdzono w populacji rzymskiej (śr. 3.1 piskłat/parę z sukcesem, Salvati 2002). W Berlinie mniej piskłat/parę legową niż w Warszawie miały zarówno pary zasiedlające nisze w budynkach (śr. 3) jak i skrzynie lęgowe (śr. 4.3) (Kupko et al. (2000). Wyniki uzyskane w Warszawie szczególnie wyraźnie przewyższały zatem te uzyskane w populacjach „starych” — zwłaszcza berlińskiej (Kupko et al. 2000). Także w porównaniu z większością populacji „pośrednich” pustułki warszawskie miały więcej piskłat/parę legową (Brno — 4.2, Pikula et al. 1984, Praga — 3.9, Plesnik 1993), bądź z sukcesem (Poznań — 4.2–5.1, Śliwa & Rejt 2006). Wyższą liczbę piskłat stwierdzono jedynie w Pardubicach (5.1/parę z sukcesem, Plesnik 1985a) — populacji „nowej”, zasiedlającej niewielkie miasto.

Średnia liczba podlotów/parę legową w Warszawie wyniosła 4.2 (4.4 na parę z sukcesem). Zbliżone wyniki uzyskano w populacjach czeskich — „nowej” pardubickiej (Plesnik 1990) i „pośredniej” berneńskiej (Pikula et al. 1984, Plesnik 1985a), gdzie pustułki także gniazdują w niszach budynków. Także w Berlinie (Kupko et al. 2000) pustułki wyprowadzały średnio 4.1 młodego/parę legową. Trudno jednak porównywać te dane z wynikami z innych miast, gdyż liczba ta odnosi się do par zasiedlających także skrzynie lęgowe, gdzie liczba wyklutych piskłat generalnie była wyższa niż w niszach „naturalnych” (Kupko et al. 2000). Można zatem założyć, że liczba podlotów w gniazdach zakładanych w niszach budynków może być niższa i zbliżona raczej do wyników uzyskiwanych dla populacji w Rzymie, gdzie liczba podlotów odchowywanych przez parę legową nie przekraczała średnio 3.1 (Salvati 1999, 2002). Jeszcze niższe wyniki uzyskiwały w latach 1960-tych pustułki w Monachium — zaledwie 2.1/parę legową (2.6/parę z sukcesem, Kurth 1970), mimo, iż wiek tej populacji był prawdopodobnie zbliżony do obecnie notowanego dla Warszawy ( $\pm 30$  lat). Prawdopodobnie przyczyną takiej różnicy między oboma populacjami w podobnym wieku były inne preferencje dotyczące miejsc gniazdowych. W Monachium w tym czasie ponad 31% par gniazdowało na drzewach (Kurth 1970), zaś w Warszawie — zaledwie 2%. Tym samym wyniki monachijskie były zbliżone do wyników uzyskiwanych przez pustułki gniazdujące w gniazdach nadrzewnych w krajobrazie otwartym (Śliwa & Rejt 2006).

Wyniki uzyskane w Warszawie wskazują, że liczba podlotów/parę z sukcesem nie różniła w poszczególnych strefach miasta (patrz rozdz. 4.7.2.c). Również w większości innych miejskich populacji nie stwierdzono istnienia takiego związku — zarówno biorąc pod uwagę gradient urbanizacyjny (np. Salvati 1999a, Kübler et al. 2005) jak i udział poszczególnych kategorii środowisk wokół gniazd (Kübler et al. 2005). Jedynie w badaniach prowadzonych w Izraelu stwierdzono istotne różnice (tylko dla par z sukcesem) w liczbie wyprowadzanych młodych między pustułkami zasiedlającymi centra

miast i obszary suburbanne (Charter et al. in litt.). Zastanawiające jest, że zarówno w populacjach „nowych” jak i „starych”, zasiedlających miasta o różnej powierzchni, liczba wyprowadzanych młodych jest podobna na obszarze całego miasta. Można bowiem założyć, że w populacjach zasiedlających miasta od niedawna i nadal polujących na ofiary poza terenami zurbanizowanymi efekt dystansu między miejscami lęgowymi i łowiskami powinien wpływać na przeżywalność piskląt bądź nawet liczbę składanych jaj. Pary zasiedlające centralne części miast powinny zatem odznaczać się niższą produktywnością w porównaniu z parami z przedmieść położonych bliżej potencjalnych terytoriów łowieckich. Jednak dostępne badania nie potwierdzają istnienia takiej zależności. Jedynym wyjątkiem są wyniki uzyskane w Izraelu (Charter et al. in litt.). Być może przyczyną braku różnic w większości „nowych” populacji jest wielkość zasiedlanych przez nie miast. W miastach niewielkich bądź średniej wielkości, a dotychczas takie były pod tym względem badane, odległość, którą muszą pokonywać pustułki do terenów łowieckich zazwyczaj nie przekracza średniego dystansu 1 km (np. Village 1982a, Korpiämki et al. 1996, Nordahl & Korpimäki 2002, Boileau et al. 2006). Również specyficzna struktura przestrzenna umożliwiająca łatwy dostęp do terenów otwartych może pomagać w chwytaniu zdobyczy naziemnej. Natomiast drapieżniki ze „starych” populacji, zasiedlające duże miasta mogły przystosować się do polowania na nową zdobycz — drobne ptaki — wraz z rozrastaniem się terenów zurbanizowanych wymuszającym ograniczenie lotów poza obszary miejskie. Tak więc nawet pary z centrów miast mogą zaspokoić w pełni potrzeby swych młodych, podobnie jak pary zasiedlające stanowiska położone bardziej peryferyjnie, które z kolei w znacznym stopniu polują na ssaki (np. Kübler et al. 2005). Różnice zaobserwowane w badaniach izraelskich mogą wynikać z bardzo krótkiego czasu, jaki upłynął od rozpoczęcia kolonizacji miast i małego doświadczenia osobników gniazdujących wewnątrz miast w bytowaniu w nowym środowisku.

W Warszawie nie udało się wykazać także związku między liczbą wyprowadzonych piskląt a parametrami nisz gniazdowych — głębokością, wielkością otworu wlotowego oraz wielkością dna (patrz rozdz. 4.7.2.b, Fig. 39 a-c). Jedynie w przypadku najpłytszych nisz zaobserwowano znaczne wahania liczby podlotów (Fig. 39a). Badania Kostrzewy (1991) wykazały, że w ciasnych niszach na budynkach większa liczba młodych ginie przedwcześnie w porównaniu z niszami bardziej obszernymi. Według Śliwy (2006) rozwieszenie skrzyń lęgowych na budynkach w Poznaniu spowodowało znaczący spadek przypadków wypadania młodych ptaków z gniazd na budynkach.

Sukces wylotu (stosunek liczby podlotów do złożonych jaj) w Warszawie wyniósł średnio prawie 85% (patrz rozdz. 4.7.2.c). Wartość ta jest zbliżona do wyników uzyskiwanych przez „stare” populacje pustułek. W Rzymie sukces wylotu wyniósł

średnio 80.6% (Salvati 2002). W Berlinie dla par zasiedlających skrzynki lęgowe sukces wylotu wyniósł 92% (Kübler et al. 2005), natomiast dla wszystkich par był niższy — 81% (Kupko et al. 2000). W „pośredniej” populacji praskiej sukces wylotu wyniósł średnio 74.2% i był niemal identyczny do tego uzyskiwanego przez pustułki gniazdujące poza miastem w gniazdach otwartych (74.7%). Najwyższy sukces osiągały jednak pary zasiedlające w krajobrazie rolniczym skrzynki lęgowe — 87.2% (Plesnik 1992). Skrajnie niskie wartości tego współczynnika stwierdzono w Brnie, gdzie osiągnął zaledwie poziom 42.9%, podczas gdy na terenach pozamiejskich sięgał 72% (Pikula et al. 1984). Autorzy tłumaczą to negatywnym pośrednim oddziaływaniem człowieka i wysokimi stratami powodowanymi bezpośrednio przez ludzi. Należy przy tym pamiętać, że badania w Brnie prowadzono przez 30 lat (od 1950 do 1980), zatem prezentowane wyniki obejmują okres czasu, gdy ptaki drapieżne były tępione; powszechne także było wybieranie młodych z gniazd.

W Warszawie przeżywalność piskląt wyniosła 93.8% (patrz rozdz. 4.7.2.c), podobnie jak w Berlinie (95.4%) (Kupko et al. 2000). W innych badaniach prowadzonych, zarówno w miastach (np. Plesnik 1985b, Salvati 2002, Kübler et al. 2005), jak i poza nimi (np. Eschholz 1993, Plesnik 1993, Rizzo et al. 1993, Aparicio 1998, Wiebe et al. 1998, van Zyl 1999 i in.) wartości te były zbliżone.

#### **5.1.8. Zapasy pokarmu i ich wpływ na biologię lęgową pustulek w mieście**

Podczas badań w Warszawie we wszystkich monitorowanych gniazdach stwierdzono przypadki składowania ofiar w obrębie nisz (patrz rozdz. 4.11.2.c). Tworzenie zapasów pokarmu zaobserwowano także w innych populacjach pustulek, zarówno pozamiejskich (przeгляд w Śliwa & Rejt 2006) jak i miejskich (np. Witkowski 1962b, Pikula et al. 1984). Poza terenami miejskimi niezjedzoną zdobycz pustułki ukrywają zazwyczaj na ziemi, przy wyróżniających się elementach krajobrazu; jedynie bardzo rzadko w gniazdach (Pererva 1979). Wykorzystanie w tym celu nisz gniazdowych przez pustułki miejskie wiąże się prawdopodobnie z ich wielkością i ograniczonym dostępem drapieżników (Witkowski 1962b, Pikula et al. 1984).

Wyniki dotyczące sposobu wykorzystania zapasów pokarmu przez pustułki uzyskane w niniejszej pracy potwierdzają nieliczne istniejące dane (Rejt et al. 2000). Korzystanie z zapasów umożliwiała częstsze karmienia piskląt (zwłaszcza w I-II tygodniu życia) niż wynikało to z liczby przynoszonych ofiar (patrz rozdz. 4.11.2.c, Fig. 86). Pisklęta miały także dostęp do pokarmu jeszcze przed rozpoczęciem aktywności lówczej samca (rano) i już po jej zakończeniu (wieczorem) (patrz rozdz. 4.8.2, Fig. 90). Tym samym zapasy pokarmu zwiększały szanse przeżycia najmłodszych piskląt i

zmniejszały prawdopodobieństwo strat wśród młodych osobników (Załącznik IV, Rejt 2006).

Do rzadkości należy wykorzystanie niezapłodnionych bądź obumarłych jaj jako alternatywnego źródła pokarmu dla piskląt. Opisany w Warszawie przypadek jest pierwszym takim znanym w literaturze (Załącznik II, Rejt 2005).

#### **5.1.9. Schemat karmień**

Pustułki, w przeciwieństwie do wielu innych gatunków, nie wykazują zróżnicowania częstości karmień w zależności od pory dnia (Village 1990). Jednak obserwacje Witkowskiego (1962a) we Wrocławiu wskazują, że polowania/karmienia u miejskich pustułek miały miejsce przede wszystkim między 7.00 a 9.00 oraz 15.00 i 17.00, natomiast w południe aktywność drapieżników wyraźnie malała. Dane te, oparte na obserwacjach tylko jednego sezonu, nie znajdują potwierdzenia w wynikach uzyskanych w Warszawie (patrz rozdz. 4.11.2.c'). W innych miastach nie prowadzono takich obserwacji.

W Warszawie nie stwierdzono nocnej aktywności pustułek, mimo, że zjawisko takie jest znane w „starych” populacjach — z bezpośrednich obserwacji (w Wiedniu, Sachslehner 1996), bądź obecności w pokarmie nocnych owadów i nietoperzy (Rzym, Salvati et al. 1999). W Warszawie także zapis z kamer wskazuje, że pustułki kończą aktywność tuż przed zmrokiem.

#### **5.2. Synurbizacja populacji warszawskiej**

Niniejsza praca w zasadzie nie uwzględniała badań porównawczych nad pozamiejskimi populacjami pustułek dla określenia stopnia synurbizacji populacji warszawskiej. Fragmentaryczny materiał do takiego porównania uzyskano jedynie podczas badań nad zasiedlającymi skrzynie lęgowe pustułkami z okolic Siedlec (patrz np. rozdz. 4.4.2.d). Można jednak oprzeć się o liczne dane innych autorów prowadzących badania na terenach pozamiejskich północnej i zachodniej Europy (np. Cave 1968, Korpimäki 1985a, 1985b, 1986, 1987, Village 1990, Riddle 1992, 1993, Śliwa & Rejt 2006 i in.).

Schemat opisujący prawidłowości procesów zachodzących w populacjach ptaków drapieżnych zasiedlających miasta (Model of Raptors Urbanization) opracował Gehlbach (1996). Oparł go na wieloletnich badaniach nad syczkiem krzykliwym *Otus asio* — sową występującą na terenach zurbanizowanych Teksasu (USA). Z zastrzeżeniami wynikającymi ze specyfiki gatunku i warunków środowiska można zastosować go w analizie wyników otrzymanych dla miejskich populacji innych drapieżników. Zakłada

on, że zasiedlanie miast jest warunkowane zmianami w biologii lęgowej populacji, co ma bezpośrednie przełożenie na jej funkcjonowanie. Według omawianego Modelu, w porównaniu z populacjami pozamiejskimi miejskie drapieżniki charakteryzują się wcześniejszym przystępowaniem do lęgów, większą przeżywalnością osobników dorosłych, mniejszymi stratami jaj, większą masą piskląt i wyższą ich przeżywalnością. W efekcie następuje zwiększenie liczby gniazd z sukcesem, zwiększenie produkcji podlotów oraz ich rekrutacji do populacji lęgowej, a w rezultacie zwiększenie zagęszczenia populacji i jej stabilności.

Zarówno wyniki dotychczasowych badań nad synurbijnymi populacjami ptaków i ssaków (np. Andrzejewski et al. 1978, Gliwicz et al. 1994, Luniak 1998, 2004) jak i założenia Modelu Urbanizacji Drapieżników, mimo iż zajmują się zagadnieniem pod nieco innym kątem, są zbieżne i można je połączyć uzyskując ogólną charakterystykę populacji synurbijnych (Fig. 93). W porównaniu do pierwotnych populacji pozamiejskich, na ogół cechuje je zmniejszony dystans ucieczki w stosunku do człowieka, wykorzystanie obiektów antropogenicznych dla schronienia (głównie ssaki) i rozrodu ograniczenie migracji i tendencja do osiadłości, udział pokarmów antropogenicznych w diecie, wydłużony czas aktywności w ciągu doby, wydłużony okres rozrodczy (np. Andrzejewski et al. 1978, Gliwicz et al. 1994, Luniak 1998, 2004). Cechy te u warszawskiej populacji pustulek przejawiały się w sposób następujący:

**1) Gniazdowanie na budynkach.** W Warszawie niemal wszystkie znalezione gniazda pustulek były umieszczone na budynkach w bliskim sąsiedztwie ludzi. Udział gniazd nadrzewnych nie przekraczał tu 2% (patrz rozdz. 4.2.2e). Na terenach rolniczych pustułki zazwyczaj zajmują opuszczone gniazda ptaków krukowatych (np. Village 1983, 1990, Kuznetsov 1998). Odsetek par zasiedlających gniazda nadrzewne zwykle przekracza tam 90% (np. Village 1983, Korpimäki 1987), choć ich liczba jest ściśle związana z lokalnymi warunkami.

**2) Reokupacja miejsc lęgowych.** Ponad 90% stanowisk lęgowych w Warszawie było powtórnie zajmowanych w kolejnych sezonach (patrz rozdz. 4.3.2a). Na obszarach pozamiejskich reokupacja nie przekracza 70% (np. Plesnik 1991, Salvati et al. 1999b). Jedną z przyczyn niższego poziomu reokupacji gniazd na drzewach jest prawdopodobnie ich zły stan po dwóch-trzech sezonach (Village 1990). Nisze w budynkach są znacznie trwalsze i często służą kolejnym parom przez okres nawet kilkunastu lat (Ł. Rejt, dane niepubl.). Pustułki zasiedlające tereny pozamiejskie mogą też rotacyjnie wykorzystywać stanowiska w zależności od warunków pokarmowych (np. Salvati et al. 1999b). W miastach takie przemieszczenia utrudnia wysokie zagęszczenia par lęgowych oraz bliskość alternatywnych źródeł pokarmu (np. ptaków) i stałą odległość do terenów łowieckich.



**3) Wykorzystanie nowych źródeł pokarmu,** także zmiana bądź modyfikacja spektrum pokarmowego, czy zastosowanie nowych, dotychczas niestosowanych bądź marginalnie wykorzystywanych taktyk łowieckich jest przystosowaniem warunkującym sukces procesu synurbizacji (np. Ditchkoff et al. 2006). Drapieżniki stają w miastach przed wyborem: polowanie na znaną sobie zdobycz przy wykorzystaniu starych metod łowieckich bądź znalezienie alternatywnej zdobyczy, której dopiero trzeba się „nauczyć”. W przypadku ornitofagów — sokołów wędrownych, drzemlików, kobuzów, ale także jastrzębi i krogulców rzecz sprowadza się do umiejętności zaadoptowania się do zgiełku miejskiego podczas polowań, podstawowa grupa ofiar pozostaje bowiem ta sama. Następuje jedynie zamiana dotychczasowych ofiar, charakterystycznych dla obszarów pozamiejskich na jeden–dwa gatunki występujące licznie w miastach (np. Sodhi et al. 1993, Fiuczynski & Sömmer 2000). Inaczej jest w przypadku teriofagów (co w znacznym stopniu dotyczy pustulek) bądź drapieżników polujących głównie na duże owady, czyli ofiary rzadziej występujące w mieście. Ci drapieżcy muszą albo korzystać z dotychczasowych, pozamiejskich terenów łowieckich, albo zmienić spektrum ofiar. Większość kręgowców (89%) chwypanych przez pustułki w Warszawie stanowiły ssaki (patrz rozdz. 4.10.2, Fig. 47). Tak wysoki odsetek tej grupy zwierząt przypomina raczej skład pokarmu pustulek zasiedlających tereny pozamiejskie (np. Glutz von Blotzheim et al. 1971, Cramp & Simmons 1980, Śliwa & Rejt 2006 i in.). Również znaczny odsetek norników w pokarmie warszawskich pustulek był bliski danym zebranych dla pustulek z terenów rolniczych (przegląd w Śliwa & Rejt 2006). Inne grupy ofiar, np. ptaki, stanowiły zaledwie nieznaczny procent zdobyczy warszawskich pustulek (9%), co również przypomina raczej wyniki uzyskiwane w większości badań nad pozamiejskimi populacjami tego drapieżnika, gdzie udział ptaków nie przekracza kilkunastu procent (np. Thiollay 1968, Kolesnikov 1979, Yalden & Warburton 1979, Glutz von Blotzheim et al. 1971, Korpimäki 1985b). Pustułki w Warszawie — zarówno osobniki gniazdujące w centralnych dzielnicach miasta jak i te ze stref bardziej peryferyjnych (Fig. 47) korzystały raczej z terenów pozamiejskich niż polowały wewnątrz miasta.

**4) Wydłużenie aktywności dobowej.** Pustułki gniazdujące w Warszawie nie wykorzystują możliwości polowania przy sztucznym świetle. Monitoring gniazd warszawskiej populacji pustulek przy pomocy kamer wykazał, że zaledwie kilka procent karmień piskląt (zdobyczą nie z zapasów) odbywało się po zapadnięciu zmierzchu i przed świtem (patrz rozdz. 4.11.2c, Fig. 87). Pustułki potrafią polować przy słabym oświetleniu — na terenach pozamiejskich obserwowano je polujące po zapadnięciu zmroku; w ich pokarmie znajdowano także zwierzęta o aktywności zmierzchowo-nocnej (przegląd w Śliwa & Rejt 2006).

**5) Wyższa przeżywalność, wcześniejsze lęgi.** Wysokie zagęszczenia osiągnięte przez populacje synurbijne zależą m.in. od wyników reprodukcyjnych (patrz rozdz. 4.7.2). W Warszawie nie prowadzono badań nad przeżywalnością osobników dorosłych, nie możliwe jest zatem przeprowadzenie porównań z istniejącymi danymi dla populacji pozamiejskich. Z kolei niewiele istnieje danych dotyczących fenologii lęgów i długości okresu lęgowego pustulek zasiedlających tereny pozamiejskie centralnej Polski, by móc je porównać z wynikami zebranymi w niniejszej pracy. Opierając się jednak na nielicznych danych dotyczących terminów wylotów młodych z gniazd uzyskanych z populacji zasiedlającej okolice Siedlec (ok. 90 km na wschód od Warszawy, patrz rozdz. 4.4.2d, Fig. 17) wydaje się, że warszawska populacja może nieco wcześniej przystępować do lęgów. Trudno jednak określić, jaki czynnik (pokarm, miejsca lęgowe, wiek osobników, specyfika klimatu — np. Newton 1979, Dijkstra et al. 1982, 1988, Aparicio 1994, Fargallo et al. 2001) wpływa na przyspieszenie lęgów w Warszawie. Nie można też wykluczyć, że na tym wyniku zaważyła niedostateczna wielkość próby.

**6) Niższe straty jaj.** W Warszawie straty na etapie jaj nieco przekraczały 3% zniesień, podobnie niskie były również straty na etapie piskląt (patrz rozdz. 4.7.2c). Na terenach pozamiejskich, gdzie pustulki gniazdują głównie w gniazdach otwartych, straty na etapie jaj są dość wysokie i sięgają kilkudziesięciu procent. Głównymi przyczynami strat jest drapieżnictwo (głównie krukowatych, np. Pererva 1979, Kuznetsov 1998), załamania pogody oraz rabunek ze strony ludzi (przegląd w Śliwa & Rejt 2006). Skrzynie i nisze w budynkach są mniej dostępne dla drapieżników w porównaniu do otwartych gniazd, brak jest także drapieżników mogących zagrozić lęgom. Na terenach pozamiejskich większość strat młodych spowodowana jest rozpadnięciem się starych gniazd bądź nagłymi załamaniami pogody (np. Riddle 1992).

**7) Większy odsetek gniazd z sukcesem, większa produkcja podlotów.** Straty całkowite w lęgach pustulek warszawskich sięgały nieco ponad 3% — zarówno na etapie jaj jak i piskląt. W porównaniu do populacji pozamiejskich, gdzie poziom strat całkowitych sięga nawet 27% w okresie inkubacyjnym i 5% na etapie pisklęcym (np. Village 1990, 1998, Riddle 1993b) były to straty relatywnie niewielkie. W Siedlcach w populacji zasiedlającej skrzynie lęgowe rozmieszczone w krajobrazie rolniczym, odsetek par ze stratami całkowitymi sięgał 15.5% (Rzępała 2006).

Wielkość zniesień pustulek, a także liczba odchowanych młodych, na terenach niezurbanizowanych (zwłaszcza na północy kontynentu) są ściśle zależne od zmian liczebności podstawowej grupy ofiar — norników, zatem w kolejnych latach może się znacznie wahać (np. Dijkstra et al. 1982, 1988, Meijer et al. 1988, Aparicio 1994, Kostrzewa & Kostrzewa 1994, Korpimäki & Wiehn 1998, Wiebe et al. 1998). Na przeżywalność młodych pustulek mają także wpływ warunki pogodowe w maju i

czerwcu (Kostrzewa 1991, Kostrzewa & Kostrzewa 1994). Wyniki uzyskane dla warszawskiej populacji wskazują na brak takich różnic w kolejnych latach; liczba podlotów/parę lęgową wahała się od 3.7 do 4.4 (patrz rozdz. 4.7.2b). Tą większą stabilność reprodukcji można tu uznać za „miejską” cechę badanej populacji.

**8) Wzrost zagęszczenia i stabilności populacji.** Zgodnie z założeniami modelu Gehlbacha (1996), zagęszczenia populacji synurbijnych drapieżników powinny wzrastać ze wzrostem gradientu urbanizacyjnego. W Warszawie średnie zagęszczenia pustulek wahały się między 0.16 i 0.27 par lęgowych/km<sup>2</sup> przy czym najwyższe odnotowano w centralnej części miasta (patrz rozdz. 4.2.2a). Na terenach rolniczych Europy zagęszczenia pustulek wahają się od kilku do kilkudziesięciu par/100km<sup>2</sup>, jednak na ogół jest to 10–30 par/100km<sup>2</sup> (0.1–0.3/km<sup>2</sup>) (Śliwa & Rejt 2006). W Polsce zagęszczenia tego gatunku na terenach pozamiejskich wahają się w zależności od struktury krajobrazu i wielkości powierzchni badawczych między 0.4–0.9 par/100km<sup>2</sup> a ponad 10 par/100 km<sup>2</sup> (przeгляд w Tomiałojć & Stawarczyk 2003, Śliwa & Rejt 2006). W porównaniu do zagęszczeń osiąganych przez populacje na terenach rolniczych w Polsce, zagęszczenia pustulek w Warszawie były wyraźnie wyższe, zwłaszcza w centralnych dzielnicach miasta. Brak wyraźnych różnic w porównaniu z pozamiejskimi populacjami z zachodu i północy kontynentu może wiązać się z powszechnym tam wykorzystywaniem skrzyń lęgowych, znacząco zwiększających liczebności pustulek (np. Śliwa & Rejt 2006).

W przeciwieństwie do wielu populacji synurbijnych liczba par pustulek zasiedlających Warszawę w kolejnych sezonach wahała się (Fig. 1). Takie zjawisko jest charakterystyczne dla pustulek na obszarach pozamiejskich i związane przede wszystkim z wahaniami dostępności zdobyczy (np. Korpimäki 1985a, Korpimäki & Norrdahl 1991 i in.). Od tego mogły też zależeć fluktuacje liczebności populacji warszawskiej, żywiącej się przede wszystkim nornikami (patrz rozdz.4.10.2).

**9) Osiadłość.** Powtórne zajmowanie tych samych stanowisk lęgowych w kolejnych sezonach oraz przypadki obecności pustulek przy nich poza okresem lęgowym mogą świadczyć o osiadłości tych osobników. Pustulki zasiedlające tereny pozamiejskie środkowej Europy przynajmniej częściowo wykazują skłonność do migracji (Cramp & Simmons 1980), natomiast osobniki należące do miejskich populacji coraz częściej pozostają poza sezonem rozrodczym na terenach lęgowych, często w rewirach gniazdowych (np. Witkowski 1962a, Ptaszyk 2003, Śliwa & Rejt 2006). W Warszawie zimą w okresach słabszych mrozów i poprawy pogody, w okolicach gniazd pojawiają się pojedyncze osobniki — zwłaszcza samce. Może to wskazywać, że warszawskie pustulki nie migrują na dalsze odległości, a jedynie koczują w okolicach miasta. Z drugiej strony istnieją doniesienia Domaniewskiego (1916), który już na początku XX w., gdy w Warszawie nie było jeszcze trwałej synurbijnej populacji pustulek, wspominał o zimowej

obecności samców opisywał zimową obecność samców w okolicach miasta. W osiadłych populacjach pozamiejskich powracalność pustulek waha się od 10% do 70%, w zależności od zagęszczeń norników (Cave 1968). Wyniki badań genetycznych prowadzonych w Warszawie wskazały na zawężenie puli genetycznej grup gniazdujących w centralnych dzielnicach miasta i tym samym ograniczonej imigracji osobników (Rejt et al. 2004a, Rutkowski et al. 2006, Załącznik V). Może to świadczyć o tym, że w Warszawie coraz większy odsetek osobników pozostaje w rewirach i w kolejnych sezonach zasiedla te same miejsca lęgowe.

Pustulki w Warszawie wykazują szereg cech populacji synurbijnych — oprócz gniazdowania na budynkach, znacznego odsetka powracalności i w coraz większym stopniu osiadłości, zmniejszonego lęku przed człowiekiem — przede wszystkim dobre i stabilne długookresowo wyniki reprodukcyjne (wielkość zniesienia, produkcja podlotów). Z drugiej strony populacja ta, zasiedlająca miasto dopiero od niedawna, nadal wykazuje szereg cech charakterystycznych raczej dla pustulek z terenów rolniczych. Na jej słabe zakorzenienie w środowisku miejskim wskazuje przede wszystkim skład pokarmu, a zwłaszcza znaczne wahania udziału drobnych ptaków — zarówno w skali pojedynczych gniazd jak i kolejnych sezonów. Również wahania liczebności par lęgowych między latami, a także różnice w terminach przystępowania do lęgów są raczej cechami populacji pozamiejskich. Można zatem przyjąć, że populacja ta jest populacją znajdującą się w początkowym stadium synurbizacji.

### 5.3. Perspektywy populacji warszawskiej

Dla sprawdzenia, czy populacja miejska pustulek w Warszawie jest w ekspansji, czy też osiągnęła względną stabilizację bądź znajduje się w zaniku, zastosowałem Macierzowy Model Przeżywalności zaproponowany przez Lesiego (Krebs 1997). Zmiany liczebności populacji oblicza się tą metodą na podstawie wskaźników rozrodczości i śmiertelności, które są zależne od wieku osobników. Wykorzystałem tu dane dotyczące parametrów reprodukcyjnych zebranych podczas badań populacji warszawskiej: średnią liczbę podlotów (4.2), odsetek gniazd z sukcesem (93%) oraz dostępne dane literaturowe o przeżywalności pustulek w kolejnych sezonach zebranych dla populacji pozamiejskich (Cave 1968, Village 1990, Wallin et al. 1993). W większości badań przeżywalność ptaków jednorocznych oscyluje koło 32%–51% (średnio około 30%), natomiast osobników starszych waha się od 58% do 69%. Przyjąłem zatem, że przeżywalność wśród pustulek po drugim roku życia wynosi średnio około 60%. Założyłem, że do rozrodu przystępują wszystkie osobniki (samice) w populacji. Te obliczenia wykazały, iż

badana populacja znajduje się w silnym progresie, a jej liczebność zwiększa się w tempie 40% rocznie. Takie tempo wzrostu jest mało prawdopodobne i nie potwierdzają go dane uzyskane podczas badań terenowych — liczebność populacji co roku zwiększałaby się znacznie bardziej od obserwowanej. Tymczasem liczba znajdowanych gniazd była w kolejnych latach wykazuje wahania w obie strony. Dane pochodzące z jednej z najdynamiczniej rozwijających się miejskich populacji ptaków drapieżnych, monitorowanej od samego początku obecności w mieście — drzemlików w Saskatoon — wskazują, że średni roczny wzrost liczebności populacji lęgowej będącej w ekspansji sięgał 18% (Sodhi et al. 1992). Nawet gdyby obniżyć parametry przeżywalności pustułek, zwłaszcza w pierwszym sezonie, wzrost krzywej pozostaje nadal bardzo duży. Czynniki mogącymi ograniczać tak wysoki wzrost mogą być: a) niski udział osobników dwuletnich w rozrodzie, b) wysoka śmiertelność polegowa, ewentualnie c) niski sukces lęgowy.

a) **Udział osobników drugorocznych w rozrodzie.** W Warszawie spośród 8 par monitorowanych podczas okresu badań za pomocą kamer, tylko w jednym przypadku (12.5%) stwierdzono obecność młodego samca (patrz rozdz. 4.3.2b). W Berlinie w różnych badaniach udział młodych ptaków w rozrodzie określano na 10% (Kübler et al. 2005) i 41% (Kupko et al. (2000), przy czym na różnice mogła wpływać ciągle zwiększająca się liczba skrzyń lęgowych. W dynamicznie rozwijających się miejskich populacjach lęgowych drzemlików w Kanadzie udział osobników w drugim kalendarzowym roku życia sięgał 20% (Sodhi et al. 1993). W populacjach pozamiejskich pustułek w latach o wysokiej liczebności norników, udział jednorocznych samic sięga 55% (18% w latach ubogich w norniki), zaś samców — 35% (odpowiednio 4%) (Szkocja, Newton 1979). Podobne wyniki uzyskano także dla innych populacji pozamiejskich (Finlandia — Palokangas et al. 1992, Holandia — Van Dijk 2005). Jeśli przyjąć, że dla młodych i niedoświadczonych osobników Warszawa może nie być środowiskiem optymalnym, to ich odsetek w populacji lęgowej może być zbliżony do wartości obserwowanych w populacjach pozamiejskich w okresach o słabym dostępie do pokarmu. Tym samym, wzrost liczebności nie jest tak dynamiczny, jakby wynikało to z założeń modelu.

b) **Poziom śmiertelności.** Trudna do oszacowania frakcja młodych osobników opuszcza miasto w pierwszych tygodniach samodzielnego życia i koczuje na otaczających je terenach otwartych (np. tereny lotniska Okęcie). Część z nich (w populacjach pozamiejskich nawet 65%, Cave 1968, Village 1990, Wallin et al. 1993) ginie, inne migrują, lub powracają do miejsca pochodzenia. Z tej ostatniej grupy prawdopodobnie jedynie niektóre mogą przystąpić do rozrodu. Niewykluczone, że jakaś część tych ostatnich zasiedla strefy peryferyjne i nie potrafiąc chwycić drobnych ptaków zasila

subpopulacje suburbanalne, na co wskazują m.in. wyniki badań genetycznych prowadzonych w Warszawie (Rejt et al. 2005, Rutkowski et al. 2006).

c) **Niski sukces lęgowy.** Przeczą jednak temu wyniki uzyskane w pracy (patrz rozdz. 4.5.2, 4.7.2). Musiałaby istnieć liczna frakcja osobników tracących lęgi na etapie jaj, która nie byłaby brana pod uwagę, gdyż albo porzucałaby terytorium po stracie, albo pozostając w rewirze byłaby uznawana za frakcję nielegową. Trudno jednak wyobrazić sobie czynnik, który tak drastycznie wpływałby na przeżywalność lęgów. Jedynym drapieżnikiem mogącym dostać się w mieście do gniazd pustulek jest człowiek, jednak w Warszawie negatywny wpływ tego czynnika jest raczej znikomy (patrz rozdz. 4.7.2c).

Nawet jeśli wyniki opisane modelem Lesliego są znacznie zawyżone, to warszawska populacja pustulek jest obecnie w stadium ekspansji do środowiska miejskiego. Od pojawienia się w latach 70-tych XX w. liczba par tego gatunku stale wzrastała i osiąga dobre wyniki reprodukcyjne (patrz rozdz. 4.5.2, 4.7.2), jedne z najwyższych spośród innych miejskich populacji. W perspektywie populacja warszawska nadal będzie prawdopodobnie zwiększać swą liczebność. Nie jest ona stabilna — obserwuje się wahania liczebności par lęgowych, a zagęszczenia są niższe niż w innych miastach (Tab. 8). Potencjalnie populacja ta może się jeszcze „dogęszczać”, a wyniki reprodukcji wskazują na istnienie znacznej rezerwy. Zagrożeniem dla obecności pustulek w mieście mogą być modernizacje i remonty budynków oraz inwestycje, w efekcie których powstaje zabudowa nieprzyjazna ptakom (szklane powierzchnie, brak miejsc lęgowych itp.). Jednak przykłady wielu innych miast pokazują, że wprowadzenie skrzyń lęgowych może zapobiec spadkowi liczebności pustulek (przeгляд w Śliwa & Rejt 2006).

Spośród trzech środowisk zasiedlanych przez pustułki — centrum miasta, obrzeży miejskich i terenów pozamiejskich, właśnie przedmieścia wydają się być najbardziej atrakcyjne dla tego drapieżnika i w przyszłości to środowisko może być głównym terenem ekspansji populacji warszawskiej. Są one miejscem styku i mieszania się pul genowych populacji miejskiej i pozamiejskiej (Rutkowski et al. 2005, 2006). Być może także pełnią i pełnią nadal rolę miejsca skąd pustułki dokonują kolonizacji miasta (np. Ptaszyk 2003).

Obserwacje niektórych autorów wskazują, że niektóre parametry reprodukcyjne miejskich populacji ptaków mogą być wyraźnie gorsze w porównaniu do pierwotnych populacji pozamiejskich (np. Horak 1993). Wyniki lęgów pustulek w „starych” populacjach miejskich (np. Rzymie i Berlinie) zdają się wskazywać na możliwy kryzys reprodukcyjny — przede wszystkim zmniejszenie liczby podlotów (Kupko et al. 2000, Salvati 2001b). Wyraźnie upośledzone są także miejskie populacje pustuleczki w Hiszpanii, gdzie głównym czynnikiem niekorzystnym są odległości do terenów łowieckich

(Tella et al. 1996). Według Salvatiego (2001b), słabe wyniki reprodukcyjne rzymskiej populacji pustułki związane są z wysokim zagęszczeniem par lęgowych i wynikającą z niego konkurencją wewnątrzgatunkową oraz wysokim poziomem stresu.

Inną wskazówką, iż warunki miejskie mogą niekorzystnie wpływać na możliwości zdobywania pokarmu przez niektóre drapieżniki są obserwacje nocnych łowów pustuleczek, interpretowanych jako rekompensata niedostatku zdobyczy podczas dziennych polowań (Negro et al. 2000). Podobnie zachowywały się pustułki gniazdujące w centrum Wiednia, należące do „starych” populacji (Sachslehner 1996). Również obecność nietoperzy w pokarmie rzymskich pustulek może świadczyć o przedłużaniu ich aktywności dobowej (Salvati et al. 1999a). Obecnie w Warszawie dzięki specyficznej topografii i relatywnie niewielkiemu obszarowi zwartej zabudowy nawet pustułki zasiedlające centrum miasta mogą łatwo dotrzeć do łowisk na terenach pozamiejskich. Jednak wraz z rozbudową miasta sytuacja może stać się mniej korzystna. Pierwszym sygnałem zmian mogących w przyszłości negatywnie wpływać na funkcjonowanie populacji będzie wzrost udziału ptaków w pokarmie pustulek, oraz zmniejszenie zróżnicowania genetycznego i wzrost udziału alleli specyficznych wśród pustulek zasiedlających strefę śródmiejską wynikający z izolacji tej grupy.

Czy populacje pustułki (również warszawska) mogą być izolowane w centrach miast, mimo iż są w stanie bez przeszkód przemieszczać się na znaczne odległości? Może tu odgrywać rolę imprinting miejsca gniazdowego, przeciwdziałający lęgom populacji „naskalnej” (tzn. miejskiej) w gniazdach nadrzewnych w krajobrazie rolniczym. Wskazuje na to niemal zupełny brak emigracji obserwowany np. w berlińskiej populacji pustulek (Kupko et al. 2005), co pociąga za sobą zawężenie puli genetycznej. Trend odwrotny, tj. przenoszenie się ptaków pochodzących z lęgów nadrzewnych do miast jest możliwy, podobnie jak u sokołów wędrownych (Kirmse 2004). Poziom imigracji może być jednak coraz mniejszy z uwagi na zmniejszające się zagęszczenia pozamiejskich populacji. Tym samym być może powstaje „ekotyp” naskalny pustułki preferujący obszary miejskie jako środowisko życia i aktywnie poszukujący takich siedlisk.

Populacja warszawska w bliskiej perspektywie powinna zwiększyć swoją liczebność i osiągnąć względną stabilizację. Wzrost ten częściowo będzie wynikiem dobrych wyników reprodukcyjnych i powracaniu/stałej obecności tych samych i potomnych osobników oraz nadal jeszcze dość licznej imigracji pustulek z terenów peryferyjnych. Z czasem prawdopodobnie imigracja zacznie się zmniejszać, co wraz z ekspansją miasta spowoduje powstanie mniej lub bardziej izolowanej grupy pustulek w Warszawie. Wzrost zagęszczenia par lęgowych, wzrost odległości do terenów otwartych a także wzrost izolacji genetycznej między grupami pustulek w gradiencie urbanizacyjnym

może spowodować z czasem zmniejszenie zdolności reprodukcyjnych populacji warszawskiej (podobnie jak np. w Rzymie). Biorąc jednak pod uwagę wielkość Warszawy i jej specyficzne położenie, efekty tego procesu mogą być widoczne dopiero w dalekiej przyszłości.

Ochrona pustułki w Warszawie powinna być realizowana głównie przez zapewnienie opieki pisklątom, które często wypadają z gniazd oraz przez zapewnienie miejsc lęgowych (instalacja skrzyń). Ten ostatni zabieg powinien mieć m.in. na celu wzmocnienie grup peryferyjnych pustulek, które mogą być naturalnym źródłem zasilenia grupy śródmiejskiej.

## 6. PODSUMOWANIE

- Pustułki pojawiły się licznie w Warszawie w latach 1970-tych XX w. W okresie międzywojennym stwierdzano je tu sporadycznie, zaś po wojnie najprawdopodobniej zasiedlały ruiny miasta. Obecnie liczebność populacji szacowana jest na ok. 70 par lęgowych.
- Stanowiska lęgowe pustulek w Warszawie rozmieszczone były skupiskowo; średnie zagęszczenie tego gatunku na obszarze miasta w kolejnych latach wahało się od 0.16 do 0.27 par lęgowych/km<sup>2</sup>. Średnia odległość do najbliższych terenów otwartych wyniosła 646 m, do potencjalnych pozamiejskich terenów łowieckich — 3854 m. Zagęszczenia osiągane przez populację warszawską były zbliżone do zagęszczeń pustulek z innych „nowych” populacji, niższe niż w przypadku „starych”. W porównaniu do zagęszczeń osiąganych przez populacje na terenach rolniczych w Polsce, zagęszczenia pustulek w Warszawie były wyraźnie wyższe, zwłaszcza w centralnych dzielnicach miasta.
- Udział zwartej zabudowy wokół gniazd pustulek był wyższy niż w losowo wybranych punktach kontrolnych, zaś udział terenów otwartych — niższy.
- Niemal wszystkie pary gniazdowały na budynkach, średnio na wysokości 23.6 m, podobnie jak w innych miastach. Większość nisz gniazdowych miała otwory wlotowe skierowane na północ bądź północny-wschód. 66% stanowisk lęgowych pustulek w Warszawie było wykorzystywanych przynajmniej dwukrotnie w kolejnych latach. Tak wysoki stopień reokupacji był podobny do wyników uzyskiwanych dla innych miejskich populacji i wyższy, niż w przypadku populacji pozamiejskich.
- Średnia wielkość zniesienia w okresie badań wynosiła 5.4. Liczba piskląt w gniazdach wynosiła średnio 4.7/parę z sukcesem (4.5 na parę lęgową), natomiast liczba podlotów — średnio 4.4/parę z sukcesem (4.2/parę lęgową). Zarówno różnice w wielkości



zniesienia, jak i liczbie piskląt oraz podlotów w gradiencie urbanizacyjnym i między poszczególnymi sezonami nie były istotne statystycznie. W przeciwieństwie do populacji pozamiejskich zarówno wielkość zniesienia, liczba piskląt jak również liczba wyprowadzanych modych nie wykazywała znaczących wahań w poszczególnych latach.

- Straty całkowite w lęgach były bardzo niskie — zarówno na etapie jaj (3.3%) jak i piskląt bądź podlotów (3.3%), podobnie jak w innych populacjach miejskich.

- W pokarmie pustulek dominowały ssaki (89%), co jest bardziej cechą populacji pozamiejskich niż w populacji zasiedlających miasta, w których znaczny odsetek ofiar stanowią ptaki. Udział ptaków w pokarmie pustulek w Warszawie nie przekraczał 10% ofiar. Nie był on związany ani z gradientem urbanizacyjnym, ani z odległością do najbliższych terenów otwartych. Nie stwierdzono także pozytywnej korelacji między udziałem ptaków w pokarmie a udziałem zwartej zabudowy wokół gniazd. W poszczególnych latach udział poszczególnych grup ofiar kręgowych w pokarmie pustulek wykazywał znaczne różnice, bez wyraźnych trendów długoterminowych.

- We wszystkich gniazdach pustułki gromadziły niezjedzoną zdobycz. Pisklęta były karmione z tych zapasów głównie w I i II tygodniu życia, przede wszystkim podczas pierwszych i ostatnich karmień danego dnia. Tym samym zapasy pokarmu zwiększały szanse przeżycia najmłodszych piskląt i zmniejszały prawdopodobieństwo strat wśród młodych osobników.

- Pustułki w Warszawie wykazują szereg cech typowych dla populacji synurbijnych — oprócz gniazdowania na budynkach, znacznego odsetka powracalności i w coraz większym stopniu osiadłości, zmniejszonego lęku przed człowiekiem — przede wszystkim dobre i stabilne długookresowo wyniki reprodukcyjne (wielkość zniesienia, produkcja podlotów). Z drugiej strony populacja ta, zasiedlająca miasto dopiero od niedawna, nadal wykazuje szereg cech charakterystycznych raczej dla pustulek z terenów rolniczych. Na jej słabe zakorzenienie w środowisku miejskim wskazuje przede wszystkim skład pokarmu, a zwłaszcza znaczne wahania udziału drobnych ptaków — zarówno w skali pojedynczych gniazd jak i kolejnych sezonów. Również wahania liczebności par lęgowych między latami, a także różnice w terminach przystępowania do lęgów są raczej cechami populacji pozamiejskich. Można zatem przyjąć, że populacja ta jest populacją znajdującą się w początkowym stadium synurbizacji.

- Zmiany zachodzące w krajobrazie miasta mogą być niekorzystne dla funkcjonowania populacji pustulek w Warszawie — zwiększać izolację pomiędzy poszczególnymi grupami, ograniczyć dostęp do terenów łowieckich. Prace ochroniarskie, realizowane głównie poprzez montaż skrzyń lęgowych, powinny być prowadzone ze świadomością możliwych negatywnych efektów izolacji części populacji.

## 7. PODZIĘKOWANIA

Niniejsza praca nie powstałaby bez pomocy i życzliwości wielu osób i instytucji, którym w tym miejscu chciałbym złożyć serdeczne podziękowania. Wiele ze stanowisk lęgowych pustulek w Warszawie znajduje się na budynkach z ograniczoną możliwością dostępu — bankach, budynkach rządowych, elektrociepłowniach itp. Pragnę podziękować w tym miejscu wszystkim tym, którzy z zainteresowaniem i życzliwością odnosili się do moich częstych wizyt przy gniazdach „swoich” pustulek: pracownikom Biura Gospodarczo-Technicznego Kancelarii Sejmu RP na czele z panem mgr inż. M. Wasiakiem, Dyrekcji Banku Gospodarstwa Krajowego oraz panom B. Kędzierskiemu i K. Lisieckiemu z działu administracyjnego BGK, pani dyrektor E. Górskiej-Horczyczak wraz ze współpracownikami z Działu Ochrony Środowiska Tarchomińskich Zakładów Farmaceutycznych „Polfa SA”, Dyrekcji Elektrociepłowni Warszawskich SA i panu J. Kułagowskiemu z EC „Żerań”, a także panu dyrektorowi A. Ścisłowskiemu i panu W. Popielarzowi z Telewizyjnego Ośrodka Nadawczego. Wdzięczny jestem również Dyrekcji, pracownikom administracji oraz ochrony Pałacu Kultury i Nauki, Dyrekcji Urzędu Komitetu Integracji Europejskiej, Dyrekcji i panu Piotrowi z Centrum Bankowo-Finansowego „Nowy Świat”, panu dr hab. K. Turlejskiemu oraz Dyrekcji Instytutu Biologii Doświadczalnej PAN im. M. Nenckiego za wszechstronną pomoc i cierpliwość podczas prowadzenia badań. Nieznany mi w większości z nazwiska Państwu dozorcóm i gospodarzóm domów, którzy umożliwiali mi dostęp do zamkniętych zazwyczaj strychów i poddaszy, chciałbym podziękować za zaufanie i wyrozumiałość. Uzyskanie wielu spośród wyników opisanych w tej pracy nie byłoby możliwe bez zaangażowania szeregu osób, które pomagały mi w trakcie badań nad pustułkami. Były to: dr A. Gryczyńska-Sięmiątkowska, panie P. Jagołkowska-Tkaczuk, E. Jarochowska, E. Kominek, D. Krauze, N. Mieczkowska, M. Raczyńska, a także panowie J. Balunowski i P. Bielicki z firmy STEP Systemy Kamerowe, dr P. Chylarecki, G. Dzik, J. Gryz, J. Hirny, I. Kaługa, D. Krupiński, dr A. Kruszewicz, dr W. Nowicki, dr J. Romanowski, dr R. Rutkowski, M. Rzępała, A. Topczewski, M. Żmihorski oraz członkowie Warszawskiego Koła Sekcji Ornitologicznej Polskiego Towarzystwa Zoologicznego. Wiele cennych informacji otrzymałem od często anonimowych mieszkańców Warszawy, którzy odpowiadali na moje apele zamieszczane w prasie i telewizji. Osobne podziękowania winny jestem dr T. D. Mazgajskiemu, kierownikowi Pracowni Badań Ornitologicznych MiZ PAN, za poświęcony mi czas, wyrozumiałość i pomoc podczas obróbki statystycznej danych oraz ciągły doping do pisania niniejszej pracy. Przede wszystkim chciałbym jednak podziękować panu prof. dr hab. M. Luniakowi, osobie, która uznała, że warto napisać tę pracę i przez szereg lat wspierała mnie zarówno jako szef Pracowni jak i mój promotor.

## 8. LITERATURA

- Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. 1978. Synurbization of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of population in an urbanization gradient. *Acta Theriol.* 23: 341–358.
- Anonymus. 1930. Die Turmfalken von St. Elisabeth. *Breslauer Neueste Nachrichten*, Breslau 43, nr 64.
- Aparicio J. M. 1994. The seasonal decline in clutch size: an experiment with supplementary food in the kestrel, *Falco tinnunculus*. *Oikos* 71: 451–458.
- Aparicio J. M. 1998. Individual optimization may explain differences in breeding time in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. *J. Avian Biol.* 29: 121–128.
- Aviles J. M., Sanchez J. M. 2000. Breeding biology of the Eurasian Kestrel in the steppes of southwestern Spain. *J. Raptor Res.* 34: 45–48.
- Baziz B., Souttou K., Doumandji S., Denys C. 2001. Quelques aspects sur le regime alimentaire du faucon crecerelle *Falco tinnunculus* (Aves, Falconidae) en Algerie. *Alauda* 69: 413–418.
- Beichle U. 1980. Siedlungsdichte, Jagdreviere und Jagdweise des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) im Stadtgebiet von Kiel. *Corax* 8:3–12.
- Berliner Ornithologische Arbeitsgemeinschaft. 1995. Berliner Brutvogelbericht 1994. *Berl. ornithol. Ber.* 5: 192–214.
- Berliner Ornithologische Arbeitsgemeinschaft. 2004. Berliner Brutvogelbericht 1994. *Berl. ornithol. Ber.* 14: 250.
- Beukeboom L., Dijkstra C., Meijer T. 1988. Seasonality of clutch size determination in the Kestrel *Falco tinnunculus*: an experimental approach. *Ornis Scand.* 19: 41–48.
- Bezzel E. 1985. Birdlife in intensively used rural and urban environments. *Ornis Fennica* 62: 90–95.
- Biaduń W. 2005. Lublin. W: Kelcey J. G., Rheinwald G. 2005. Birds in European cities. Ginster Verlag, St. Katharinen. ss. 171–196.
- Biernacki Z., Butkiewicz T., Ciechocińska M., Domański B., Durko J., Dymek B., Jakubowski K., Kazimierski J., Kołodziejczyk R., Wróblewski A., Zahorski A. 1990. Środowisko przyrodnicze Warszawy. PWN, Warszawa.
- Bird D., Varland D., Negro J. J. (red.). 1996. Raptors in human landscapes. Adaptations to built and cultivated environments. Academic Press.
- Boal C. W., Mannan R. W. 1998. Nest-site selection by Cooper's Hawks in an urban environment. *J. Wildl. Manage.* 62: 864–871.

- Boileau N., Delelis N., Hoëde C. 2006. Utilisation de l'habitat et de l'espace par le Faucon Crécerelle *Falco tinnunculus* en période de reproduction. *Alauda* 74: 251–264.
- Brown L. 1978. *British Birds of Prey. A study of Britain's 24 diurnal raptors.* William Collins Sons & Co Ltd. Glasgow, ss. 197–212.
- Cade T. J., Bird D. M. 1990. Peregrine Falcons, *Falco peregrinus*, nesting in an urban environment: a review. *Canadian Field Natur.* 104: 209–218.
- Cave A. J. 1968. The breeding of the Kestrel (*Falco tinnunculus* L.) in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Netherlands J. Zool.* 18: 313–407.
- Chylarecki P., Jawińska D., Kuczyński L. 2006. Monitoring Pospolitych Ptaków Lęgowych — Raport z lat 2003–2004. OTOP, Warszawa.
- Cignini B., Zapparoli M. 2005. Rome. W: Kelcey J. G., Rheinwald G. (red.). *Birds in European cities.* Ginster-Verlag, St. Katharinen, ss. 243–277.
- Clark P. J., Evans F. C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445–453.
- CORIF 2002. Les faucons de Notre-Dame. Des rapaces en ville. Monum.
- Costantini D., Casagrande S., Di Lieto G., Fanfani A., Dell'Omo G. 2005. Consistent differences in feeding habits between neighbouring breeding kestrels. *Behaviour* 142: 1409–1421.
- Cramp S., Simmons K. E. L. (red.). 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle east and North Africa. T. 2. Birds of Prey,* Oxford Univ. Press.
- Cramp S., Tomlins A. D. 1966. The birds of Inner London 1951–1965. *British Birds* 59: 209–233.
- Danko Š., Diviš T., Dvorská J., Dvorský M., Chavko J., Karaska D., Kloubec B., Kurka P., Matušik H., Peške L., Schröpfer L., Vacík R. 1994. [The state of knowledge of breeding numbers of birds of prey (Falconiformes) and owls (Strigiformes) in the Czech and Slovak Republic as of 1990 and their population trends in 1970–1990]. *Buteo* 6: 1–89.
- Darolova A. 1986. Príspevok k poznaniu potravy sokola mysiara (*Falco tinnunculus*) v Bratislave. *Buteo* 1: 33–37.
- Darolova A. 1992. Nesting of *Falco tinnunculus* (Linnaeus, 1758) in the urban agglomeration of Bratislava. *Biologia (Bratislava)* 47: 389–397.
- Davis T. A. W. 1975. Food of the Kestrel in winter and early spring. *Bird Study* 22: 85–91.
- Day M.G. 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool.* 148: 201–217.
- Diamond J. M. 1986. Rapid evolution of urban birds. *Nature* 324: 107–108.

- Dijkstra C., Daan S., Cave A. J., Foppen R. P. B. 1988. Daily and seasonal variations in body mass of the kestrel in relation to food availability and reproduction. *Ardea* 76: 127–140.
- Dijkstra C., Vuursteen I., Daan S., Masman D. 1982. Clutch size and laying date in the Kestrel *Falco tinnunculus*: effect of supplementary food. *Ibis* 124: 210–213.
- Ditchkoff S. S., Saalfeld S. T., Gibson Ch. J. 2006. Animal behavior in urban ecosystems: modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosyst.* 9: 5–12.
- Domaniewski J. 1916. Materjały do ornitofauny ziem polskich. *Compt. Rend. Soc. Sci. Vars.* 10: 1007–1008.
- Dykstra C. R., Hays J. L., Daniel F. B., Simon M. M. 2000. Nest site selection and productivity of suburban Red-shouldered Hawks in Southern Ohio. *Condor* 102: 401–408.
- Eschholz N. 1993. Ergebnisse des Nistkastenprogramms für Turmfalken *Falco tinnunculus*, L. 1758 im Kreis Belzig. *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg Sonderheft, Greifvögel und Eulen* 2: 19–23.
- Estes W., Mannan W. 2003. Feeding behavior of Cooper's Hawks at urban and rural nests in southeastern Arizona. *Condor* 105: 107–116.
- Fairley J. S., McLean A. 1965. Notes on the summer food of the Kestrel in northern Ireland. *British Birds* 58: 145–148.
- Fargallo J. A., Blanco G., Potti J., Vinuela J. 2001. Nestbox provisioning in a rural population of Eurasian kestrel: breeding performance, nest predation and parasitism. *Bird Study* 48: 236–244.
- Feriancova-Masarova Z., Kalivodova E. 2005. Bratislava. W: Kelcey J. G., Rheinwald G. 2005. *Birds in European cities*. Ginster Verlag, St. Katharinen. ss. 55–80.
- Fiuczynski K. D., Sömmer P. 2000. Adaptation of two falcon species *Falco femoralis* & *Falco subbuteo* to an urban environment. W: Chancellor R. D., Meyburg B.-U. *Raptors at risk*. WWGBP/Hancock House. ss: 463–467.
- Fiuczynski K. D., Sömmer P. 2001. Baumfalke. W: Kostrzewa A., Speer G. *Greifvögel in Deutschland*. Aula-Verlag, Wiebelsheim. ss. 82–85.
- Fowler J., Cohen L. 1995. *Statistics for Ornithologists*. BTO, Tring.
- Franco A. M. A., Marques J. T., Sutherland W. J. 2005. Is nest-site availability limiting lesser Kestrel populations? A multiple scale approach. *Ibis* 147: 657–666.
- Gehlbach F. R. 1996. Eastern Screech Owls in suburbia: a Model of Raptor Urbanization. W: Bird D., Varland D., Negro J. J. *Raptors in human landscapes. Adaptations to built and cultivated environments*. Academic Press. ss: 69–76.

- Gillbert O. L. 1989. The ecology of urban habitats. Chapman and Hall, London–New York.
- Gliwicz J., Goszczyński J., Luniak M. 1994. Characteristic features of animal populations under synurbization — the case of the Blackbird and of the Striped Field Mouse. *Memorabilia Zool.* 49: 237–244.
- Glutz von Blotzheim U. N. (red.). 1971. Handbuch der Voegel Mitteleuropas. T. 4. Falconiformes. Frankfurt/Main, ss. 711–742.
- Goszczyński J., Jabłoński P., Lesiński G., Romanowski J. 1993. Variation in diet of Tawny Owl *Strix aluco* L. along an urbanization gradient. *Acta Ornithol.* 27: 113–123.
- Grzesiak M., Sieradzki Z. (red.). 2000–2003. Ochrona środowiska 2000–2003. GUS Warszawa.
- Grzesiak M., Domańska W. 2004. Ochrona środowiska 2004. GUS Warszawa.
- Hagemejer W. J. M., Blair J. 1997. The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance. T & AD Poyser, London.
- Horak P. 1993. Low fledging success of urban Great Tits. *Ornis Fennica* 70: 168–172.
- Hudec K., Mrlik V., Bauerova Z. 1981. Der Turmfalke (*Falco tinnunculus*) in der Stadt Brno im Jahr 1979. *Folia Zool.* 30: 53–58.
- James P. C., Warkentin I. G., Oliphant L. W. 1989. Turnover and dispersal in urban Merlins. *Ibis* 131: 426–447.
- Kalbarczyk W. 1960. Ptaki terenów ruderalnych Warszawy. *Przyr. Polska* 4: 22–23.
- Kalyakin M. V., Voltzit O. V. 2006. Atlas. Pticy Moskwy i Podmoskowie. Pensoft, Sofia–Moskwa.
- Karolewski M. A. 1981. Specyfika i status ekologiczny miasta. *Wiadomości Ekologiczne* 27: 3–35.
- Karlsson J., Nilsson S. G. 1977. The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis* 119: 121–123.
- Kawa P. 2001. Obserwacje pustułki *Falco tinnunculus* w Rzeszowie. *Ptaki Podkarpacia* 9: 27–30.
- Kirmse W. 2004. Tree-nesting Peregrines *Falco p. peregrinus* in Europe did not recover. W: Chancellor R. D., Meyburg B.-U. *Raptors worldwide*. WWWGBP/MME, ss. 271–277.
- Kochanek H.-M. 1984. [Notices to the breeding biology of the kestrel *Falco tinnunculus*]. *Die Vogelwelt* 105: 201–219.
- Kolazy J. 1877. Der Turmfalke. *Mitt. Ornithol. Ver. Wien* 2: 45–47.
- Kolesnikov A. D. 1979. Chyszcznyie pticy i sowy liesow jugo-wostoka Ukrainy. *Ornitologiya* 14: 77–82.

- Konstantinov V. M., Zakharov R. 2005. Moscow. W: Kelcey J. G., Rheinwald G. 2005. Birds in European cities. Ginster Verlag, St. Katharinen. ss. 197–214.
- Korpimäki E. 1985a. Prey choice strategies of the kestrel *Falco tinnunculus* in relation to available small mammals and other Finnish birds of prey. *Ann. Zool. Fennici* 22: 91–104.
- Korpimäki E. 1985b. Diet of the Kestrel *Falco tinnunculus* in the breeding season. *Ornis Fennica* 62: 130–137.
- Korpimäki E. 1986. Diet variation, hunting habitat and reproductive output of the kestrel *Falco tinnunculus* in the light of optimal diet theory. *Ornis Fenn.* 63: 84–90.
- Korpimäki E. 1987. Dietary shifts, niche relationships and reproductive output of coexisting Kestrels and Long-eared Owls. *Oecologia* 74: 277–285.
- Korpimäki E. 1990. Low repeatability of laying date and clutch size in Tengmalm's Owl: an adaptation to fluctuating food conditions. *Ornis Scand.* 21: 282–286.
- Korpimäki E., Lahti K., May C. A., Parkin D. T., Powell G. B., Tolonen P., Wetton J. H. 1996. Copulatory behaviour and paternity determined by DNA fingerprinting in kestrels: effects of cyclic food abundance. *Anim. Behav.* 51: 945–955.
- Korpimäki E., Norrdahl K. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short-eared Owls, and Long-eared Owls to vole densities. *Ecology* 72: 814–826.
- Korpimäki E., Wiehn J. 1998. Clutch size of kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83: 252–272.
- Kostrzewa R. 1991. Populationsregulation des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in der Niederrheinischen Bucht. *Ökol. Vögel* 13: 137–157.
- Kostrzewa R., Kostrzewa A. 1991. Winter weather, spring and summer density, and subsequent breeding success of Eurasian Kestrels, Common Buzzards, and Northern Goshawks. *Auk* 108: 342–347.
- Kostrzewa R., Kostrzewa A. 1993. *Der Turmfalke*. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Kostrzewa A., Kostrzewa R. 1994. Population Limitation in Buzzards *Buteo buteo* and Kestrels *Falco tinnunculus*: the different roles of habitat, food and weather. W: Meyburg, B.-U., Chancellor R. D. *Raptor Conservation Today*, WWGBP/ The Pica Press.
- Krebs C. J. 1997. *Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności*. PWN, Warszawa. ss: 185–209.
- Król W. 1985. Breeding density of diurnal raptors in the neighbourhood of Susz (Iława Lakeland, Poland) in the years 1977–79. *Acta Ornithol.* 21: 95–116.

- Kübler S., Kupko S., Zeller U. 2005. The kestrel (*Falco tinnunculus* L.) in Berlin: investigation of breeding biology and feeding ecology. *J. Ornithol.* 146: 271–278.
- Kübler S. 2005. Nahrungsökologie Stadtlebender Vogelarten entlang eines Urbangradienten. PH Thesis, Humboldt-Univ., Berlin.
- Kupko S., Schlottke L., Rinder J. 2000. Der Turmfalke (*Falco tinnunculus* L.) im Berliner Stadtgebiet — Eine Auswertung unter besonderer Berücksichtigung der Monitoringfläche Nr 376 (Berlin-West). *Populationsoekologie Greifvogel- und Eulenarten* 4: 359–372.
- Kurth D. 1970. Der Turmfalke (*Falco tinnunculus*) im Münchener Stadtgebiet. *Anz. Orn. Ges. Bayern* 9: 2–12.
- Kuusela S., Solonen T. 1984. The growth of kestrel nestlings in Southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 21: 309–312.
- Kuznetsov A. V. 1998. [Biocenological bond patterns in Common Kestrel and Hooded Crow]. *Sovremennaya ornitologiya*, ss: 193–203.
- Laikre L. 1996. Genetic processes in small populations. PhD thesis, Stockholm Univ.
- Lesiński G. 1997. Ptaki środowisk ruderalnych w peryferyjnych dzielnicach Warszawy. *Notatki Ornitologiczne* 38: 223–228.
- Luniak M. 1998. [Synurbization — the adjustment of animals to urban development]. W: Barczak T., Indykiewicz P. (red.). *Urban fauna*. Bydgoszcz, ss: 13–19.
- Luniak M. 2004. Synurbization — adaptation of animal wildlife to urban development. W: Shaw W. W., Harris L. K., Vandruff L. (red.). *Proc. 4<sup>th</sup> Int. Symposium Urban Wildl. Conserv.* Tucson, ss: 50–55.
- Luniak M., Kalbarczyk W., Pawłowski W. 1964. Ptaki Warszawy. *Acta Ornithol.* 8: 198–199.
- Luniak M., Kozłowski P., Nowicki W. 1997. Magpie *Pica pica* in Warsaw — abundance, distribution and changes in its population. *Acta Ornithol.* 32: 77–86.
- Luniak M., Kozłowski P., Nowicki W., Plit J. 2001. Ptaki Warszawy 1962–2000. Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN, Warszawa.
- Markowski J., Wojciechowski Z., Kowalczyk J., Tranda E., Śliwiński Z., Soszyński B. 1998. Fauna Łodzi. Fundacja „Człowiek i Środowisko”, Łódź.
- Marzluff J. M., Bowman R., Donnelly R. 2001. Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Kluwer Academic Publ., Norwell.
- Masman D., Daan S., Beldhuis H. J. 1988a. Ecological energetics of the kestrel: daily energy expenditure throughout the year based on time-energy budget, food intake and doubly labeled water methods. *Ardea* 76: 6481.



- Masman D., Daan S., Dijkstra C. 1988b. Time allocation in the kestrel (*Falco tinnunculus*), and the principle of energy minimization. *J. Anim. Ecol.* 57: 411–432.
- Masman D., Gordijn M., Daan S., Dijkstra C. 1986. Ecological energetics of the kestrel: field estimates of energy intake throughout the year. *Ardea* 74: 24–39.
- Massemin S., Korpimäki E., Zorn T., Poyri V., Speakman J. R. 2003. Nestling energy expenditure of Eurasian kestrels *Falco tinnunculus* in relation to food intake and hatchling order. *Avian Science* 3: 1–12.
- Mazgajski T. D. 1998. Nest-site characteristic of Great Spotted. Woodpecker *Dendrocopos major* in Central Poland. *Pol. J. Ecol.* 46: 33–41.
- Märtz R. 1987. *Gewoll - und Rupfungskunde*. Berlin.
- Maćzak 1990. Uwarunkowania klimatyczne. W: Biernacki Z., Butkiewicz T., Ciecchocińska M., Domański B., Durko J., Dymek B., Jakubowski K., Kazimierski J., Kołodziejczyk R., Wróblewski A., Zahorski A. *Środowisko przyrodnicze Warszawy*. PWN, Warszawa. ss. 289–296.
- McDonnell M. J., Pickett S. T. A. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71: 1232–1237.
- Meijer T., Daan S., Dijkstra C. 1988. Female condition and reproduction: effects of food manipulation in free-living and captive Kestrels. *Ardea*: 76: 141–145.
- Michalak W. 2002. Występowanie pustułki *Falco tinnunculus* w Lesznie w latach 1998–2002. *Przegląd Przyr.* 13: 169–174.
- Millsap B. A., Bear C. 2000. Density and reproduction of burrowing owls along an urban development gradient. *J. Wildl. Manage.* 64: 33–41.
- Mitschke A., Baumung S. 2001. *Brutvogel-Atlas Hamburg*. Hamburg.
- Mizera T. 1999. *Monografie przyrodnicze — bielik*. Wyd. Lubuskiego Tow. Przyr., Świebodzin.
- Mizera T., Maciorowski G., Śliwa P. 1998. Wstępne wyniki inwentaryzacji lęgowych ptaków drapieżnych w Poznaniu w latach 1992–1997. W: Barczak T., Indykiewicz P. (red.). *ATR, Bydgoszcz*, ss. 141–146.
- Moreno E. 1985. Clave osteologica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. *Ardeola* 32: 295–377.
- Negro J. J., Bustamante J., Melguizo C., Ruiz J. L., Grande J. M. 2000. Nocturnal activity of Lesser Kestrels under artificial lighting conditions in Seville, Spain. *J. Raptor Res.* 34: 327–329.
- Newton I. 1979. *Population ecology of raptors*. T & AD Poyser, London.
- Norrdahl K., Korpimäki E. 2002. Seasonal changes in the numerical responses of predators to cyclic vole populations. *Ecography* 25: 428–438.

- Nowakowski J. J. 1994. The impact of human presence on the nest distribution of Blackbirds *Turdus merula* and Song Thrush *T. philomelos*. *Acta Ornithol.* 29: 59–65.
- Otto W., Witt K. 2002. Verbreitung und bestand Berliner Brutvögel. Berliner Umweltpress.
- Palokangas P., Alatalo R. V., Korpimäki E. 1992. Female choice in the kestrels under different availability of mating options. *Anim. Behav.* 43: 659–665.
- Parker J. W. 1996. Urban ecology of the Mississippi Kite. W: Bird D., Varland D., Negro J. *Raptors in human landscapes. Adaptations to built and cultivated environments.* Academic Press. ss. 45–52.
- Pawłowski W. 1963. Awifauna Parku Skaryszewskiego w Warszawie. *Prz. Zool.* 7: 273–284.
- Pererva W. I. 1979. Ekologija sokołow sosnowogo bora Tiersek Naurzumskogo zapovednika. *Ornitologiya* 14, ss. 115–126.
- Petty S. J., Anderson D. I. K., Davison M., Little B., Sherratt N., Thomas C. J., Lambin X. 2003. The decline of Common Kestrels *Falco tinnunculus* in a forested area of northern England: the role of predation by Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* 145: 472–483.
- Petersen C. M. 1956. [Studies of the breeding biology of the Kestrel (*Falco tinnunculus*) in Copenhagen]. *Dansk Ornithol. Forenigs Tidsskrift* 50: 134–159.
- Piatella E., Salvati L., Manganaro A., Fattorini S. 1999. Spatial and temporal variations in the diet of the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) in Rome, Italy. *J. Raptor Res.* 33: 172–175.
- Piechocki R. 1982. Der Turmfalke. Ziemsen Verlag, Witteneberg Lutherstadt.
- Pikula J., Beklova M., Kubik V. 1984. The nidobiology of *Falco tinnunculus*. Academia, Praha.
- Plesnik J. 1985a. [Ecology of a urban population of the Kestrel (*Falco tinnunculus*)]. W: Sitko J., Trpak P. (red.). *Dravci 1985. Sbornik referatu z celostatni konference Přerov 14–16.11.1985*, ss. 161–192.
- Plesnik J. 1985b. [Equilibrium and stability in the urban population of Kestrel (*Falco tinnunculus*): a methodological instruction]. W: Sitko J., Trpak P. (red.). *Dravci 1985. Sbornik referatu z celostatni konference Přerov 14–16.11.1985*, ss. 193–206.
- Plesnik J. 1990. Long-term study of some urban and extra-urban populations of the Kestrel (*Falco tinnunculus* L.). W: Stastny K., Bejcek V. (red.). *Bird census and atlas studies. Proc 11<sup>th</sup> Int. Conf. Bird Census Atlas Work. Prague*, ss. 453–458.

- Plesnik J. 1991. Nest sites and breeding density of the population of the European Kestrel (*Falco tinnunculus*) in Pardubice. *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.* 55: 45–59.
- Plesnik J. 1993. Density, reproductive success and diet of the Kestrel (*Falco tinnunculus*) in farmland and urban habitats. Ph.D. thesis, Charles Univ., Prague.
- Plesnik J., Dušek M. 1994. Reproductive output of the Kestrel *Falco tinnunculus* in relation to small mammal dynamics in intensively cultivated farmland. W: Meyburg B.-U., Chancellor R. D. *Raptor Conservation Today*. WWGBP/The Pica Press, ss.61–65.
- Pucek Z. (red.). 1984. Klucz do oznaczania ssaków Polski. Warszawa.
- Ptaszyk J. 2003. Ptaki Poznania — stan jakościowy i ilościowy oraz jego zmiany w latach 1850–2000. Wyd. Naukowe UAM w Poznaniu.
- Reale J. A., Blair R. B. 2005. Nesting success and life-history attributes of bird communities along an urbanization gradient. *Urban Habitats* 3: 1–24.
- Rejt Ł. 1997. Zmienność składu pokarmu miejskich pustulek w Warszawie. Pr. mgr, Wydz. Biologii Uniw. Warsz.
- Rejt Ł. 2001a. Peregrine falcon and Kestrel in urban environment — the case of Warsaw. W: Gottschalk E., Barkow A., Muehlenberg M., Settele J. *Naturschutz und Verhalten*. UFZ-Bericht 2: 81–85.
- Rejt Ł. 2001b. Synurbizacja pustułki *Falco tinnunculus* — cechy populacji miejskiej. W: Indykiewicz P., Barczak T., Kaczorowski G. *Bioróżnorodność i ekologia populacji zwierzęcych w środowiskach zurbanizowanych*. NICE, Bydgoszcz, ss. 221–228.
- Rejt Ł. 2001c. Feeding activity and seasonal changes in diet of urban Peregrine Falcons *Falco peregrinus*. *Acta Ornithol.* 36: 165–169.
- Rejt Ł. 2003a. Udane lęgi sokoła wędrownego *Falco peregrinus* w Warszawie (2000–2002 r.). *Chrońmy Przyrodę Ojczyzną* 59: 56–62.
- Rejt Ł. 2003b. Why do urban Peregrines lay earlier in Warsaw? *Ekologia (Bratislava)* 22: 424–428.
- Rejt Ł. 2004a. Nocturnal feeding of young by urban Peregrine Falcons (*Falco peregrinus*) in Warsaw (Poland). *Polish J. Ecol.* 52: 63–68.
- Rejt Ł. 2004b. Zmienność składu pokarmu pustułki *Falco tinnunculus* w Warszawie. *Notatki Ornitologiczne* 45: 217–230.
- Rejt Ł. 2005. Utilisation of unhatched eggs by urban Kestrels (*Falco tinnunculus*). *Buteo* 15: 31–35.
- Rejt Ł. 2006. Does larder-hoarding affect the condition of chicks in urban Kestrels? *Biologia (Bratislava)* 61: 241–244.
- Rejt Ł., Raczyńska M. 2003. Variation in egg size of urban Kestrels (study in Warsaw, Poland). *Berkut* 12: 70–75.

- Rejt Ł., Rutkowski R., Gryczyńska-Sięmiątkowska A. 2004a. Genetic variability of urban Kestrels in Warsaw — preliminary data. *Zool. Pol.* 49: 199–209.
- Rejt Ł., Rutkowski R., Gryczyńska-Sięmiątkowska A. 2004b. Proporcje płci piskląt pustulek *Falco tinnunculus* w Warszawie. W: Indykiewicz P., Barczak T (red.). Fauna miast Europy Środkowej 21. wieku. LOGO, Bydgoszcz, ss: 483–487.
- Rejt Ł., Turlejski K., Bronche K., Topczewski A. M. 2000. Can food caching increase frequency of chicks' feedings in urban Kestrels *Falco tinnunculus*? *Acta Ornithol.* 35: 217–221.
- Rendell W. B., Robertson R. J. 1993. Cavity size, clutch-size and the breeding ecology of Tree Swallow *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 135: 305–310.
- Riegert J., Fuchs R. 2004. Insects in the diet of urban kestrels from central Europe: An alternative prey or constant component of the diet? *Ornis Fennica* 81: 23–32.
- Riddle G. S. 1979. The Kestrel in Ayrshire 1970–78. *Scottish Birds* 10: 201–215.
- Riddle G. S. 1992. Seasons with the Kestrel. Bladford.
- Riddle G. S. 1993a. A 20 year study of Kestrels in Ayrshire. *Scottish Birds* 17: 9–13.
- Riddle G. S. 1993b. Long term monitoring of a Kestrel population in Ayrshire. W: Nicholls M. K., Clarke R. *Biology and conservation of small falcons*. Hawk and Owl Trust, London. ss. 2–4.
- Rizzo M. C., Migliore, Massa B. 1993. Insects, small mammals and breeding performance of farmland populations of the Common Kestrel in Sicily. W: Nicholls M. K., Clarke R. *Biology and conservation of small falcons*. Hawk and Owl Trust, London. ss. 11–18.
- Romanowski J. 1996. On the diet of urban Kestrels (*Falco tinnunculus*) in Warsaw. *Buteo* 8: 123–130.
- Rutkowski R., Rejt Ł., Gryczyńska-Sięmiątkowska A., Jagołkowska P. 2005. Urbanization gradient and genetic variability of birds — example of Kestrels in Warsaw. *Berkut* 14: 130–136.
- Rutkowski R., Rejt Ł., Szczuka A. 2006. Analysis of microsatellite polymorphism and genetic differentiation in urban and rural kestrels *Falco tinnunculus*. *Polish J. Ecol.* 54: 473–480.
- Rutz Ch. 2003a. Post-fledging dispersal of Northern Goshawks *Accipiter gentilis* in an urban environment. *Vogelwelt* 124: 93–101.
- Rutz Ch. 2003b. Assessing the breeding season diet of goshawks *Accipiter gentilis*: biases of plucking analysis quantified by means of continuous radio-monitoring. *J. Zool. Lond.* 259: 209–217.
- Rutz Ch. 2005. Extra-pair copulation and intraspecific nest intrusions in the Northern Goshawk *Accipiter gentilis*. *Ibis* 147: 831–835.

- Rzępała M. 2006. Ochrona pustulki. *Kraska* 13: 14–21.
- Sachslehner L. M. 1996. „Nachtactiver“ Turmfalke (*Falco tinnunculus* L.) jagt Eulenfalter am beleuchteten Stephandsom in Wien. — Koennen Turmfalken im oberen UV-bereich sehen? *Oekol. Voegel* 18: 55–64.
- Salvati L. 2001a. Nest site characteristics and habitat preferences of the Kestrel (*Falco tinnunculus*) in a Mediterranean urban area. *Vogelwarte* 41: 133–138.
- Salvati L. 2001b. Does high population density affect reproductive output? Evidence from semicolonial Kestrels *Falco tinnunculus*. *Vogelwelt* 122: 41–45.
- Salvati L. 2002. Spring weather and breeding success of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) in urban Rome, Italy. *J. Raptor Res.* 36: 81–84.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E. 1999a. Density, nest spacing, breeding success and diet of a Kestrel *Falco tinnunculus* urban population. *Alauda* 67: 47–52.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E. 1999b. Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in urban, suburban and rural areas in Central Italy. *Acta Ornithol.* 34: 53–58.
- Schmid H. 1990. Die Bestandsentwicklung des Turmfalken *Falco tinnunculus* in der Schweiz. *Orn. Beob.* 87: 327–349.
- Schneider R. 1995. Der Wanderfalke *Falco peregrinus* als Brutvögel in der Grosstadt — Neue Chancen für eine vom Aussterben bedrohte Tierart? *Ornit. Beob.* 92: 315–319.
- Schneider R., Wilden I. 1994. Choice of prey and feeding activity of urban Peregrine Falcons *Falco peregrinus* during the breeding season. W: Meyburg B.-U., Chancellor R. D. (red.). *Raptor Conservation Today*. WWGBP, The Pica Press, ss.:
- Skierczyński M. A. 2004. Czy istnieje konkurencja międzygatunkowa w sympatrycznych populacjach myszołowa *Buteo buteo* i pustulki *Falco tinnunculus* zasiedlających krajobraz rolniczy Pomorza zachodniego? Pr. mgr. Uniwersytet w Białymstoku.
- Smith D. G., Bosakowski T., Devine A. 1999. Nest site selection by urban and rural Great Horned Owls in the northeast. *J. Field Ornithol.* 70: 535–542.
- Sodhi N. S., James P. C., Warkentin I. G., Oliphant L. W. 1992. Breeding ecology of urban Merlins (*Falco columbarius*). *Can. J. Zool.* 70: 1477–1483.
- Sodhi N. S., Oliphant L. W. 1992. Hunting ranges and habitat use and selection of urban-breeding Merlins. *Condor* 94: 743–749.
- Sodhi N. S., Oliphant L. W., James P. C., Warkentin I. G. 1993. Merlin (*Falco columbarius*). W: Poole A., Gill F. (red.). *The Birds of North America*. No 44, Acad. Nat. Sci, Philadelphia.

- Sommani E. 1986. Note sulla biologia di alcune coppie di Gheppio *Falco tinnunculus*, presenti in Roma. Riv. Ital. Orn. 56: 40–52.
- Souttou K., Bazziz B., Brahimi R., Doumandji S., Denys Ch. 2005. Biologie de reproduction du Faucon crecerelle (*Falco tinnunculus*) dans un milieu suburbain a El Harrach (Alger, Algerie). Aves 42: 186–189.
- Souttou K., Bazziz B., Doumandji S., Brahimi R., Denys Ch. 2004. Place des insectes dans le regime trophique du Faucon crecerelle en milieu suburbain a El Harrach (Algerie). L'Entologiste 60: 229–235.
- Stewart L. M., Robertson R. J. 1999. The role of cavity size in the evolution of clutch size in Tree Swallows. Auk 116: 553–556.
- Stastny K., Bejcek V., Kelcey J. G. 2005. Prague. W: Kelcey J. G., Rheinwald G. (red.). Birds in European cities. Ginster-Verlag, St. Katharinen, ss. 215–241.
- Szarski K. 1955. Ptaki Wrocławia (1946–1952). Acta Ornithol. 5: 1–49.
- Sumiński S. M. 1922. Fauna Warszawy. Ziemia 7: 328–335.
- Śliwa P. 2006. Ochrona pustułki *Falco tinnunculus* w Polsce. Studia i Mat. Centrum Edukacji Przyr.-Leśnej, Rogów. Zeszyt 2: 115–128.
- Śliwa P., Rejt Ł. 2006. Monografie przyrodnicze — pustółka. Wyd. Klubu Przyrodników, Świebodzin.
- Taczanowski W. 1860. O ptakach drapieżnych w Królestwie Polskim. Warszawa.
- Taczanowski W. 1882. Ptaki krajowe. Kraków.
- Taczanowski 1888. Spis ptaków Królestwa Polskiego obserwowanych w ciągu ostatnich lat pięćdziesięciu. Pam. Fizjogr. 8: 331–.
- Tella J. L., Hiraldo F., Donazar-Sancho J. A., Negro J. J. 1996. Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel. W: Bird D., Varland D., Negro J. Raptors in human landscapes. Adaptations to built and cultivated environments. Academic Press. ss. 53–60.
- Thiollay J. M. 1968. Le regime alimentaire de nos rapaces: quelques analyses franqaises. Nos Oiseaux 31: 249–269.
- Tinbergen L. 1940. Beobachtungen ueber die Arbeitsteilung des Turmfalken (*Falco tinnunculus* L.) waehrend der Fortpflanzungszeit. Ardea 29: 63–99.
- Tomiałojć L., Tucker G. M. 1994. *Falco tinnunculus*. W: Tucker G. M., Heath M. F. Birds in Europe: their conservation status. Cambridge.
- Tomiałojć L., Stawarczyk T. 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność i zmiany. T. 1. PTPP „pro Natura”, Wrocław, ss. 253–256.
- Trąbka I. 2005. Skład pokarmu pustułki *Falco tinnunculus* w Poznaniu w okresie lęgowym. Pr. mgr., Uniw. im. Adama Mickiewicza w Poznaniu, Poznań.

- Valkama J., Korpimäki E. 1999. Nestbox characteristics, habitat quality and reproductive success of Eurasian Kestrels. *Bird Study* 46 : 81–88.
- Van Balen J. H. 1984. The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the Great Tit *Parus major* and some other hole-nesting species. *Ardea* 72: 163–175.
- Van Zyl A. J. 1999. Breeding biology of the Common Kestrel in southern Africa (32°S) compared to in studies in Europe (53°N). *Ostrich* 70: 127–132.
- Verboven N., Käckelä M., Orell M. 2002. Absence of seasonal variation in great tit offspring sex ratios. *J. Avian Biol.* 33: 138–142.
- Village A. 1982a. The home range and density of kestrel in relation to vole abundance. *J. Anim. Ecol.* 51: 413–428.
- Village A. 1982b. The diet of kestrels in relation to vole abundance. *Bird Study* 29: 129–137.
- Village A. 1983. The role of nest-site availability and territorial behaviour in limiting the breeding density of kestrels. *J. Anim. Ecol.* 52: 635–645.
- Village A. 1990. Kestrel. T & AD Poyser, London.
- Village A. 1998. Kestrel *Falco tinnunculus*. *BWP Update* 2: 121–136.
- Vorisek P., Lacina D. 1998. Urcovani veku mladat kane lesni (*Buteo buteo*) a postolky obecne (*Falco tinnunculus*) s vyuzitim biometrickych dat. *Buteo* 10: 35–50.
- Wallin K., Järas T., Levin M., Strandvik P., Wallin M. 1983. Reduced adult survival and increased reproduction in swedish kestrels. *Oecologia* 60: 302–305.
- Warkentin I. G., James P. C. 1988. Nest-site selection by urban Merlins. *J. Raptor Res.* 24: 5–11.
- Wassmer B. 2001. Le Faucon crecerelle (*Falco tinnunculus*) en milieu urbain. Statut et repartition a Strasbourg. *Ciconia* 25: 1–18.
- Weiserbs A., Jacob J.-P. 2005. Brussels. W: Kelcey J. G., Rheinwald G. 2005. Birds in European cities. Ginster Verlag, St. Katharinen. ss. 81–102.
- Wiebe K. L., Bortolotti G. R. 1995. Egg size and clutch size in the reproductive investment of American kestrels. *J. Zool. Lond.* 237: 285–301.
- Wiebe K., Korpimäki E., Wiehn J. 1998. Hatching asynchrony in Eurasian kestrels in relation to the abundance and predictability of cyclic prey. *J. Anim. Ecol.* 67: 908–917.
- Wiebe K., Jonsson I., Wiehn J., Hakkarainen H., Korpimaki E. 2000. Behaviour of female Eurasian kestrels during laying: are there time constraints on incubation? *Ornis Fenn.* 77: 1–9.
- Witkowski J. 1962a. Obserwacje biologii pustulki (*Falco tinnunculus tinnunculus* L.) w mieście. *Acta univ. vratisl.* 3: 55–73.

- Witkowski J. 1962b. Analiza pokarmu pustułki *Falco t. tinnunculus* L. gnieżdżącej się w mieście. Acta univ. vratisl. 3: 75–88.
- Witt K. 2005. Berlin. W: Kelcey J. G., Rheinwald G. (red.). 2005. Birds in European cities. Ginster Verlag, St. Katharinen. ss. 17–40.
- Wolański S. H. 1962. Awifauna terenów Państwowych Torów Wyścigów Konnych, Warszawa-Służewiec. Not. Ornit. 3: 6–7.
- Yalden D. W. 1980. Notes on the diet of urban Kestrels. Bird Study 27: 235–238.
- Yalden D. W., Warburton A. B. 1979. The diet of the kestrel in the Lake District. Bird Study 26: 163–170.
- Zubarovskyj V. M. 1977. Fauna Ukrainy. T. 5. Chyżi ptachy. Kyjiv, ss. 293–305.







Inst. Zool. PAN  
Biblioteka

K. 35596

BIBLIOTEKA  
K. 35596

**BIOLOGIA LĘGOWA**  
**PUSTUŁKI *Falco tinnunculus***  
**W ŚRODOWISKU MIEJSKIM WARSZAWY**

**ŁUKASZ REJT**

**Dodatek A**  
**RYСУNKI I TABELE**

Warszawa 2007

K.35596

D20/07-3  
<http://rcin.org.pl>

Muzeum i Instytut Zoologii  
Polskiej Akademii Nauk

**BIBLIOTEKA**

K.35596

Fig. 1. Rozmieszczenie stanowisk lęgowych pustulek (gniazda czynne i zajęte) w Warszawie (1999–2004).

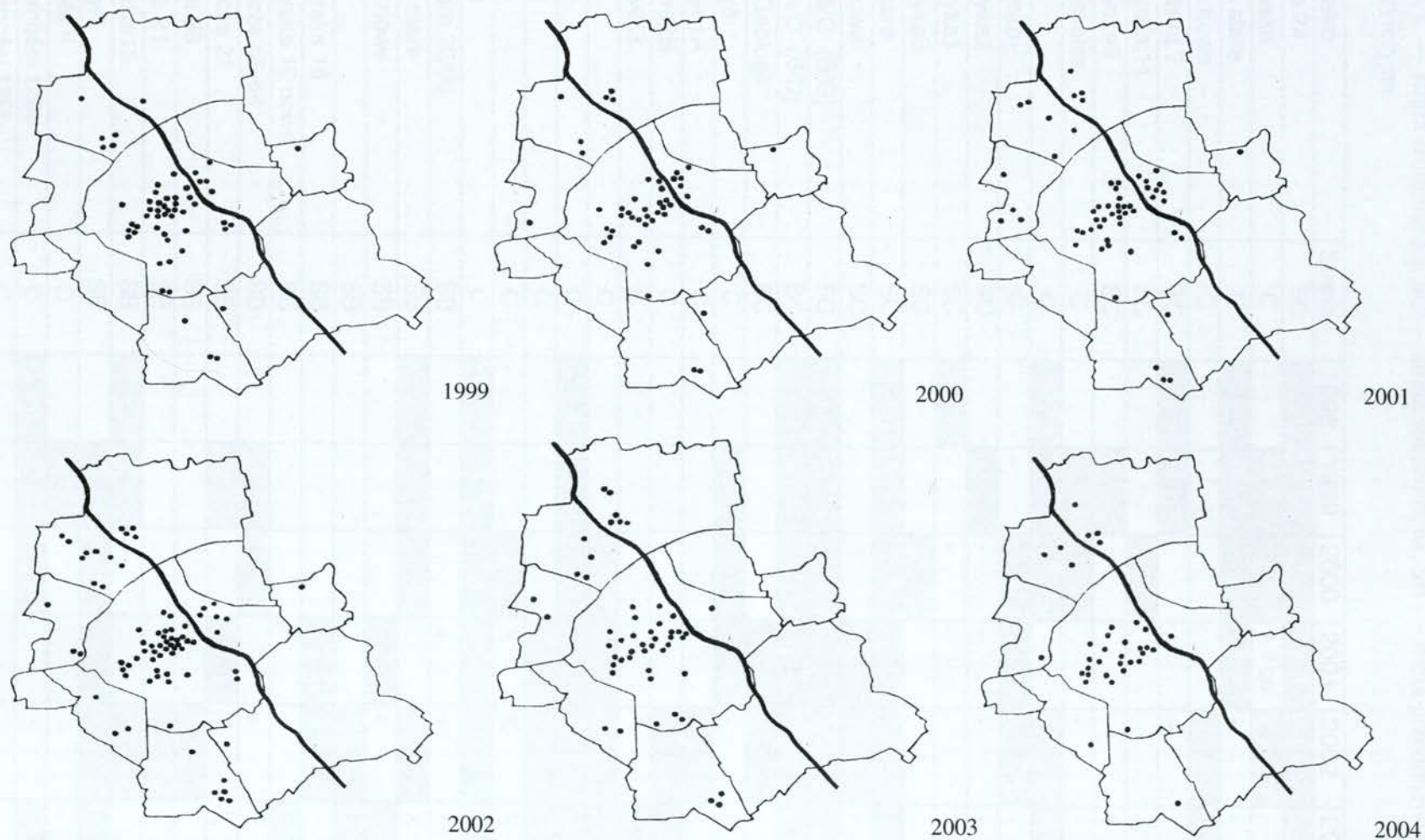


Fig 2. Rozmieszczenie i reokupacja stanowisk lęgowych pustulek w Warszawie 1999–2004. Pole szare — gniazdo czynne, pole białe — brak danych, + — gniazdo zajęte, - — gniazdo niezajęte. C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska, E — strefa peryferyjna.

Stanowisko	Strefa	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Dickensa 24	SC							
Muranowska	C				+ 2 gn.		-	-
Wspólna stare	C					-	-	+
Wspólna nowe	C							-
Opaczewska 7	SC					+		
Opaczewska 11	SC							
Opaczewska9	SC						+	
Rzeczpospolita	C					-	-	-
UW	C							
Mokotowska	C		-				-	-
Matematyka2	SC			-	-	-	-	-
Matematyka1	SC			-				-
Matematyka3	SC							
Nencki stare	SC							
Nencki nowe	SC						-	-
Baśniowa/G (B/G)	SC							
Baśniowa/D (B/D)	SC							-
Wydział Geologii	SC						+	
Sejm stare	C					-	-	-
Sejm nowe1A	C						-	-
Sejm nowe2B	C							-
Sejm nowe 3	C							
KC	C							
BGK1	C							
BGK2	C							
Mysia	C	-	-		X	X	X	X
Chmielna	C							
Schroegera 92/96	SB				+	+		
Staffa 38 stare	SB						X	X
Staffa 38 nowe	SB					-		X
Staffa 36	SB							
Skalbmierska 18	SB						-	-
Skalbmierska 18 nowe	SB				-	-		
Kasprowicza 56-64	SB					+		
Kasprowicza 21	SB					X	X	X
Reymonta 28	SB							
Reymonta 21	SB							?
Kasprowicza15	SB			-				+
Cybernetyki	SB		2 gn.					+
Jana Pawła II	C						-	-
Al. Solidarności 129a	C							X
Al. Solidarności 129b	C							
Nowolipki 14	C							

Św. Barbara	C							
Nowoursynowska 147	SB	-						
Plater	C			-			+	-
PkiN	C					2 gn.		
Al. Róż stare	C							
Al. Róż nowe	C					-		-
Piękna 24	C			X	X	X	X	X
Lwowska	C							
Lubelska	SC						-	-
Wileńska	SC	-				X	X	
Krzywickiego/wewn	C			-				
Puławska 39	SC							-
KG Policji	SC						X	X
Ekologiczna 15A	SB							
Ekologiczna 15B	SB							
Kabaty-kościół	SB							
Luccini I	E							
Luccini II	E							
Inżynierska 3	SC						-	-
Targowa 24	SC						X	X
Targowa 66	SC							
Banderii19	SC							
Wedel	SC							
Kijowska	SC							
Flory	C			-				
Polna1b	C				+	+	+	
Oleandry/Polna	C						-	-
Polna1a	C							
Szucha	C			+				
Białostocka 9	SC							
Sanguszki	SC							X
Rajcow/kosciol	C							
Batorego 28	C							
Płocka	C							
EC Siekierki	SB		3 gn			2 gn		
EC Zerań	SB							
EC Kawęczyn	E							
EC Wola	SB					2 gn.		
Politechnika	C							
MIIZ	C			-	-	-	-	-
URM	C							-
Rozłogi 6	SB							
Dąbrowszczaków 8	SC							
Oczki 3	C							
Słowicza	SB							
Inflancka19	SC				2 gn.?			
Radziwie k/Młynarskiej	SC							
Rybałów 20 (14-16)	E							

Sienkiewicza4	C							+	
Pl. Narutowicza	C					+			
Stryjenskich10	E								
Mandarynki	E								
Barska	SC								
Polfa a	E								
Polfa b	E								-
Szulc-Rogozinskiego	SB								
F. Kawy	SB								
Kazubów	SB								
Zeromskiego 17	SB								
Wolomska/Radzyminska	SB								
Bialobrzaska	SC								
Sosnowskiego/Dunikowskiego	SB								
Herbsta1	E								
Brechtą 13	SC								
Gazownia	SB								
Spartańska-szpital	SB								
Wołoska – szpital MSW	SC								
Woronicza	SB								
Wyki 6	SB					+			
Zamoyskiego (fabryka)	SC								
Strzelecka 48	SB								
Teatr Ochoły	SC								
Hotel Grand	C							+	
Okęcie1	E							drzewo	
Okęcie2	E							drzewo	



Fig. 3. Średni dystans między gniazdami zlokalizowanymi w czterech wyróżnionych strefach miasta a różnymi kategoriami terenów otwartych. C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska, E — strefa peryferyjna.

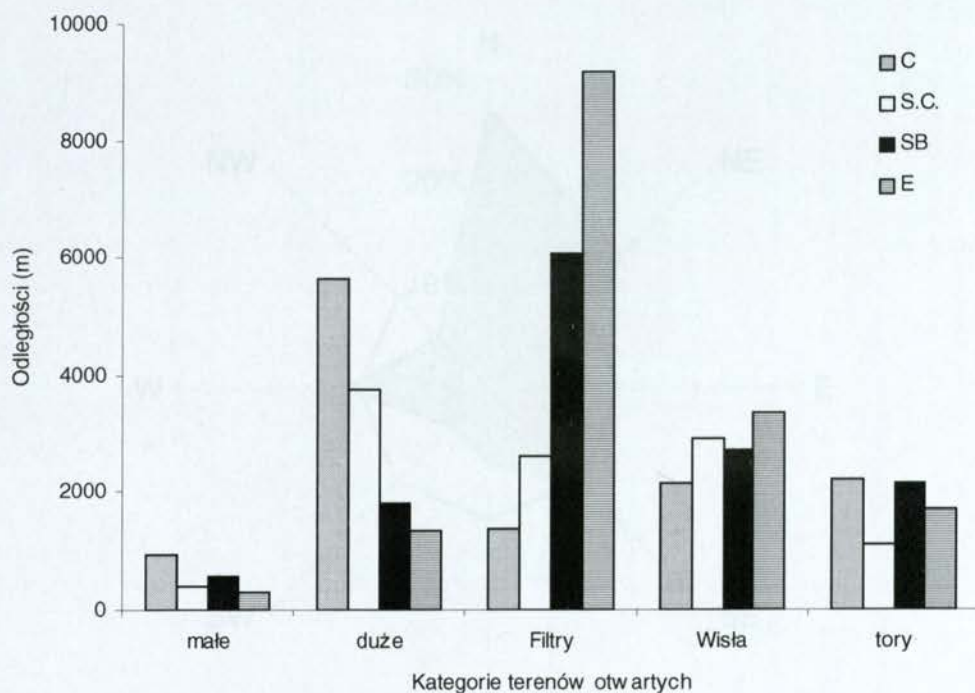


Fig. 4. Średni dystans między gniazdami zlokalizowanymi w dwóch wyróżnionych strefach miasta a różnymi kategoriami terenów otwartych. I — obszar wewnętrzny, II — obszar zewnętrzny.

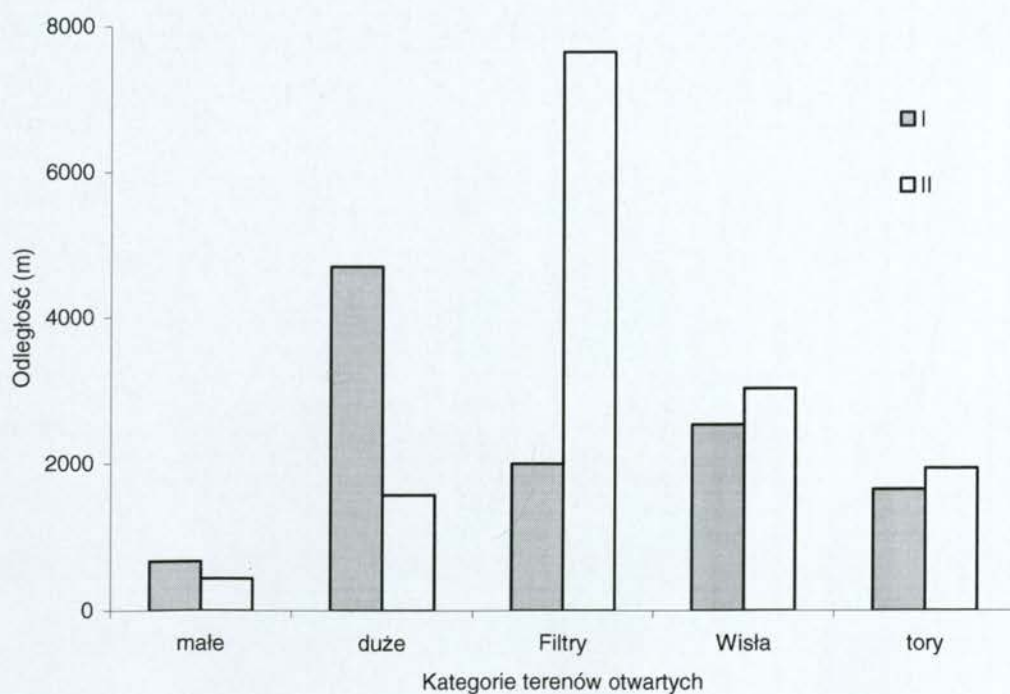


Fig. 5. Kierunek wylotu gniazd (n = 63).

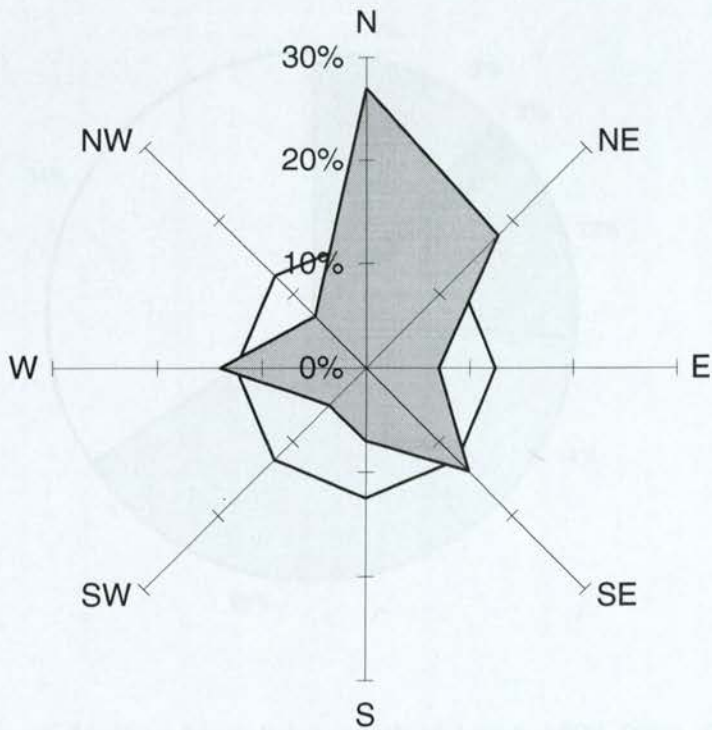


Fig. 6. Zajmowalność stanowisk łęgowych w latach 1998–2004. Dane tylko dla stanowisk niezniszczonych przez człowieka kontrolowanych przez okres 7-u lat (n = 22).

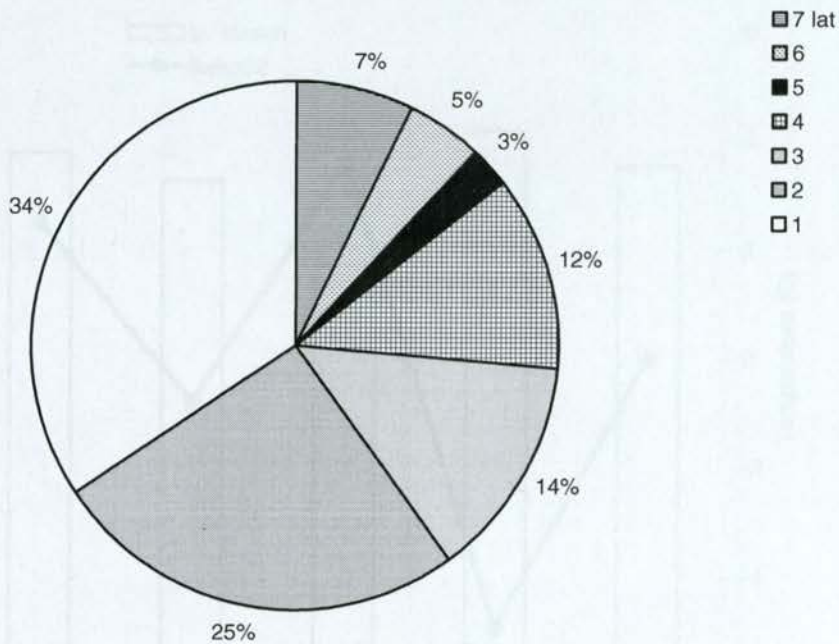


Fig. 7. Zajmowalność stanowisk łęgowych w latach 1998–2004. Dane tylko dla stanowisk niezniszczonych przez człowieka kontrolowanych przynajmniej przez 6 kolejnych lat (n = 47).

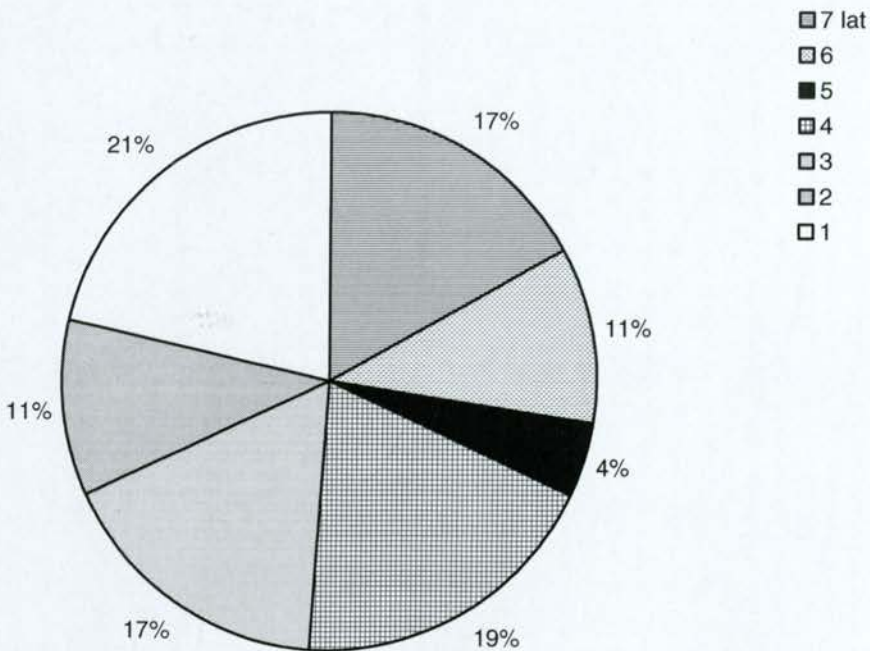


Fig. 8. Średnie daty składania pierwszego jaja i średnie temperatury lutego w kolejnych latach (dane meteorologiczne z Grzesiak & Sieradzki 2000, 2001, 2002, 2003, Grzesiak & Domańska 2004).

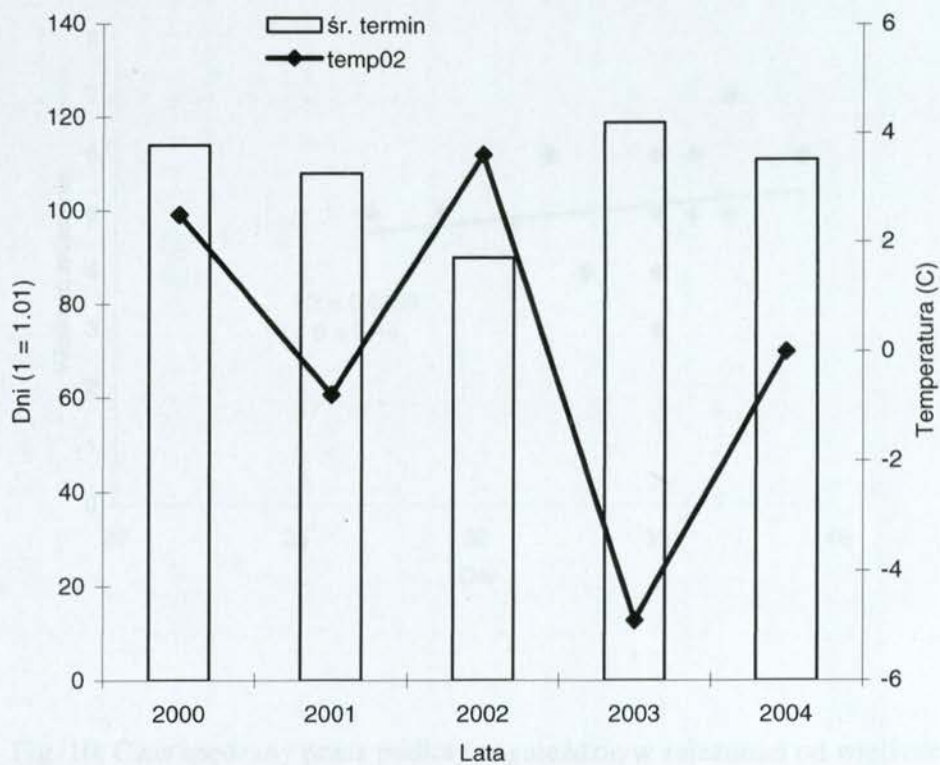


Fig. 9. Czas (w dniach) od zniesienia pierwszego jaja do klucia się pierwszego pisklęcia w zależności od wielkości zniesienia (n = 13).

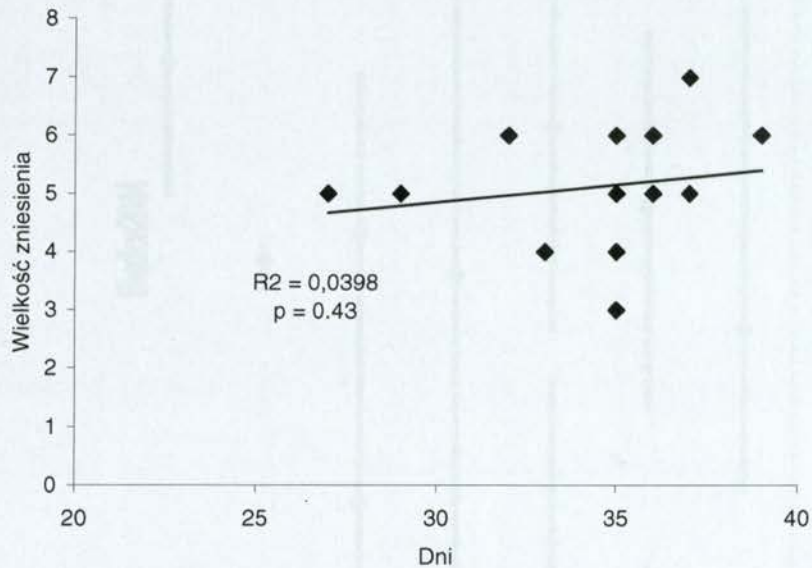


Fig. 10. Czas spędzany przez podloty w gnieździe w zależności od wielkości lęgu (n = 13).

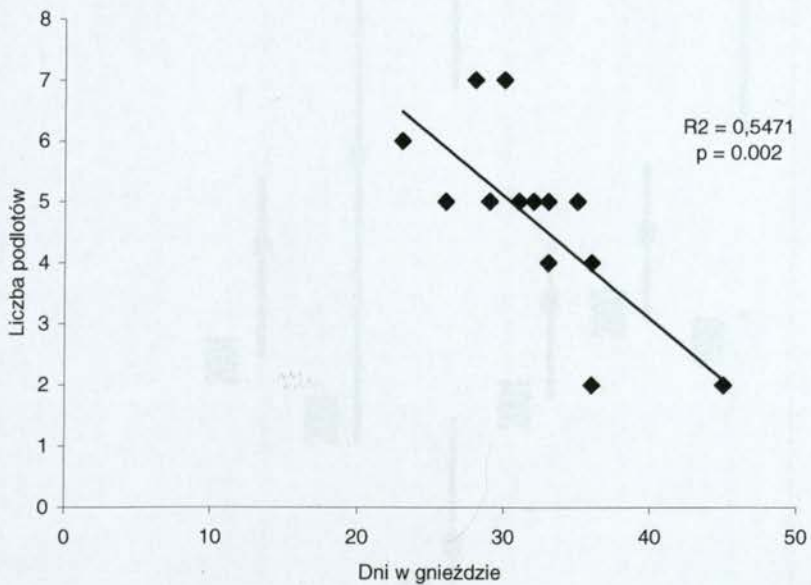


Fig. 11. Czas trwania poszczególnych części sezonu lęgowego puszczyk w Warszawie (1999–2004) i okolicach Siedlec (2004). Punktami na prostych oznaczono wartości średnie (kwadraty — składania jaj, koła — klucia piskląt, romby — wyloty).

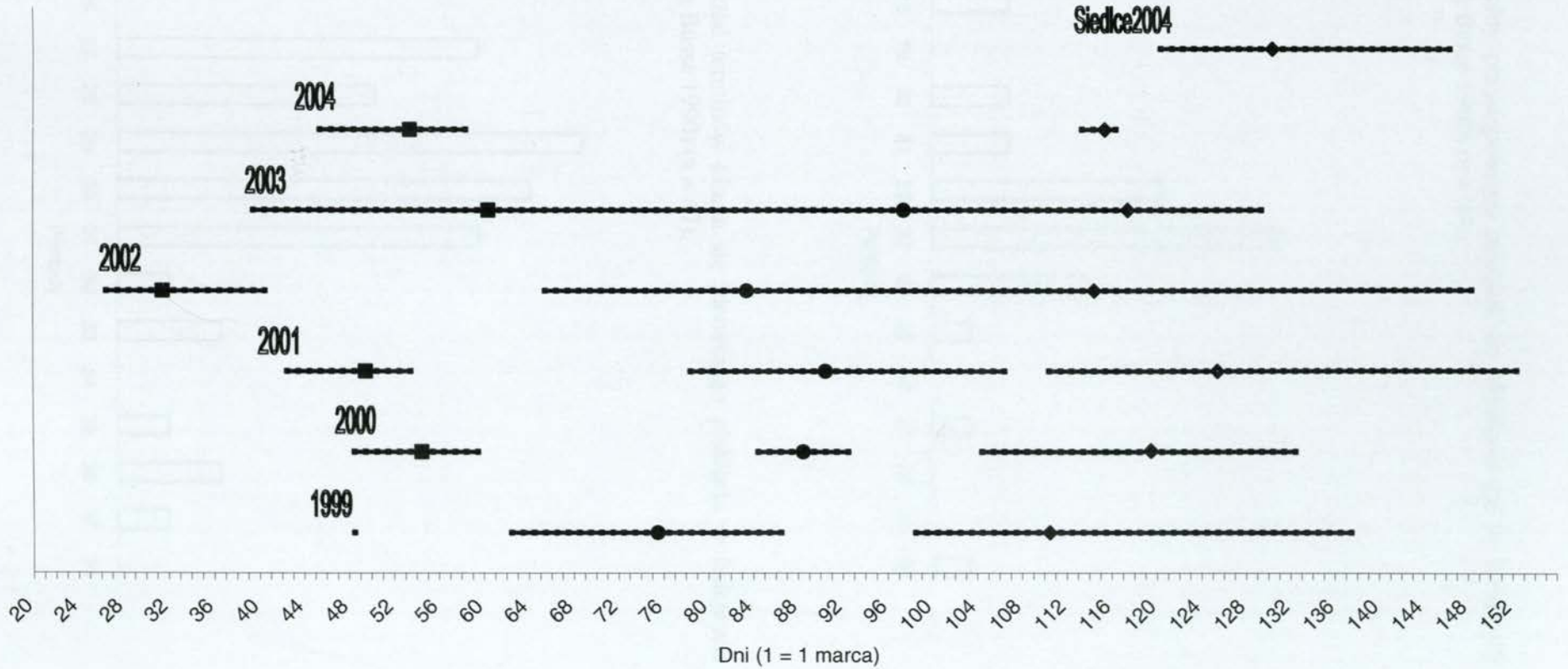


Fig. 12. Terminy przystępowania pustulek do składania jaj w kolejnych pentadach roku (numeracja wg Busse 1990) (n = 29).

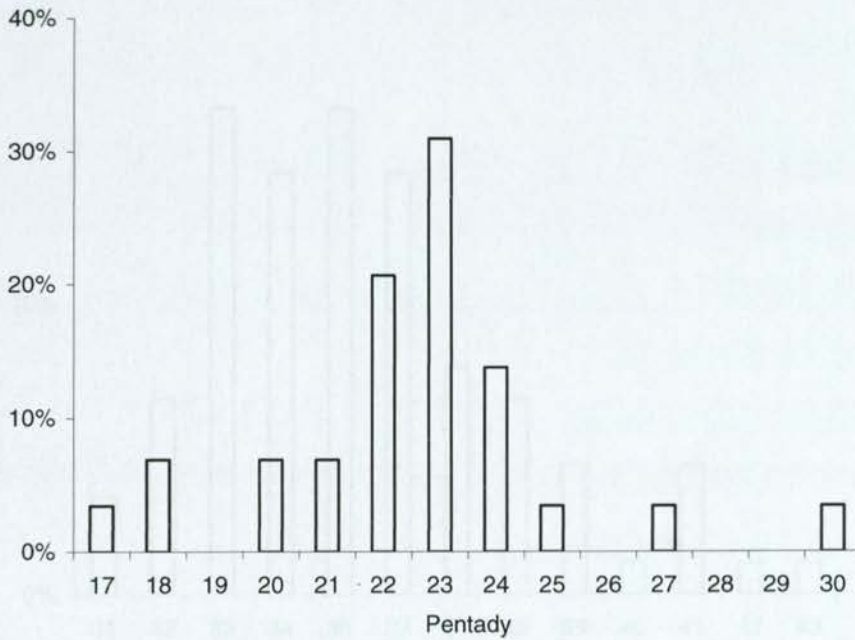


Fig. 13. Rozkład terminów klucia się pierwszego pisklęcia w kolejnych pentadach roku (numeracja wg Busse 1990) (n = 47).

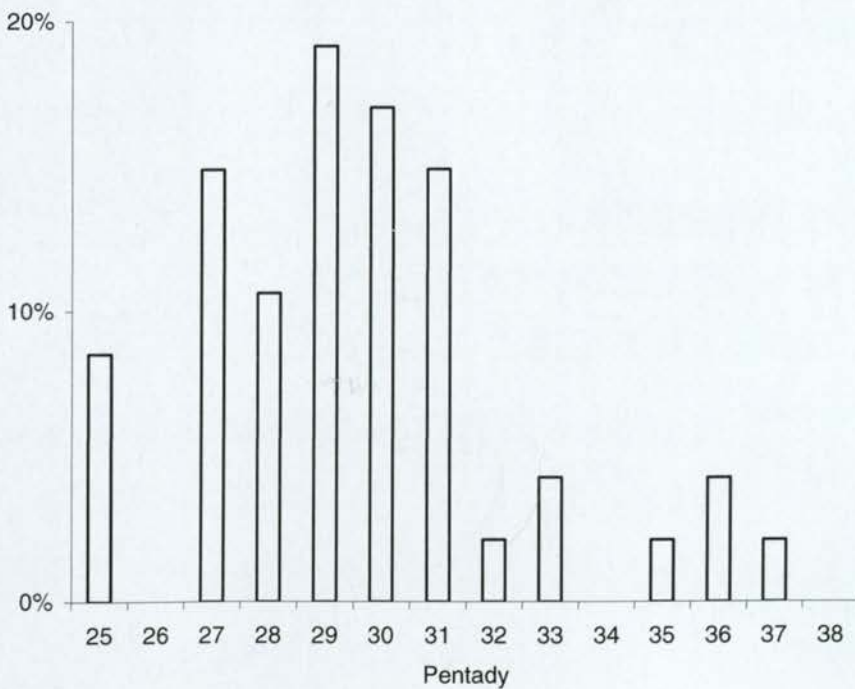


Fig. 14. Rozkład terminów wylotu piskląt w kolejnych pentadach roku (numeracja wg Busse 1990) (n = 89).

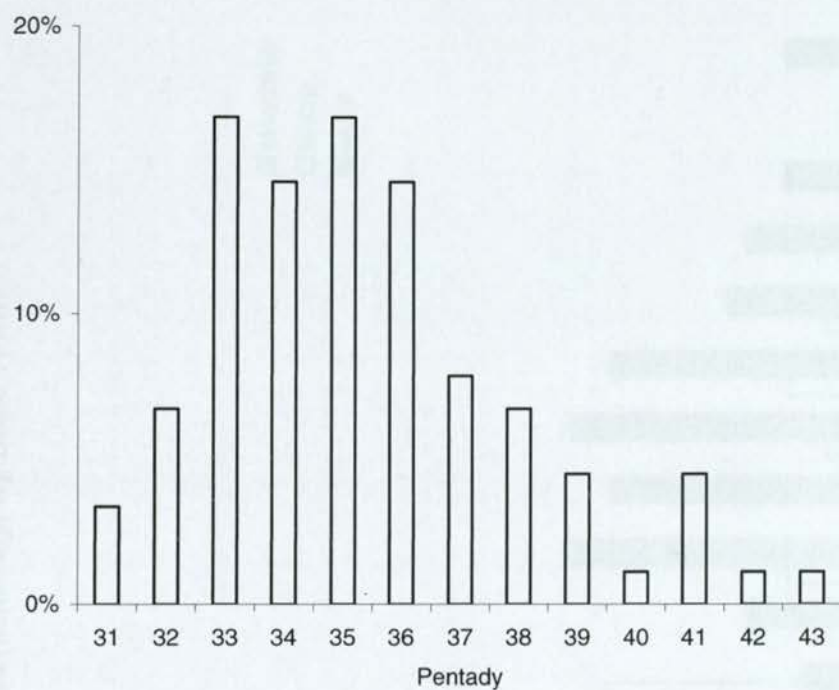




Fig. 15. Przebieg poszczególnych faz cyklu lęgowego w kolejnych pentadach roku (numeracja wg Busse 1990).

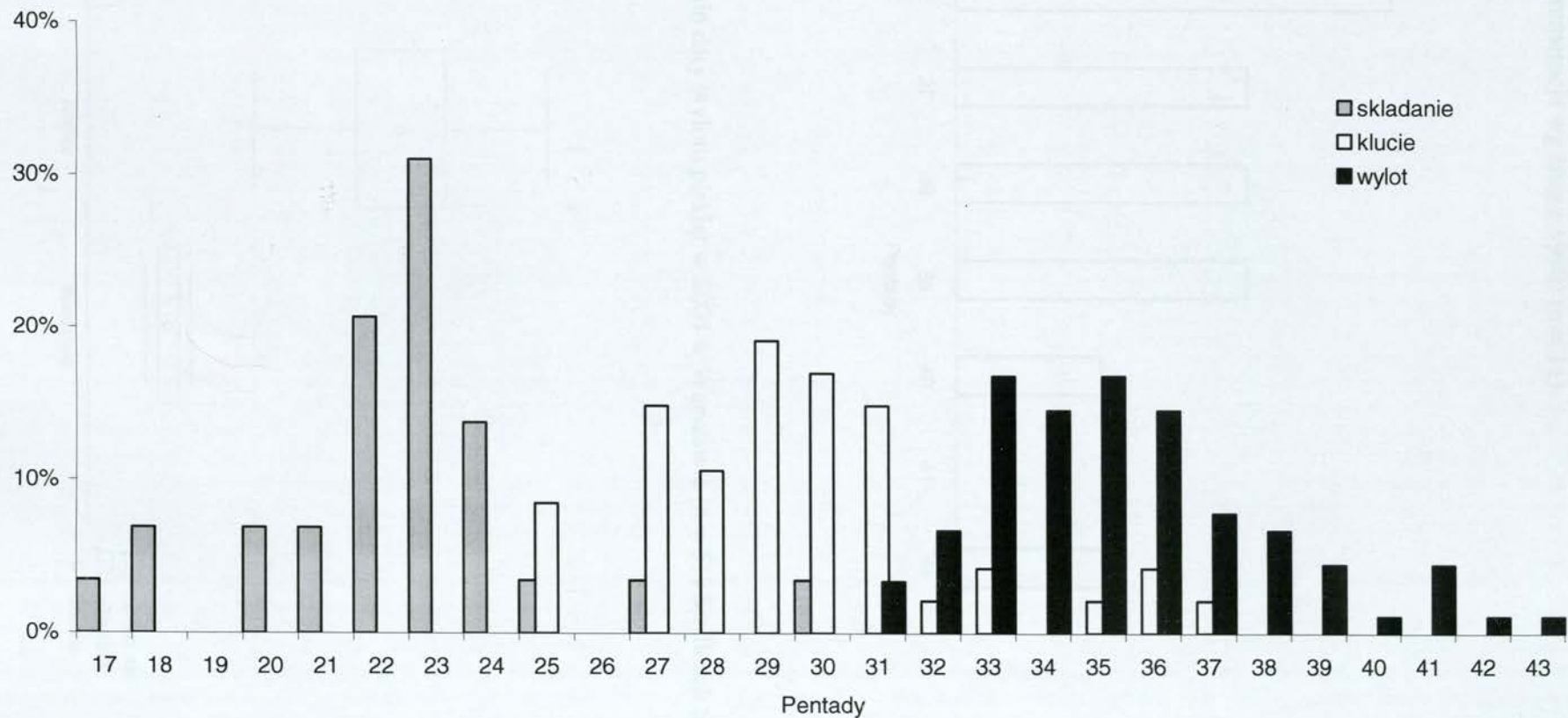


Fig. 16. Rozkład terminów wylotu młodych z populacji siedleckiej w kolejnych pentadach roku (2004, numeracja wg Busse 1990) (n = 11).

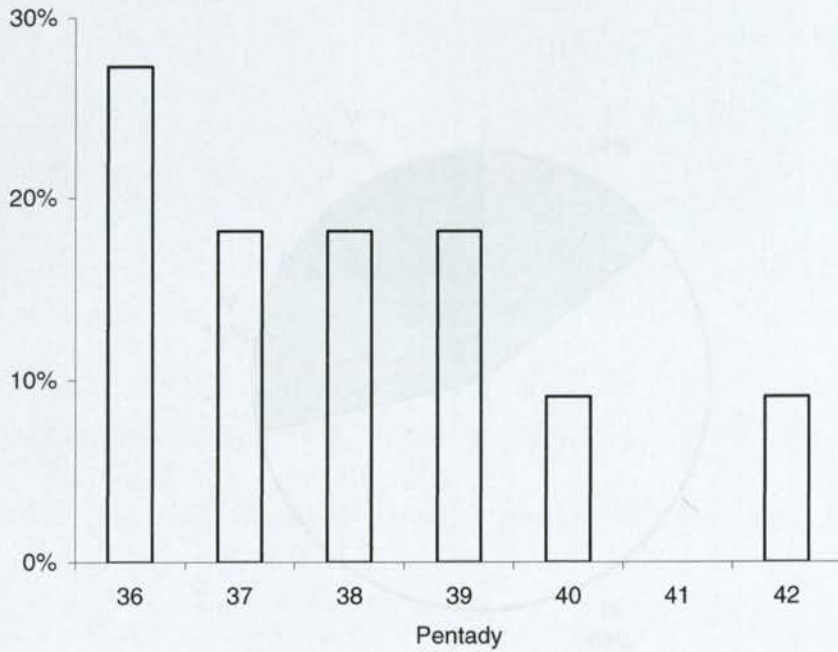


Fig. 17. Średnie daty wylotu piskląt w 2004 w Warszawie (n = 5) i Siedlcach (n = 11).

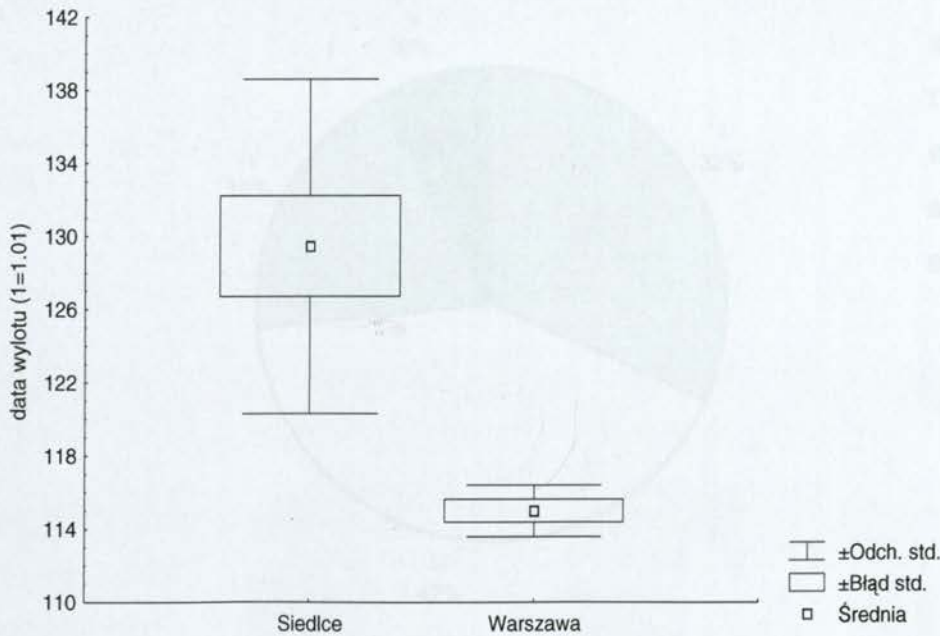


Fig. 18. Godziny składania jaj (n = 21). I — 00.01–04.00, II — 04.01–08.00, III — 08.01–12.00, IV — 12.01–16.00, V — 16.01–20.00, VI — 20.01–24.00.

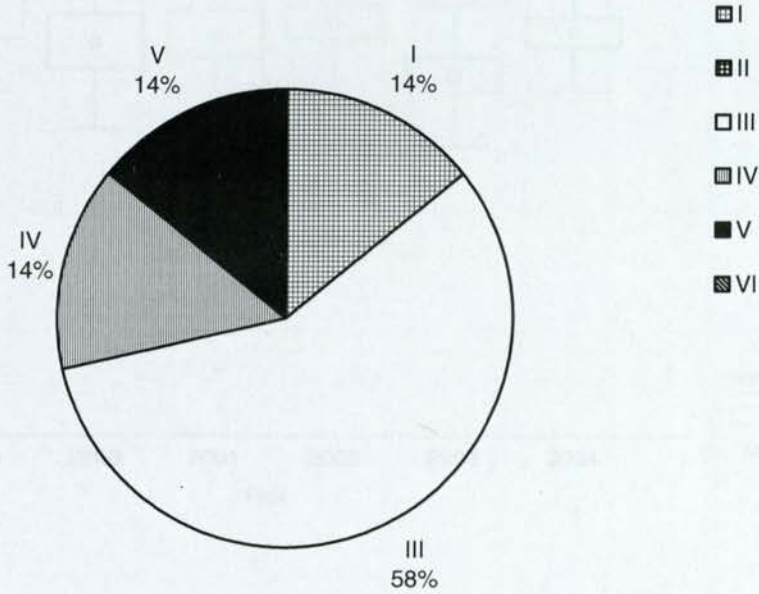


Fig. 19. Godziny klucia się piskląt (n = 30). I — 00.01–04.00, II — 04.01–08.00, III — 08.01–12.00, IV — 12.01–16.00, V — 16.01–20.00, VI — 20.01–24.00.

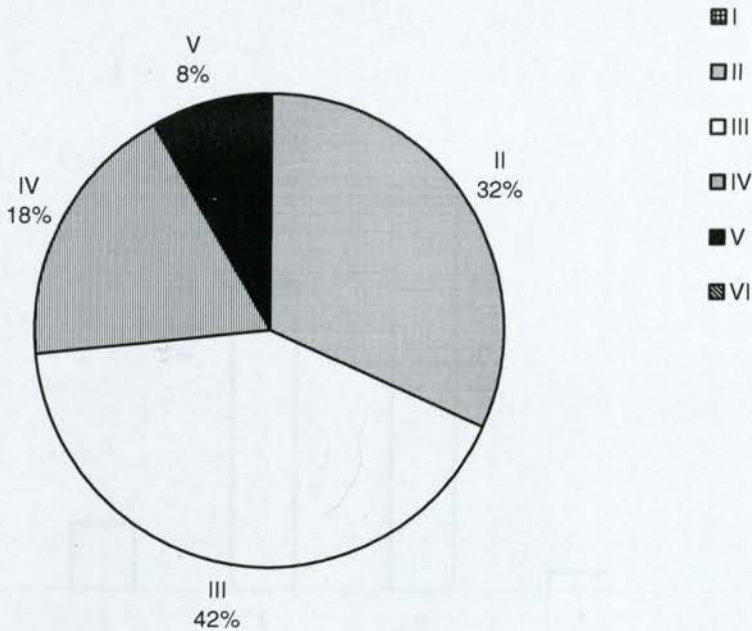


Fig. 20. Wielkość zniesień w kolejnych latach (n = 89).

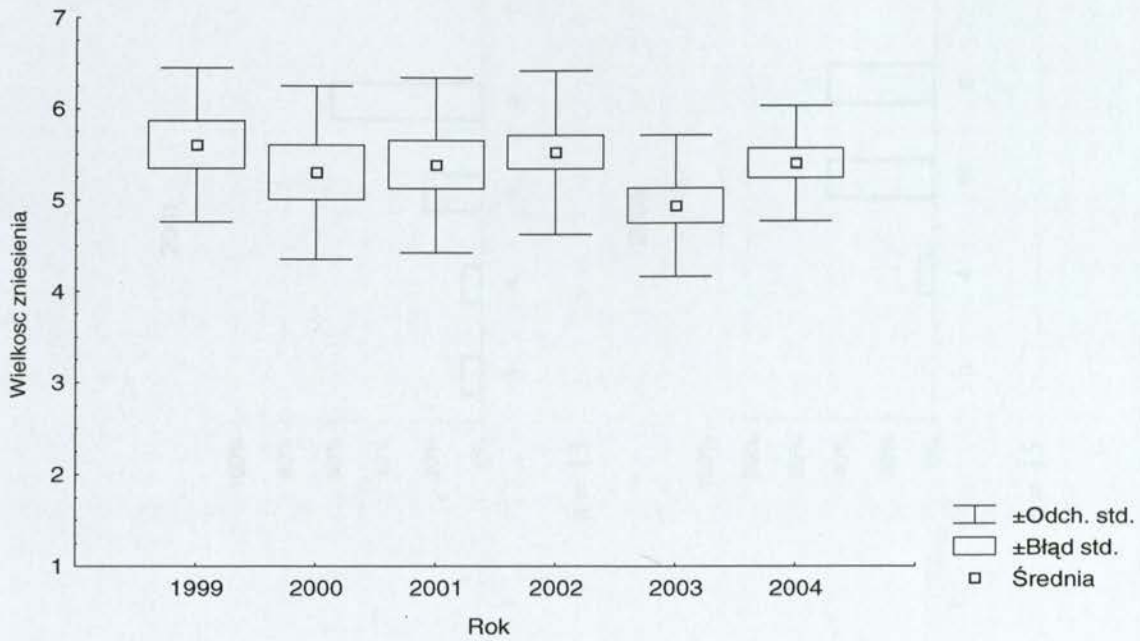


Fig. 21. Rozkład wielkości lęgów w latach 1999–2004 (n = 87).

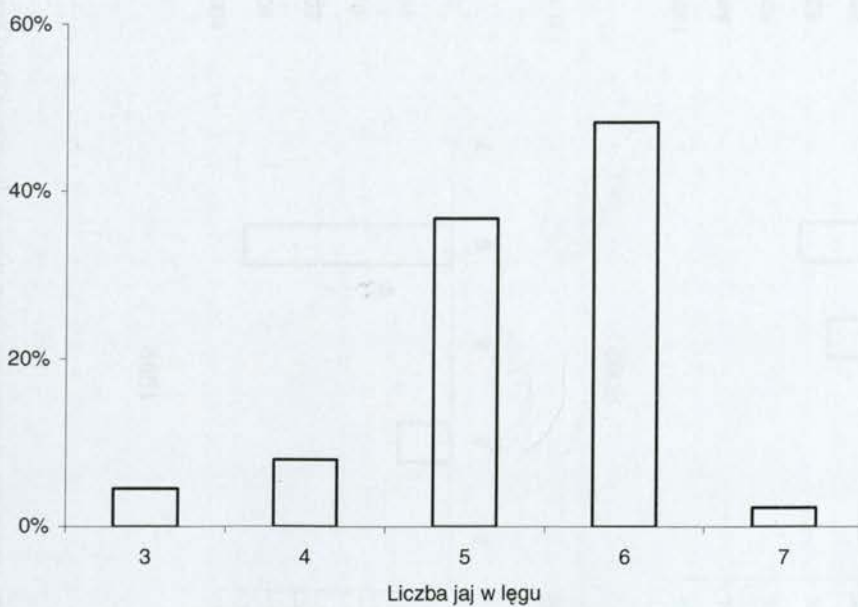


Fig. 22. Rozkład wielkości znisień w poszczególnych sezonach.

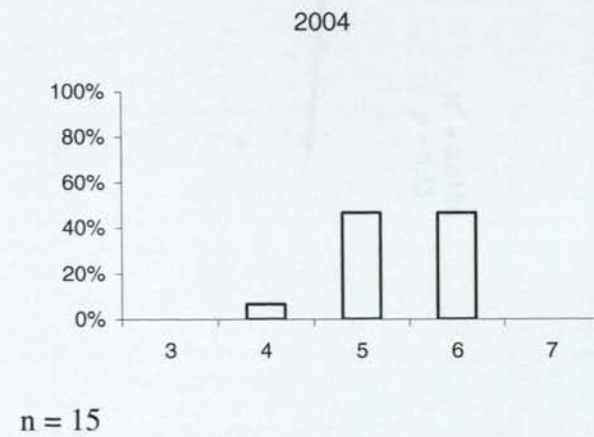
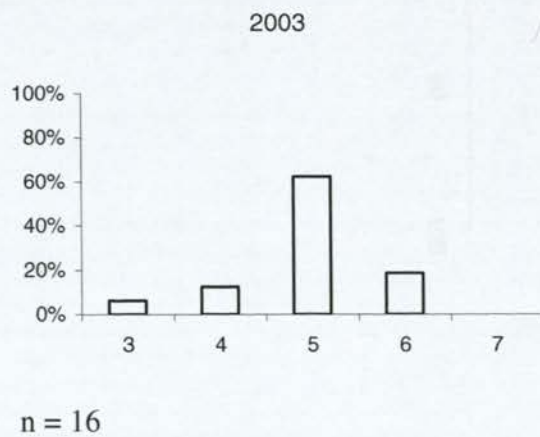
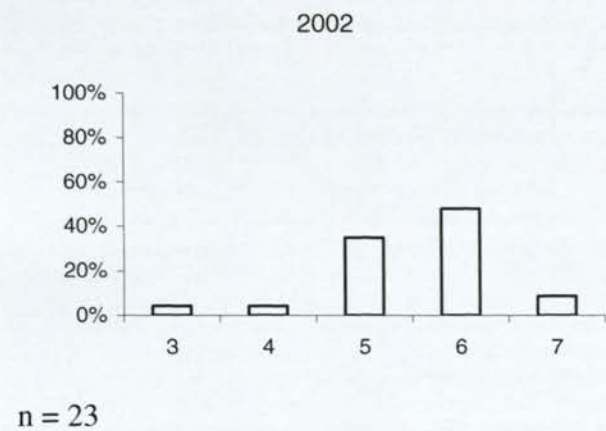
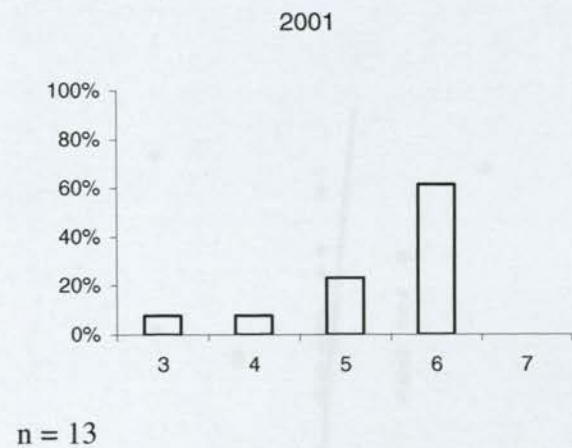
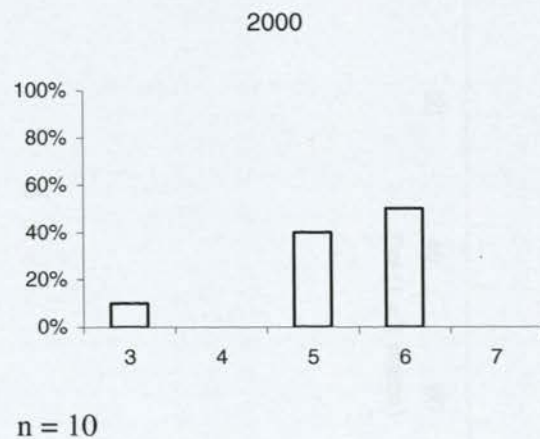
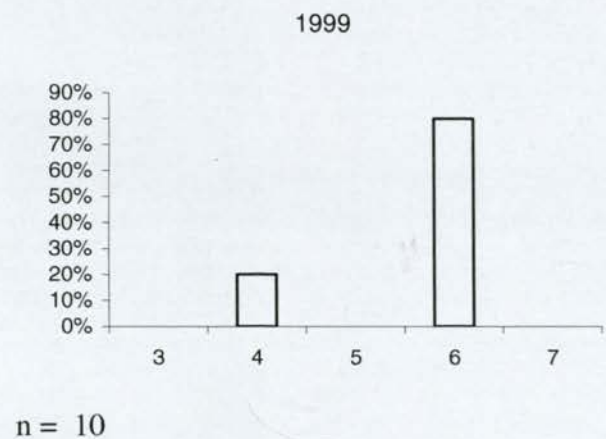


Fig 23. Zmiany wielkości zniesienia w zależności od daty przystąpienia do składania jaj (n = 29).

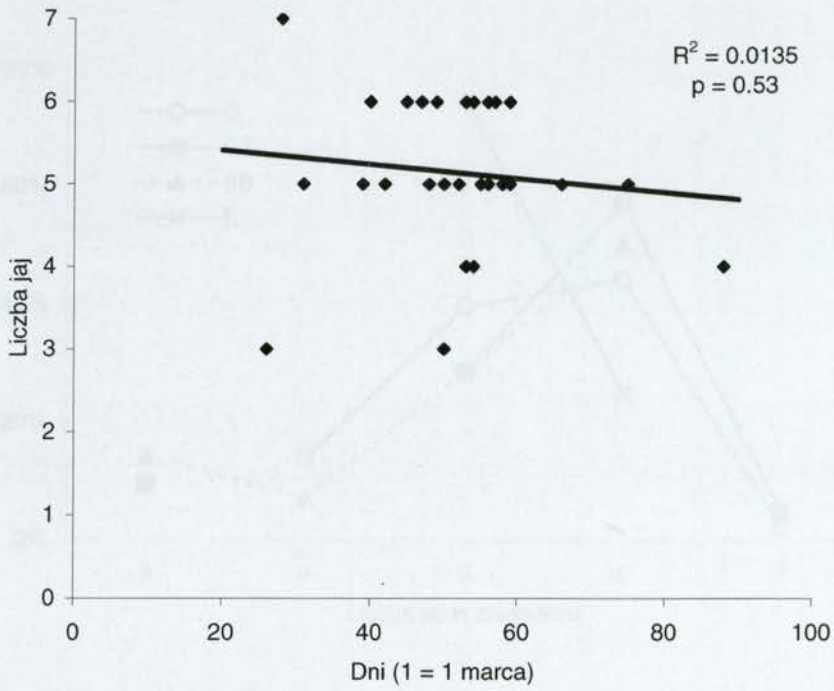


Fig. 24. Liczba jaj w zniesieniach pustulek z czterech wyróżnionych stref miasta (n = 86). C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska, E — strefa peryferyjna.

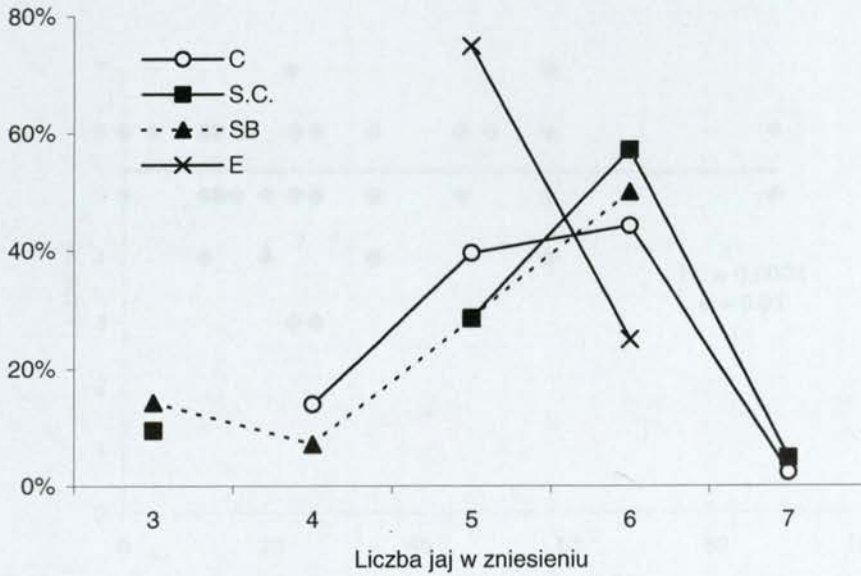


Fig. 25. Rozkład wielkości zniesień pustulek w dwóch wyróżnionych strefach miasta (n = 86). I — obszar wewnętrzny, II — obszar zewnętrzny.

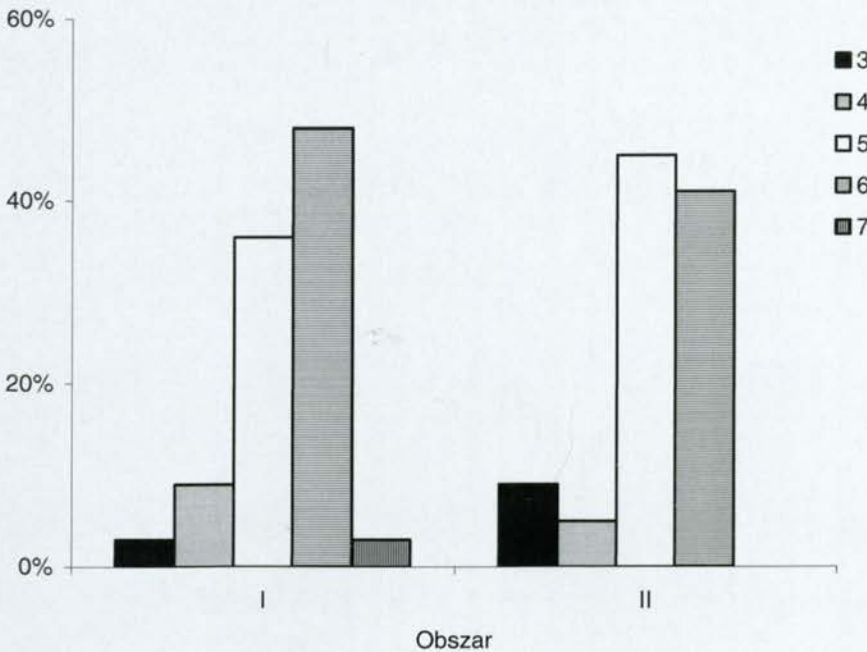


Fig. 26. Wielkość zniesienia w zależności od udziału zwartej zabudowy wokół gniazd (1999–2004) (n = 34).

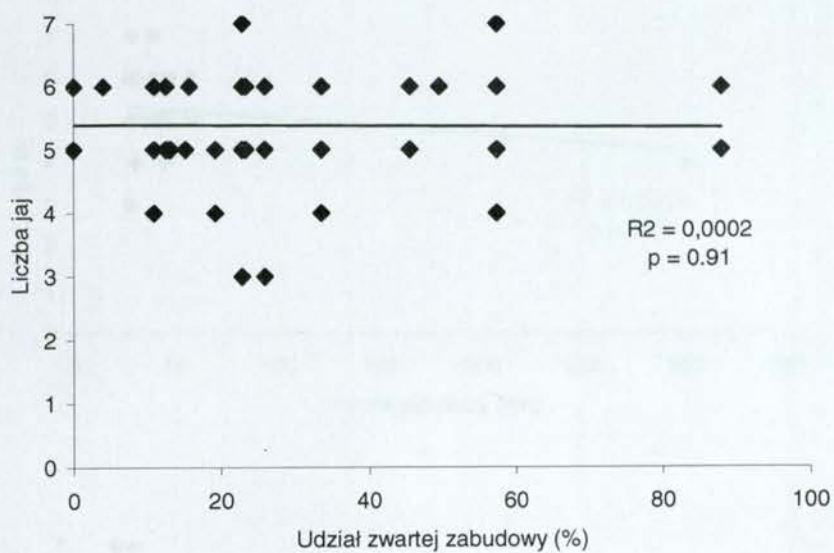
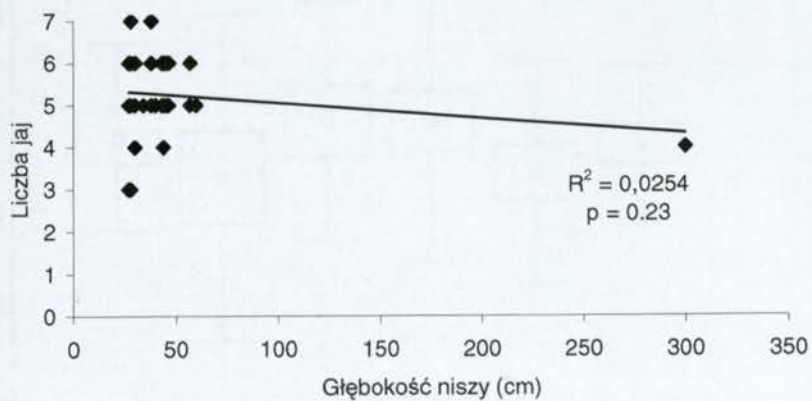




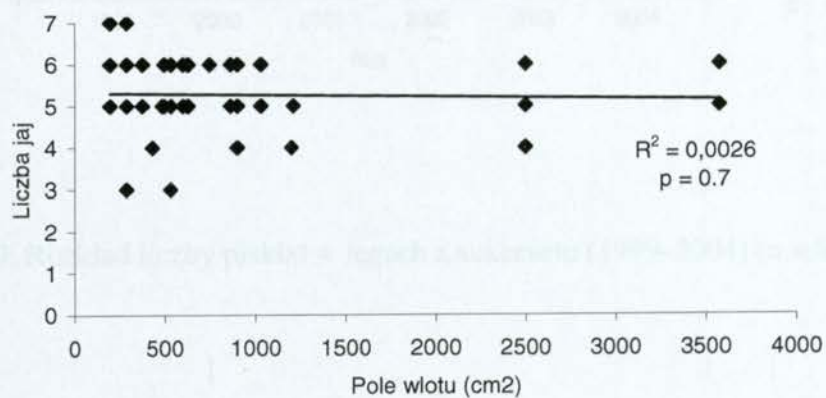
Fig. 27. Wielkość zniesienia w zależności od parametrów nisz lęgowych.

a



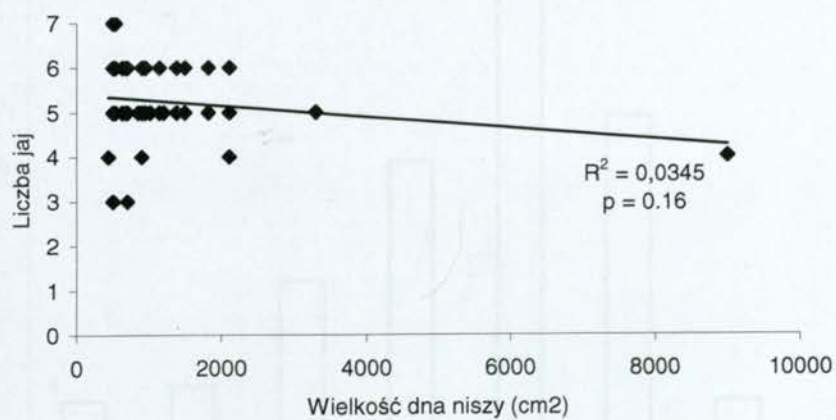
n = 48

b



n = 59

c



n = 58

Fig. 28. Średnia liczba piskląt w lęgach z sukcesem w kolejnych sezonach (n = 89).

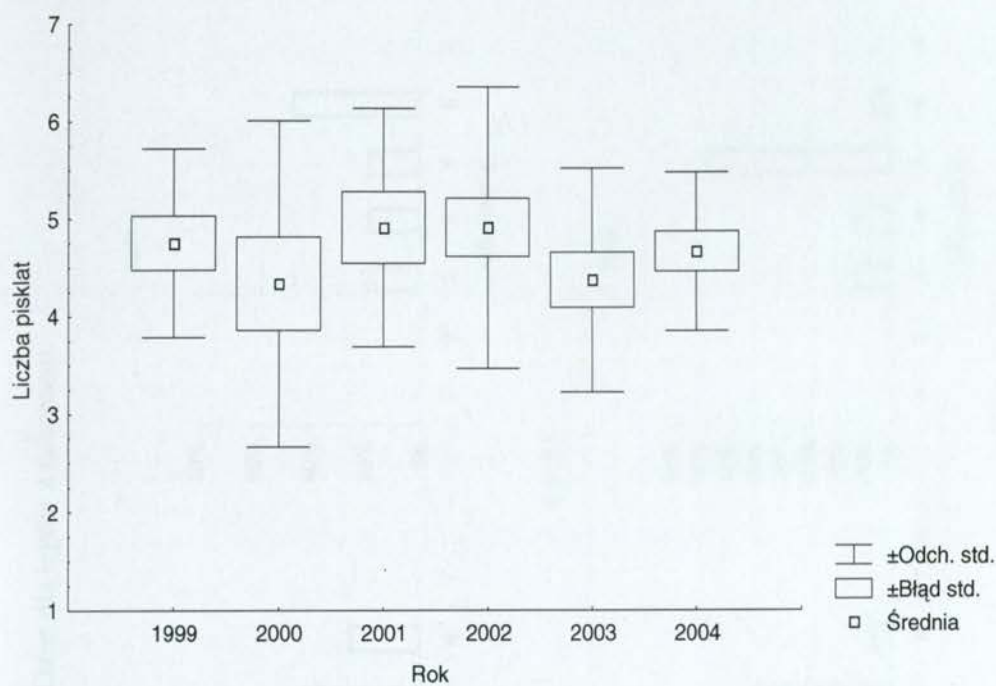


Fig. 29. Rozkład liczby piskląt w lęgach z sukcesem (1999–2004) (n = 89).

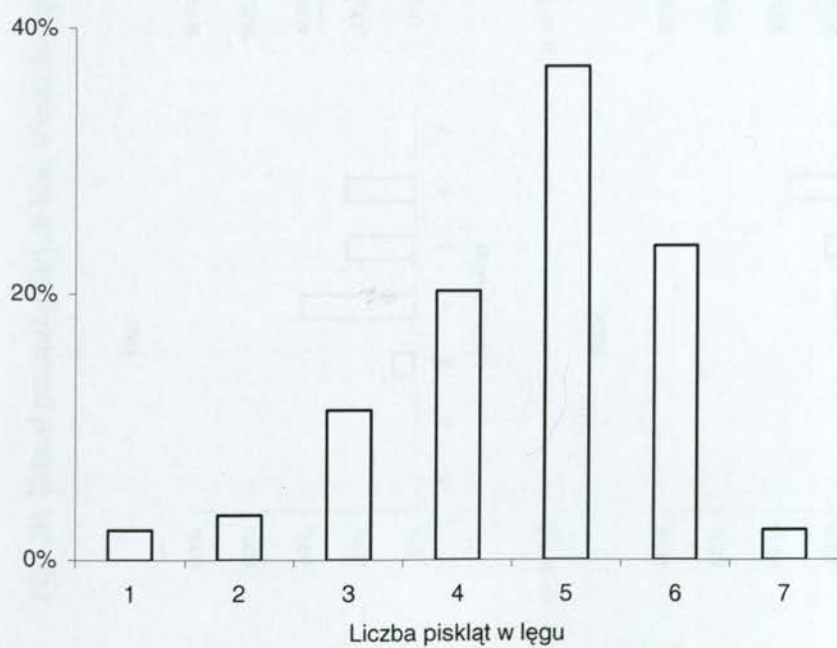


Fig. 30. Udział poszczególnych klas wielkości lęgów w kolejnych latach. Dane dla lęgów z sukcesem.

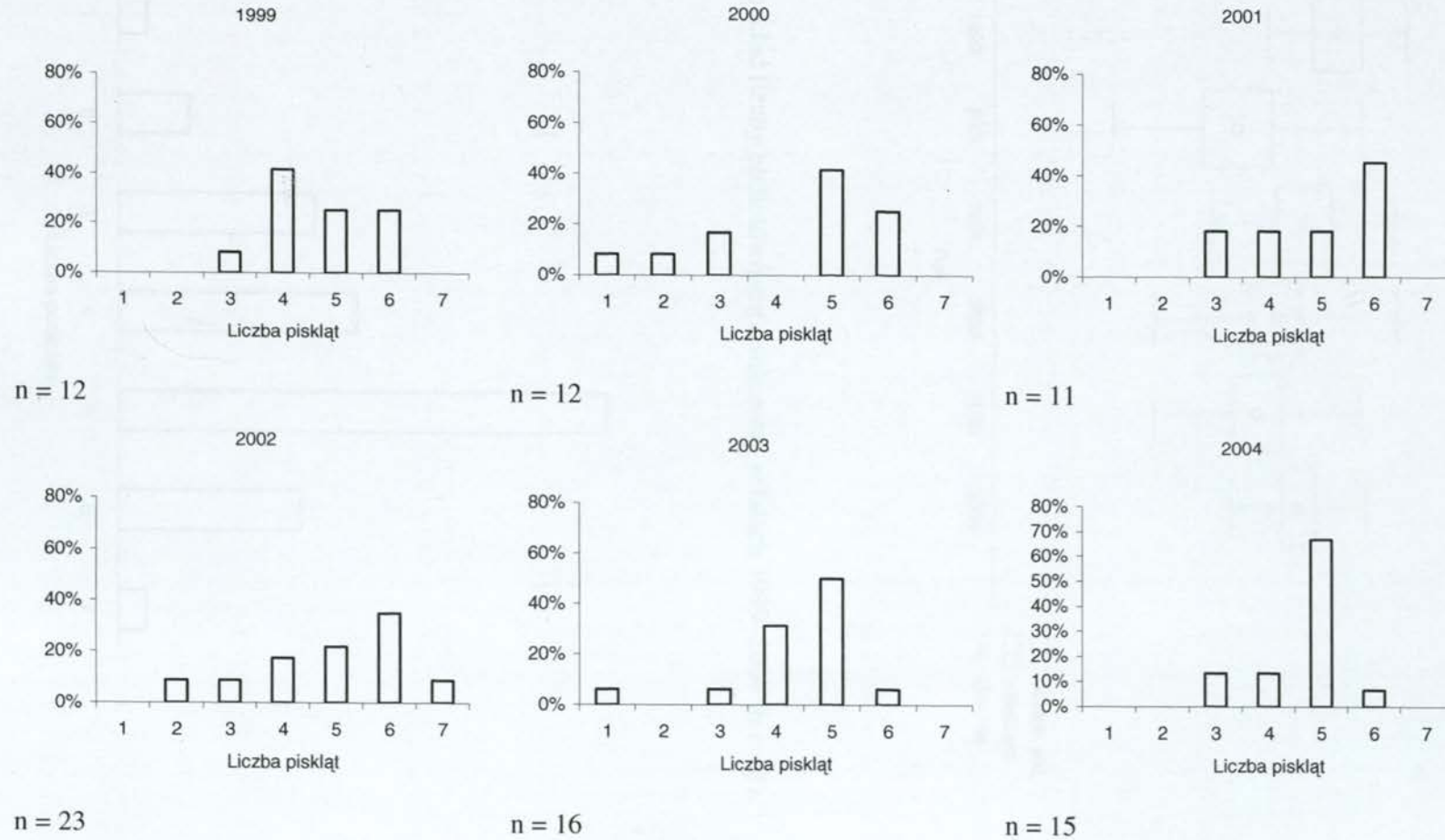


Fig. 31. Średnia liczba podlotów/parę z sukcesem w kolejnych sezonach (n = 88).

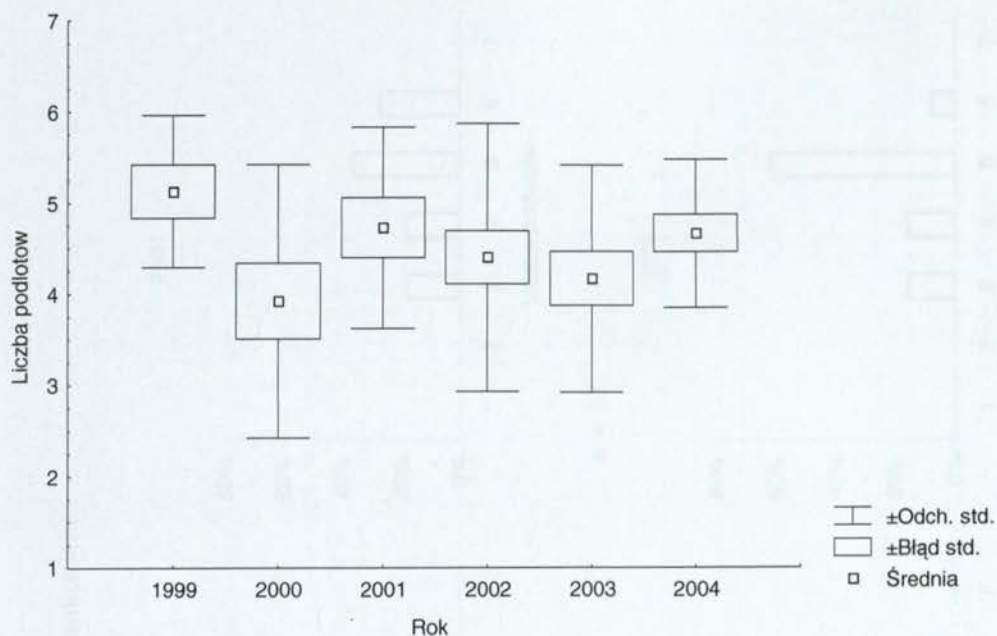


Fig. 32. Rozkład liczby podlotów/parę z sukcesem w latach 1999–2004 (n = 88).

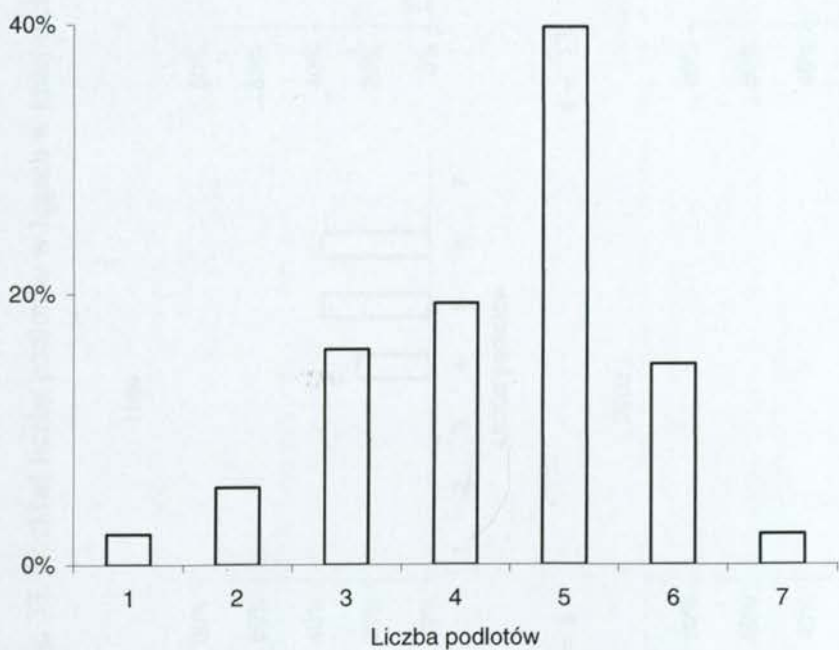


Fig. 33. Rozkład liczby podlotów w lęgach w kolejnych latach. Dane dla lęgów z sukcesem.

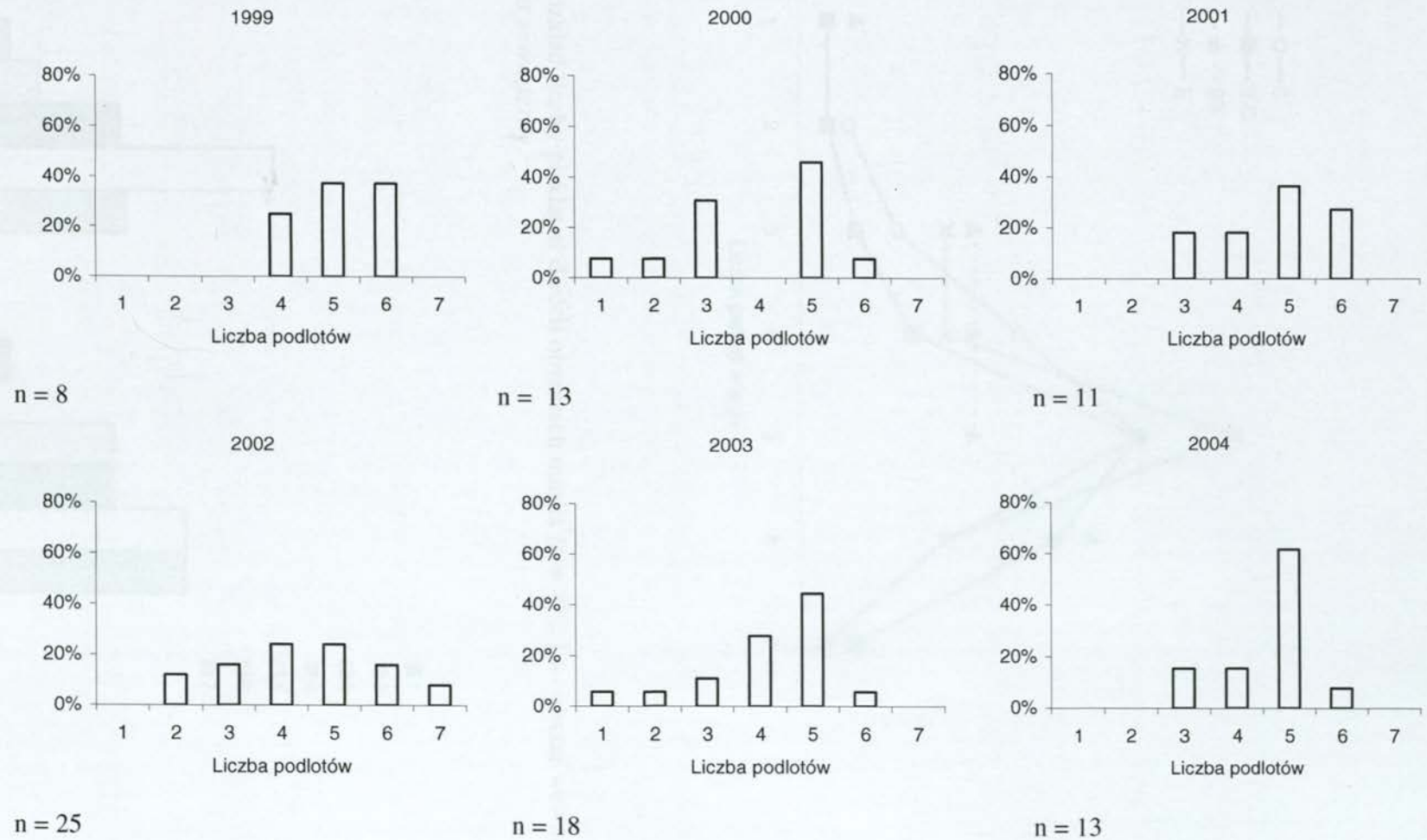


Fig. 34. Rozkład liczby piskląt w łęgach zlokalizowanych w czterech wyróżnionych strefach miasta (n = 89). C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska, E — strefa peryferyjna.

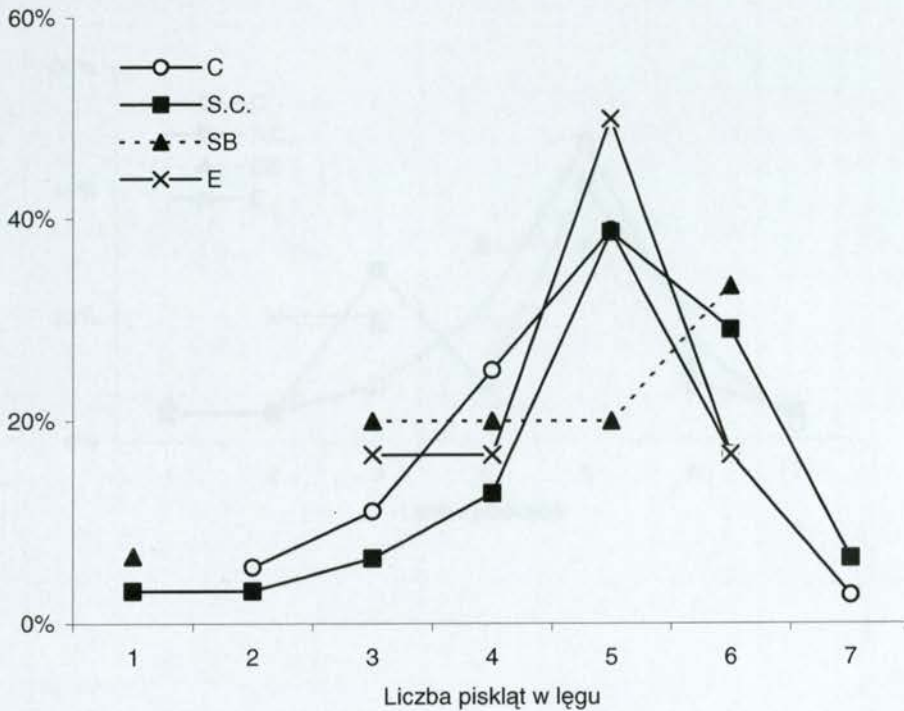


Fig. 35. Rozkład liczby piskląt w dwóch obszarach miasta (n = 89). I — obszar wewnętrzny, II — obszar zewnętrzny.

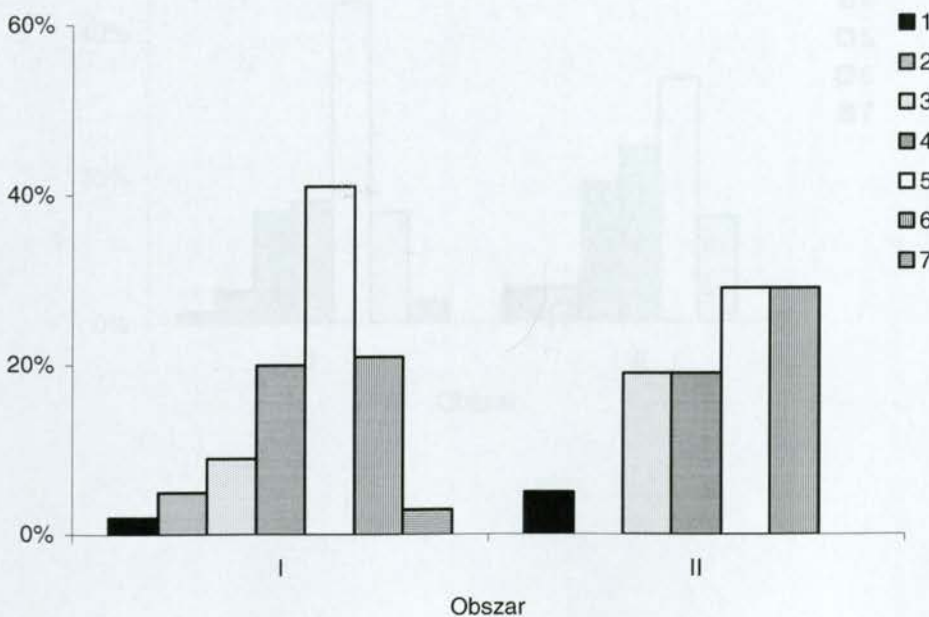


Fig. 36. Udział poszczególnych klas liczebności podlotów w lęgach z różnych stref miasta (n = 88). C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska, E — strefa peryferyjna.

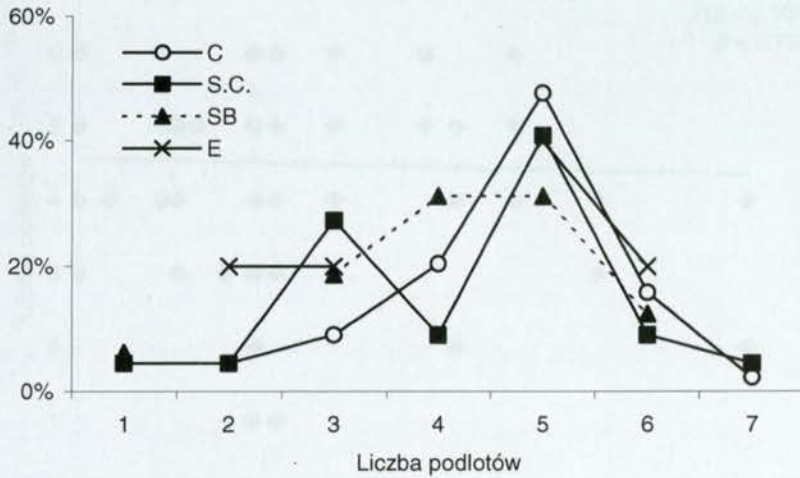


Fig. 37. Rozkład liczby podlotów w gniazdach położonych w dwóch wyróżnionych obszarach miasta (n = 88). I — obszar wewnętrzny, II — obszar zewnętrzny.

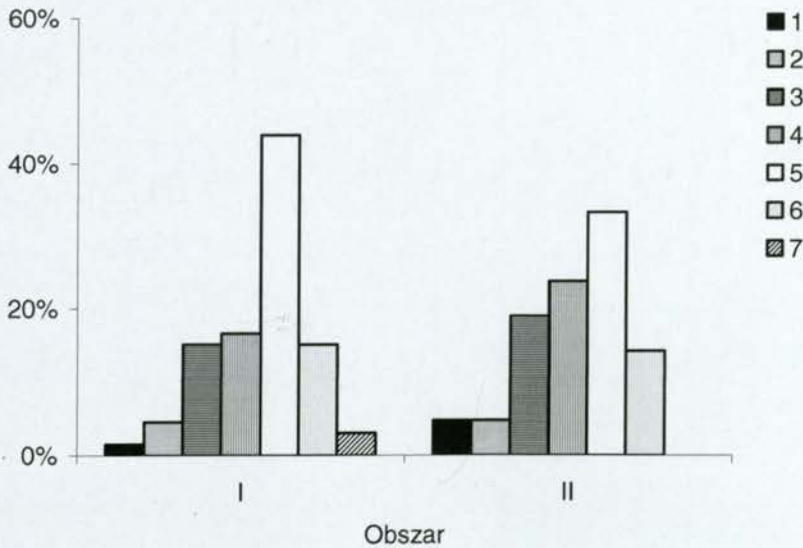


Fig. 38. Liczba podlotów w zależności od udziału zwartej zabudowy wokół gniazd (1999–2004, n = 48).

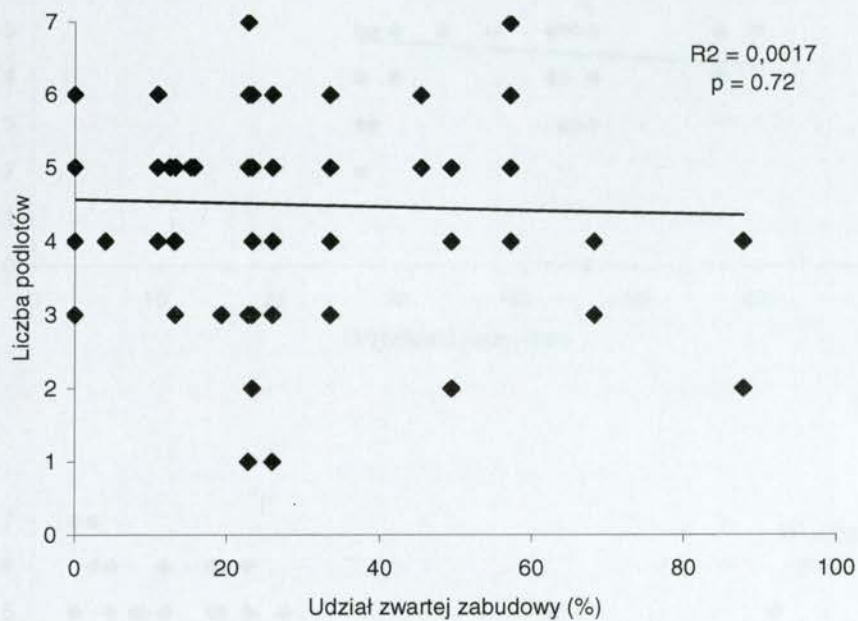






Fig. 40. Liczba podlotów w gniazdach o różnej głębokości. Mała — < 44 cm (n = 26), duża — > 44 cm (n = 23).

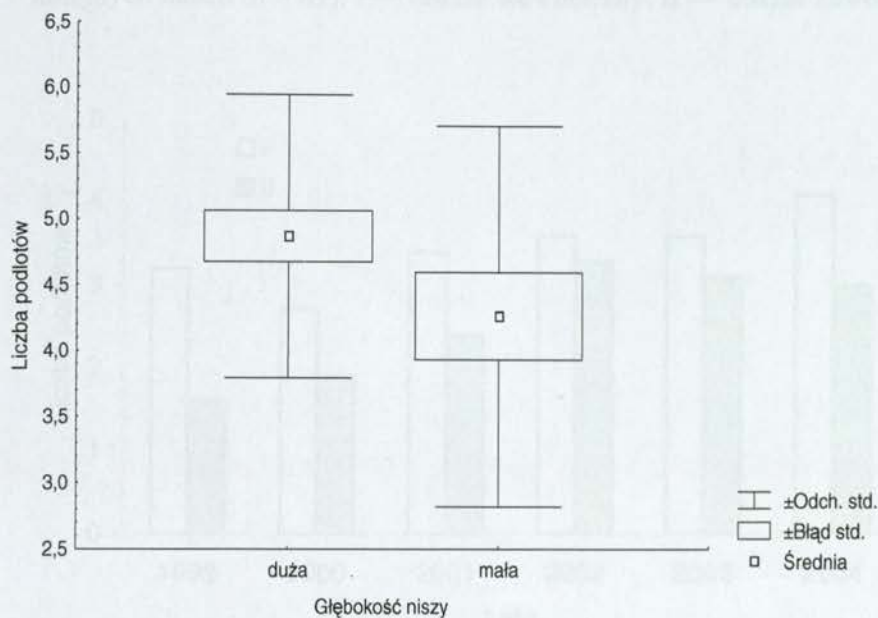


Fig. 41. Zmiany liczby podlotów w zależności od daty przystąpienia do składania jaj (n = 24).

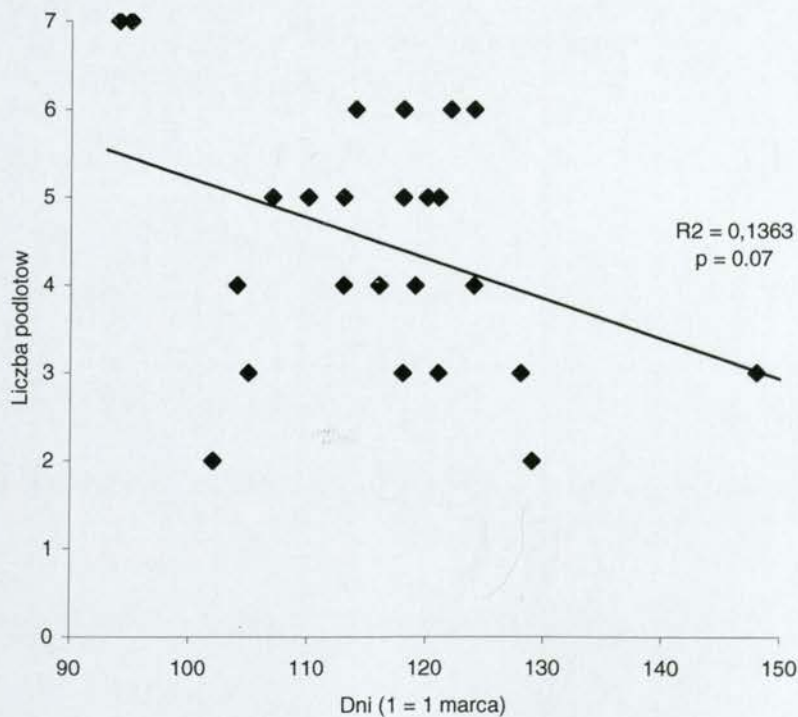


Fig. 42. Średnia minimalna produktywność pustulek w dwóch obszarach miasta w kolejnych latach (n = 89). I — obszar wewnętrzny, II — obszar zewnętrzny.

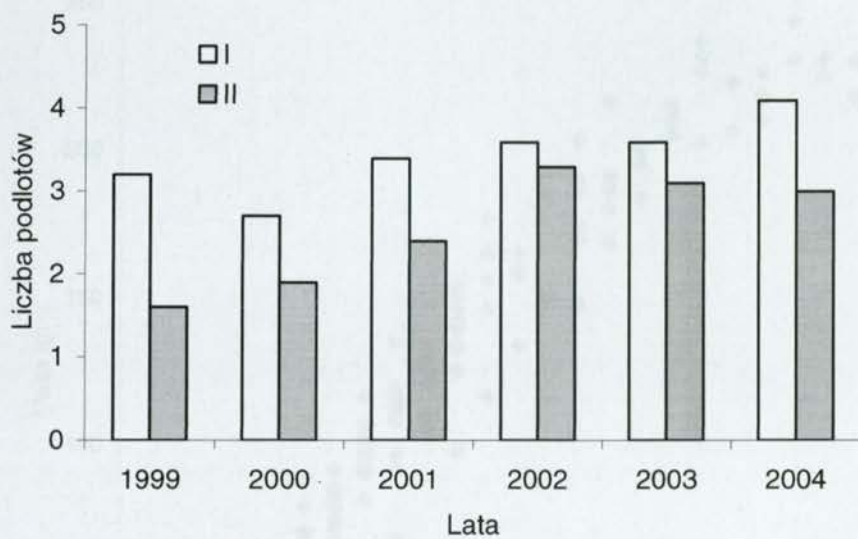


Fig. 43. Zmiany masy piskląt w kolejnych dniach po wykłuciu (2000–2004, n gniazd = 26).

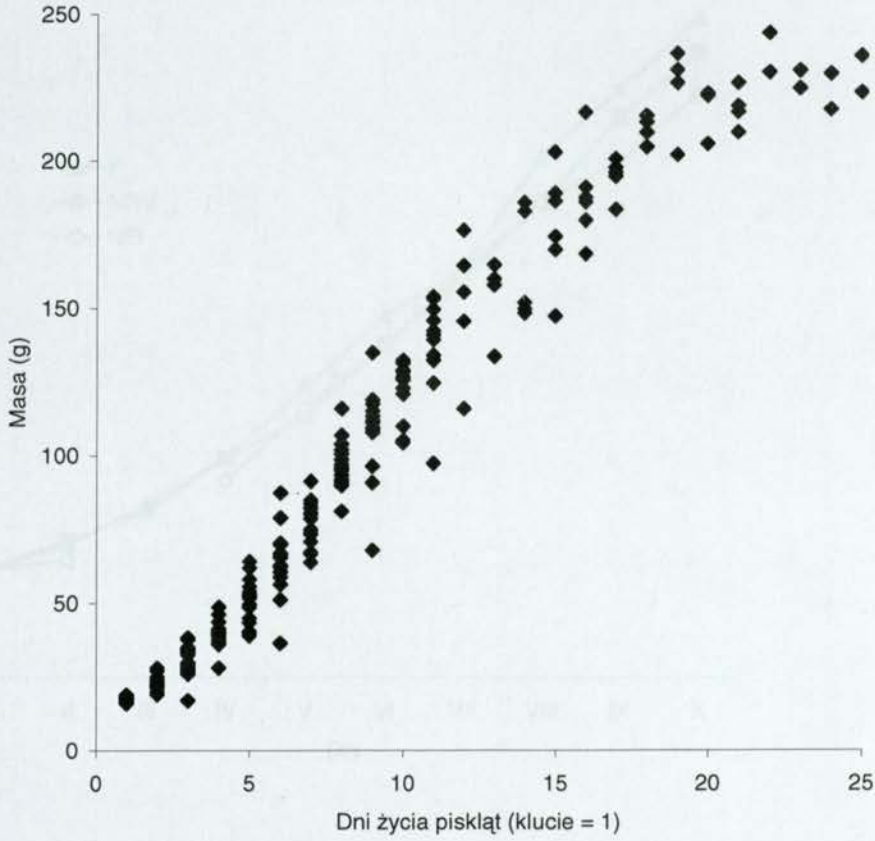


Fig. 44. Zmiany masy ciała piskląt w kolejnych dniach życia (n = 12 gniazd). F — grupa eksperymentalna (n = 22 piskląta), NFnl — grupa kontrolna bez strat (n = 18 piskląt), NFl — grupa kontrolna ze stratami (n = 8 piskląt).

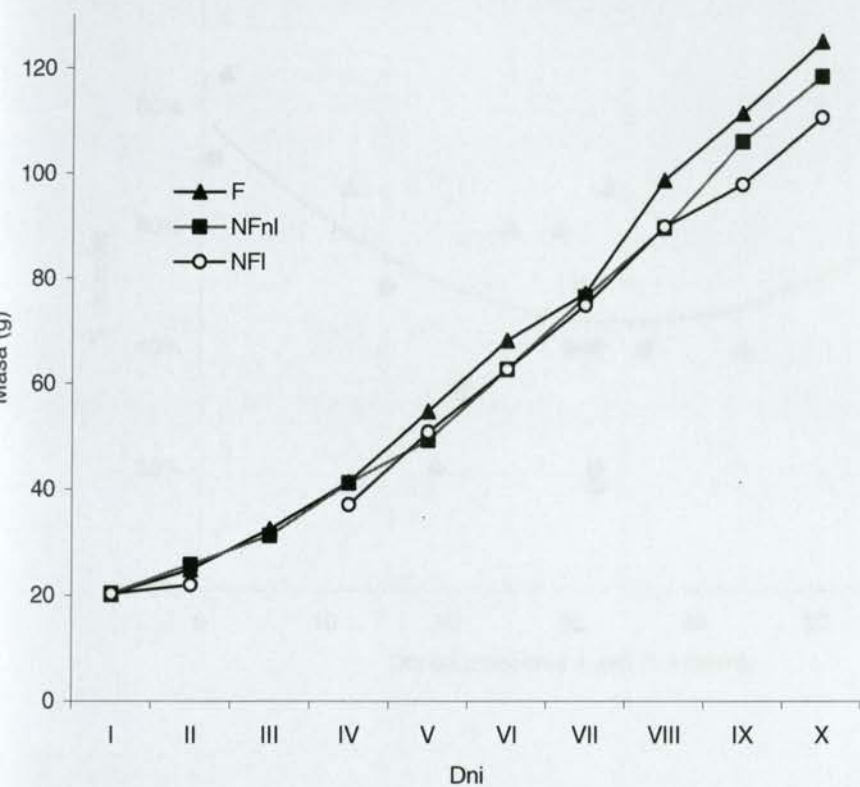


Fig. 45. Udział samców w lęgach (n = 19). Data zniesienia 1 jaja — 28.03. Punkty — obszar wewnętrzny (I), trójkąty — obszar zewnętrzny (II).

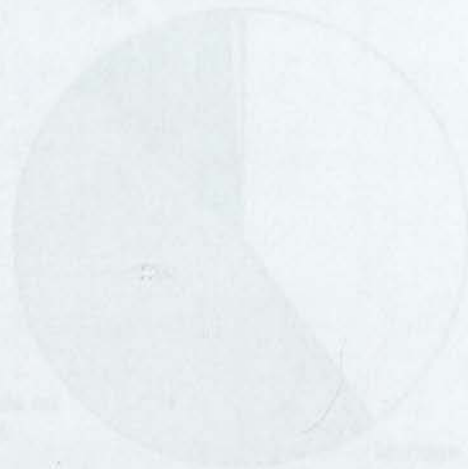
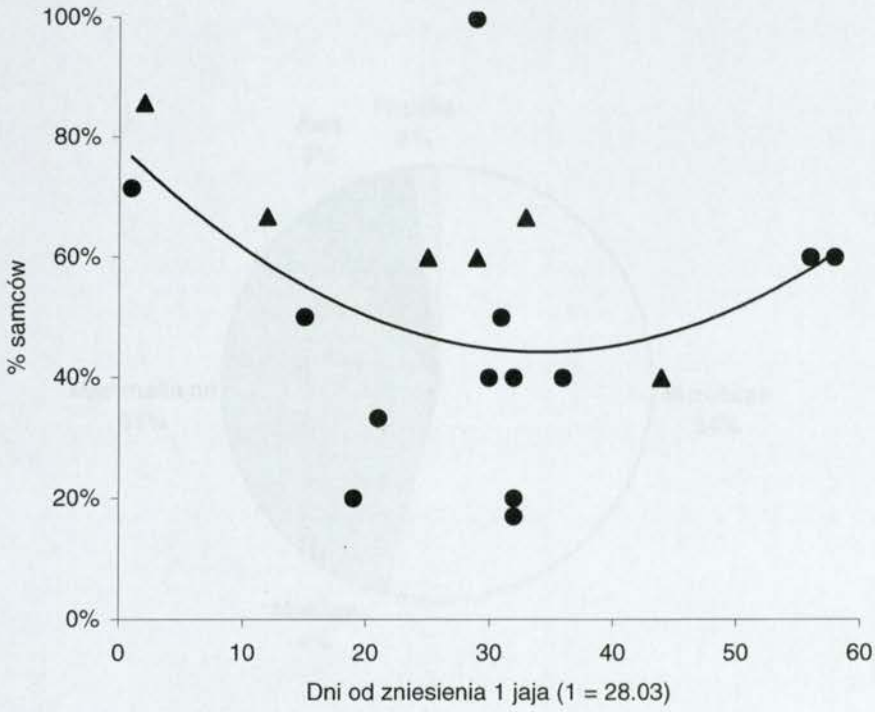
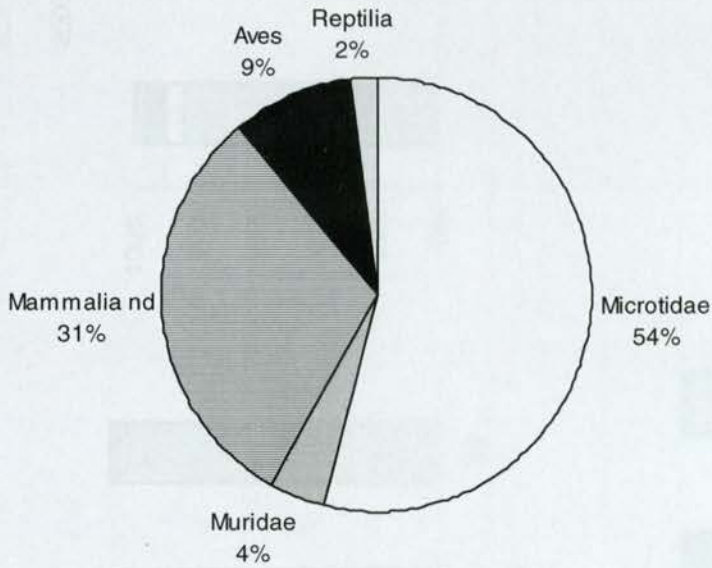


Fig. 46. Skład pokarmu — kręgowce. a — dane z wypluwek, cały sezon lęgowy (n = 2666), b — dane z 5 kamer, tylko okres pisklęcy (I–IV tydzień) (n = 474 przypadków).

a



b

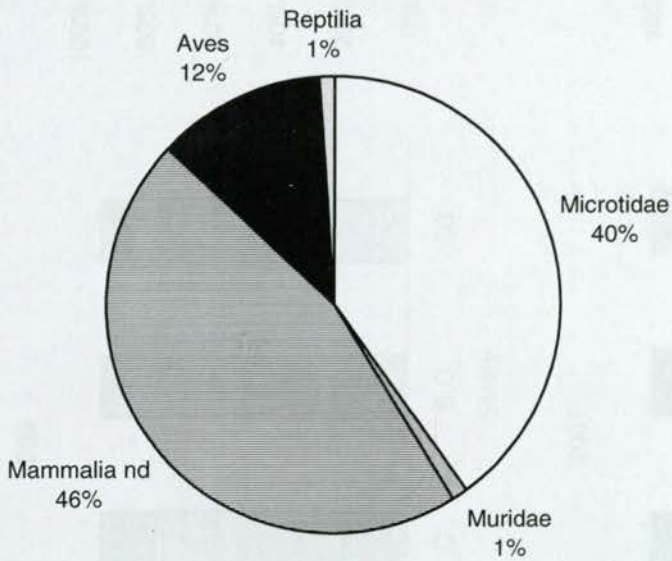


Fig. 47. Skład pokarmu (udział ofiar kręgowych). Dane łączne dla wszystkich stanowisk położonych w poszczególnych strefach miasta w kolejnych latach. C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — dane łącznie dla stref SB (strefa przedmiejska) i E (strefa peryferyjna). Mamm — Microtidae i ssaki nieznaczone, Mur — Muridae, Aves — ptaki, Rept — Reptilia.

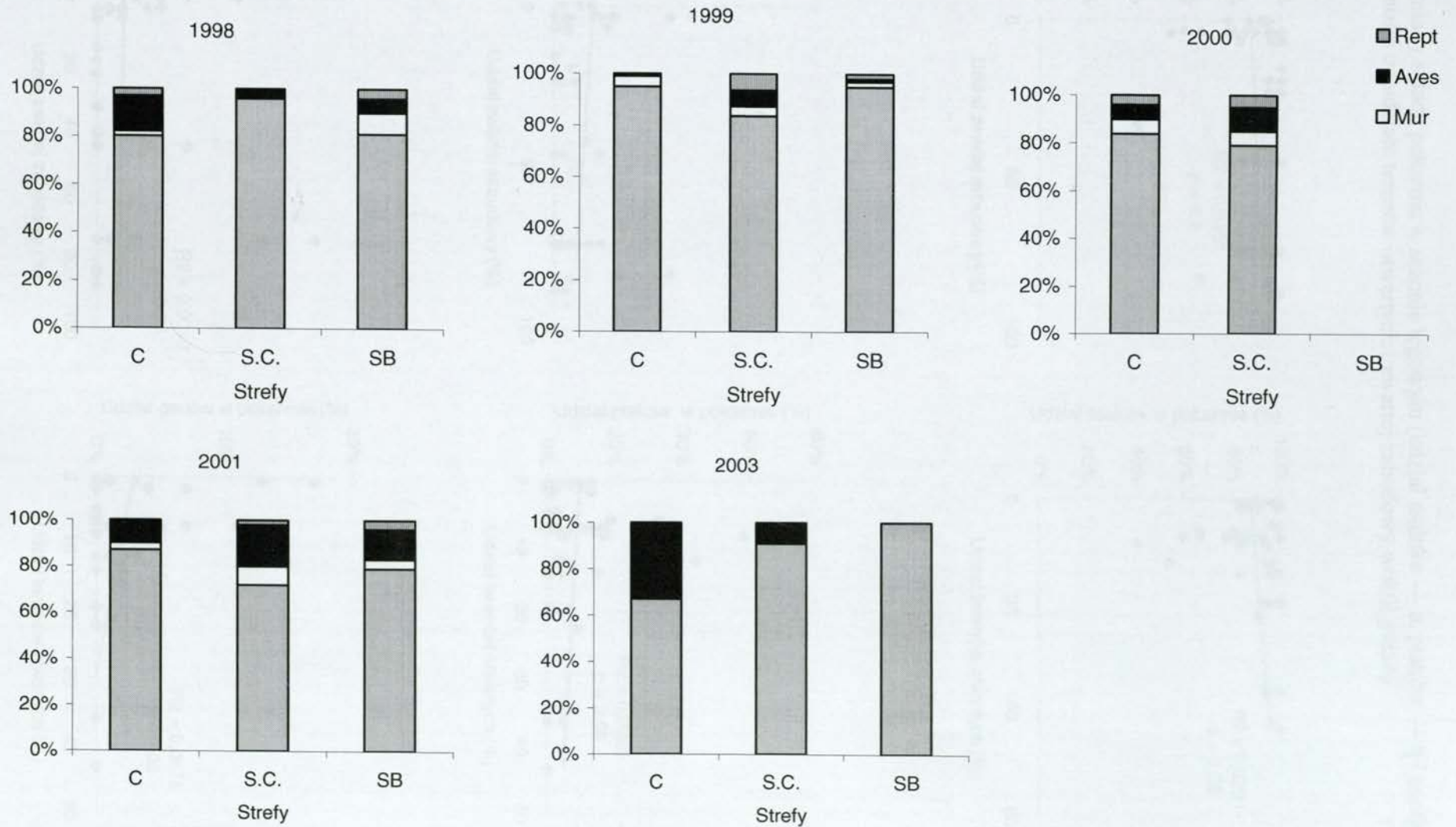
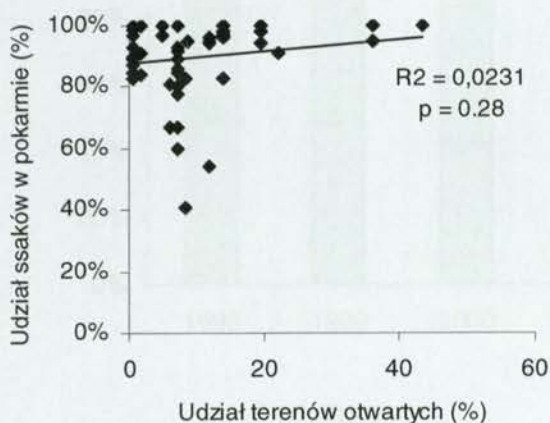
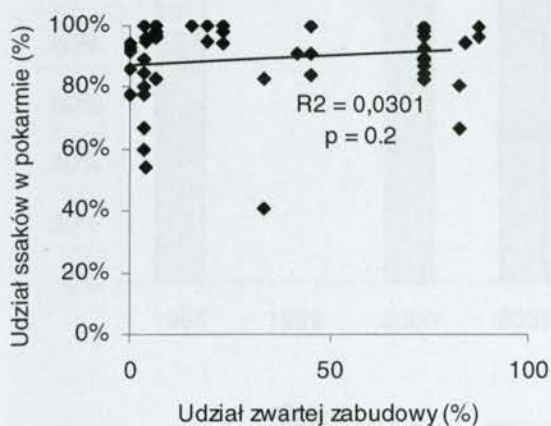


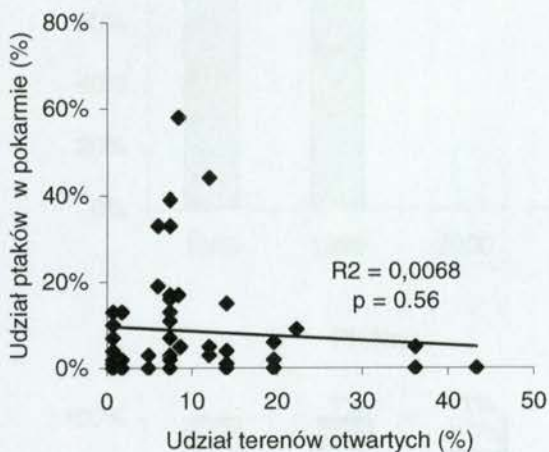
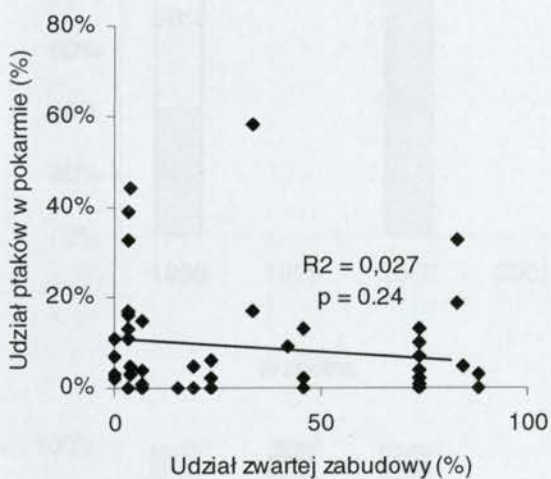


Fig. 48. Zmiany składu pokarmu w sezonie lęgowym (udział ssaków — a, ptaków — b i gadów — c) w zależności od udziału terenów otwartych i zwartej zabudowy wokół gniazd.

a



b



c

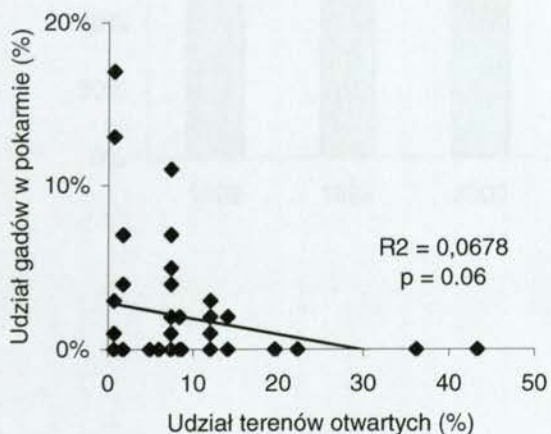
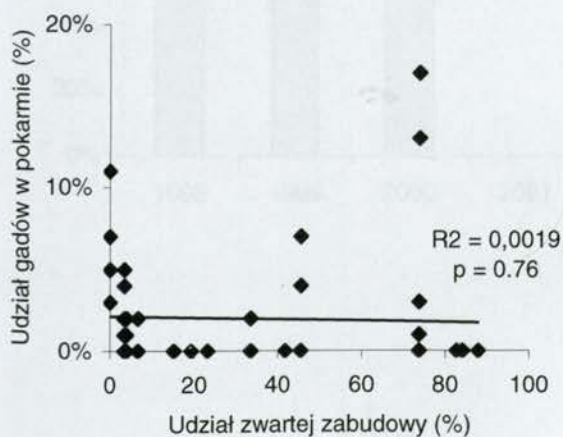
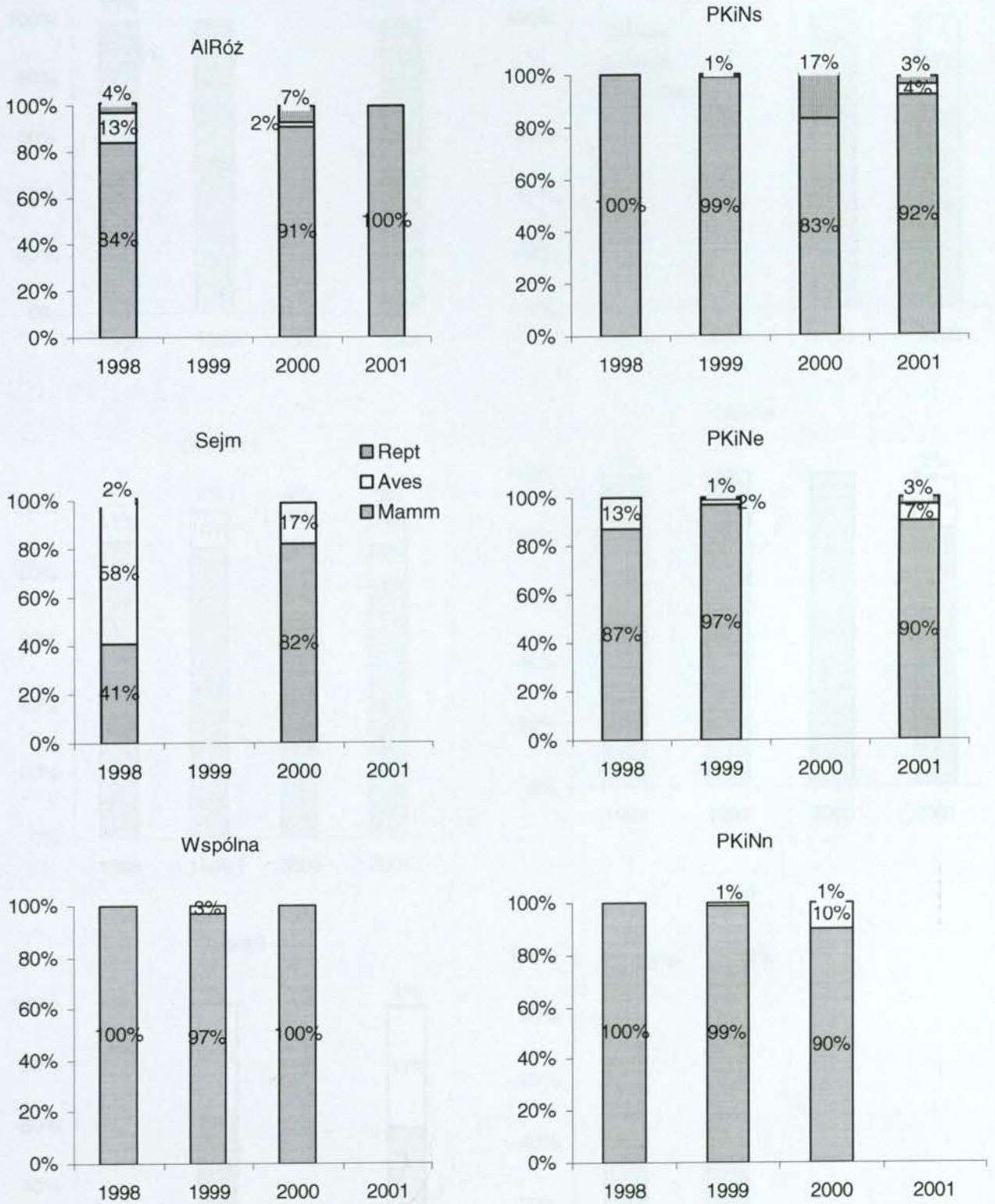
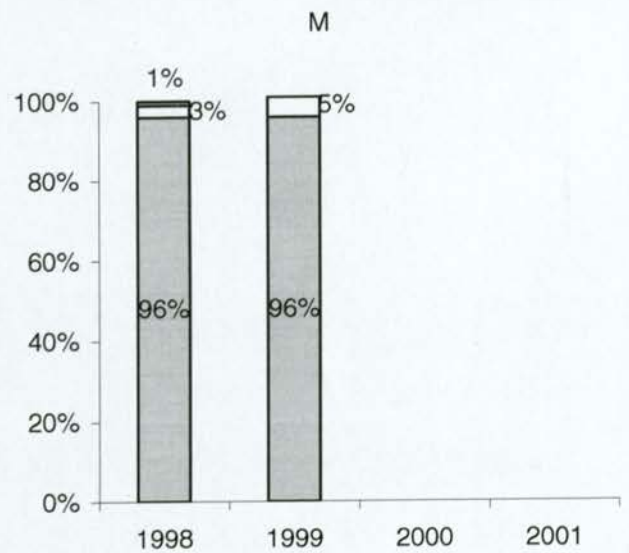
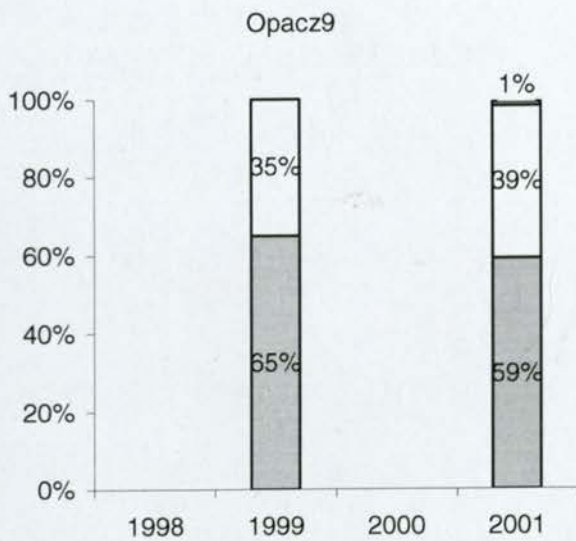
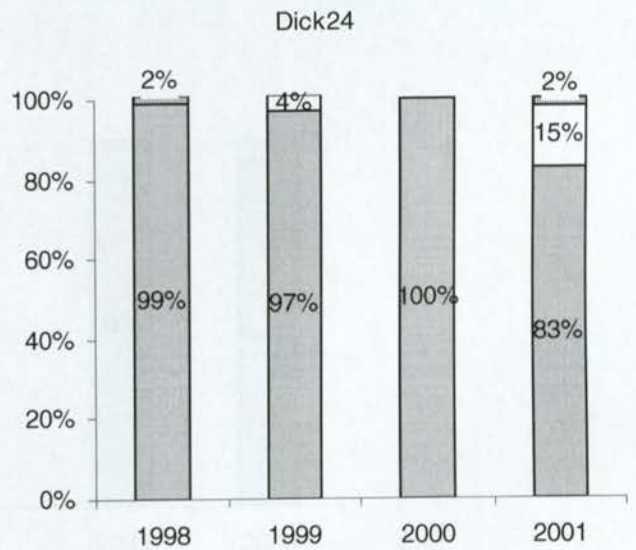
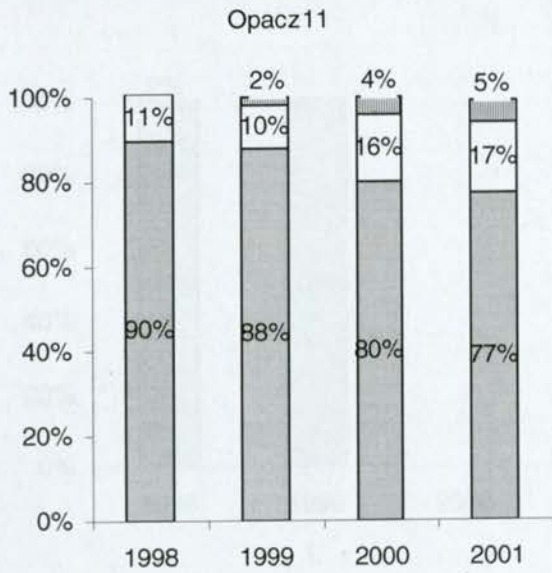
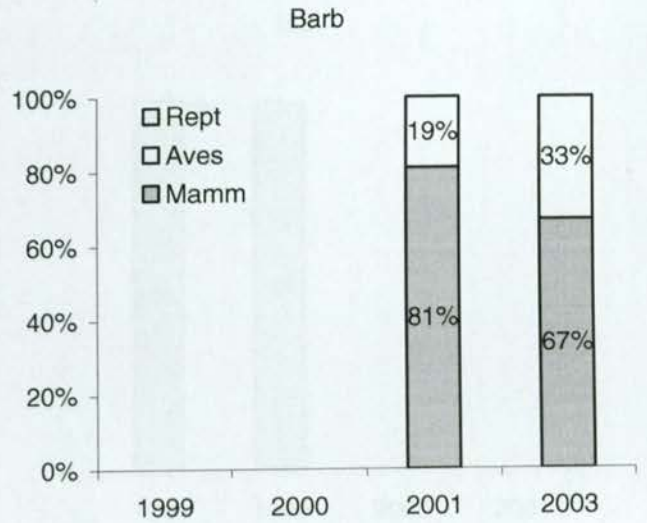
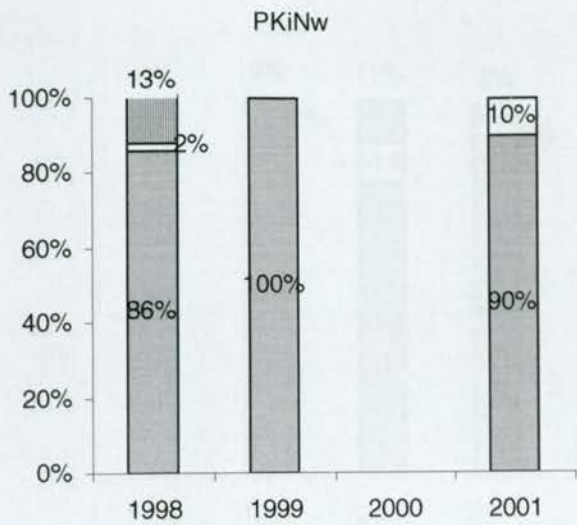


Fig. 49. Zmiany udziału głównych grup ofiar w pokarmie pustulek zasiedlających te same stanowiska. Mamm — ssaki, Aves — ptaki, Rept — Reptilia.





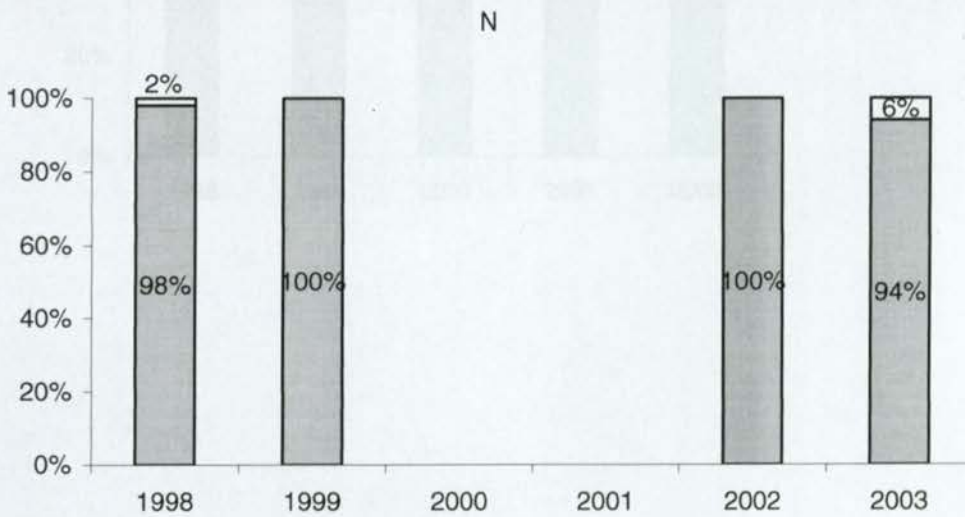
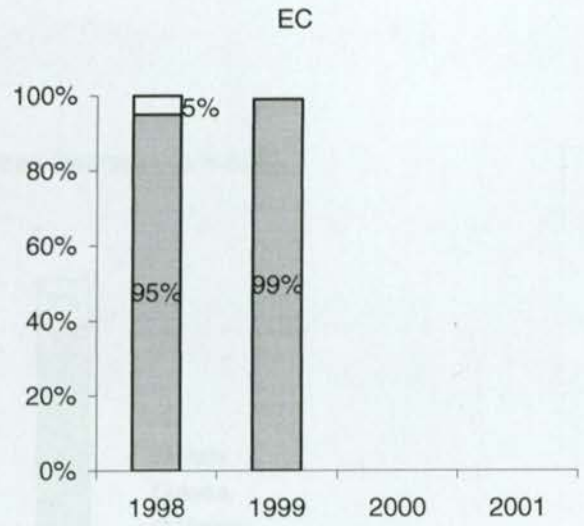
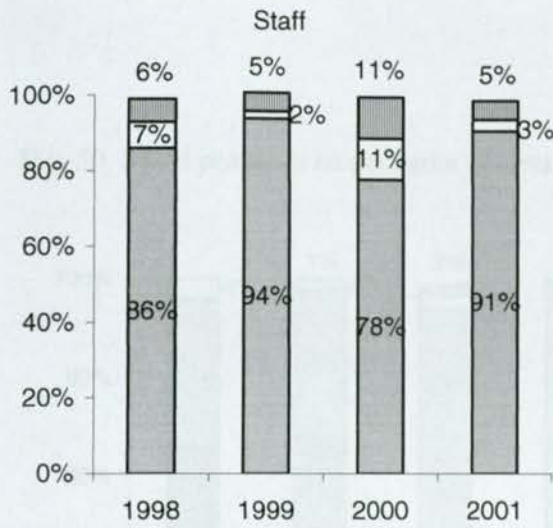


Fig. 50. Skład pokarmu na początku sezonu lęgowego (marzec) (n = 858).

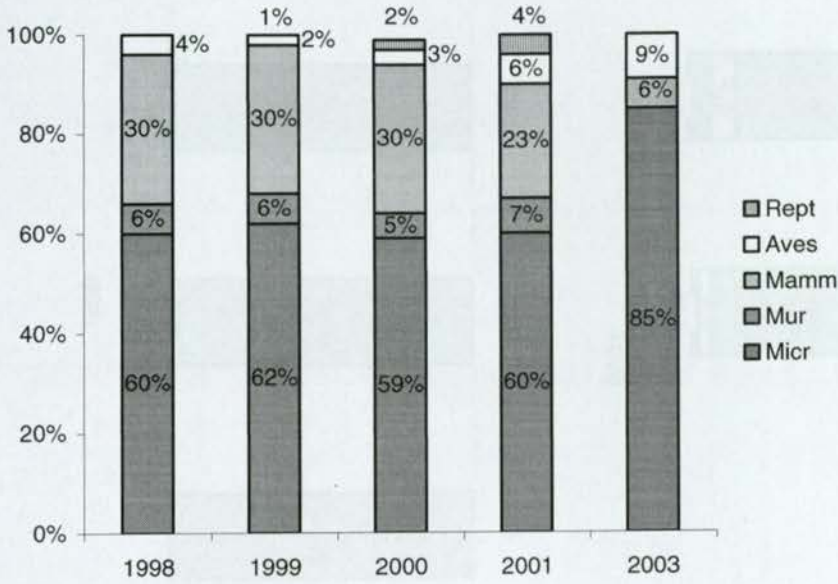


Fig. 51. Skład pokarmu pustulek w różnych strefach miasta na początku sezonu lęgowego (marzec). Mamm — ssaki, Aves — ptaki, Rept — Reptilia. C — strefa śródmiejska, S.C. — strefa cubcentralna, SB — strefa przedmiejska.

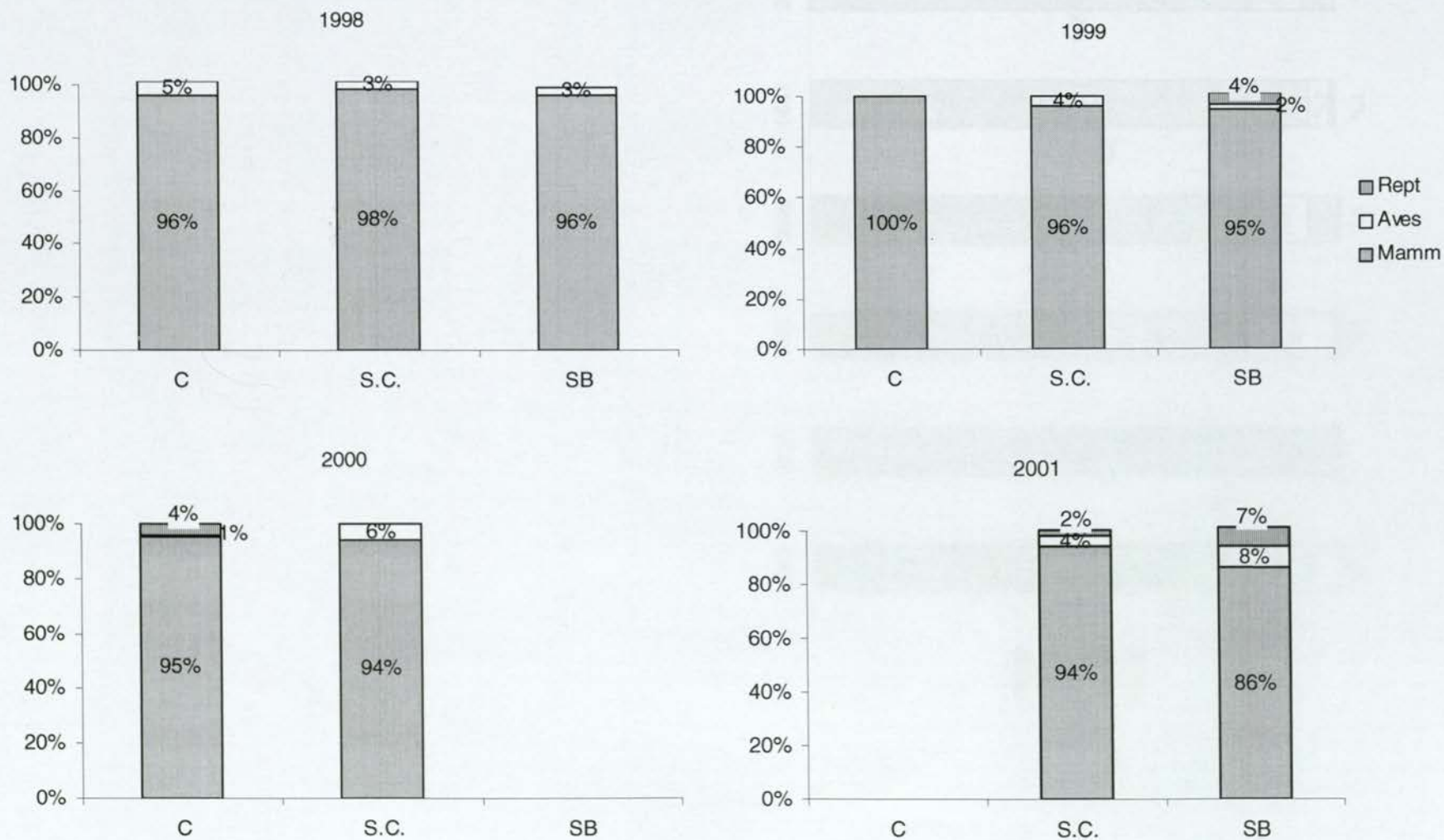


Fig. 52. Skład pokarmu w okresie lęgowym (kwiecień–lipiec) we wszystkich strefach (1999–2003) (n = 1808). Micr — nornikowe, Mur — myszowate, Mamm — ssaki nieoznaczone, Aves — ptaki, Rept — Reptilia.

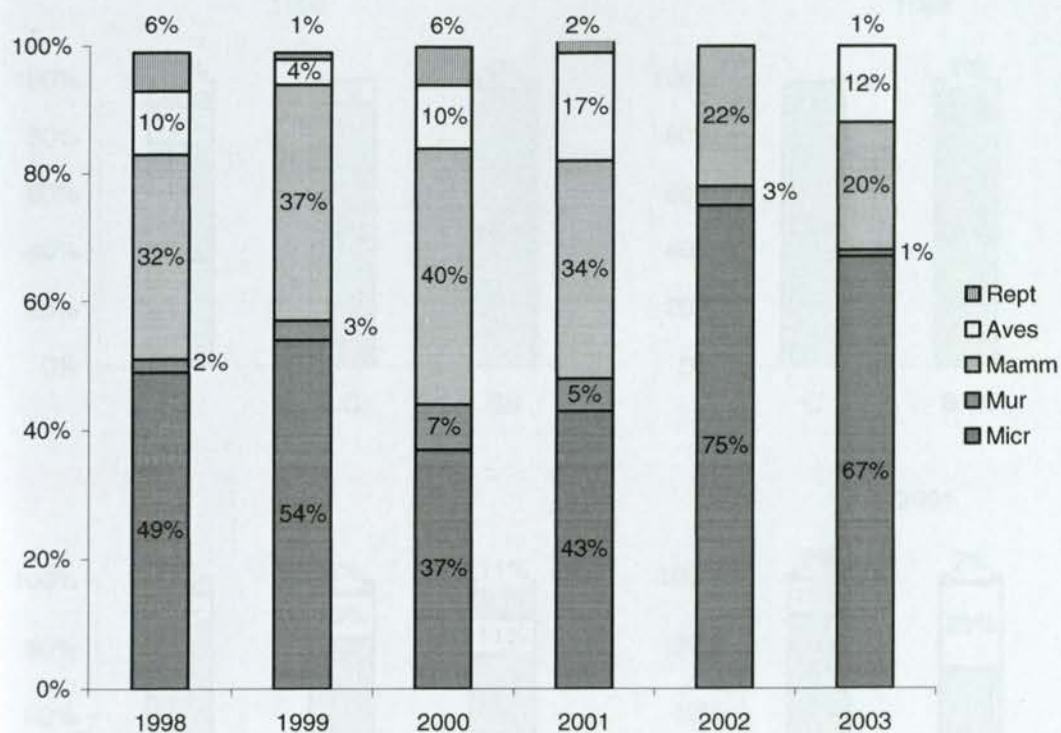


Fig. 53. Skład pokarmu w okresie lęgowym (kwiecień–lipiec) w poszczególnych strefach miasta. Mamm — ssaki, Aves — ptaki, Rept — Reptilia. C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska.

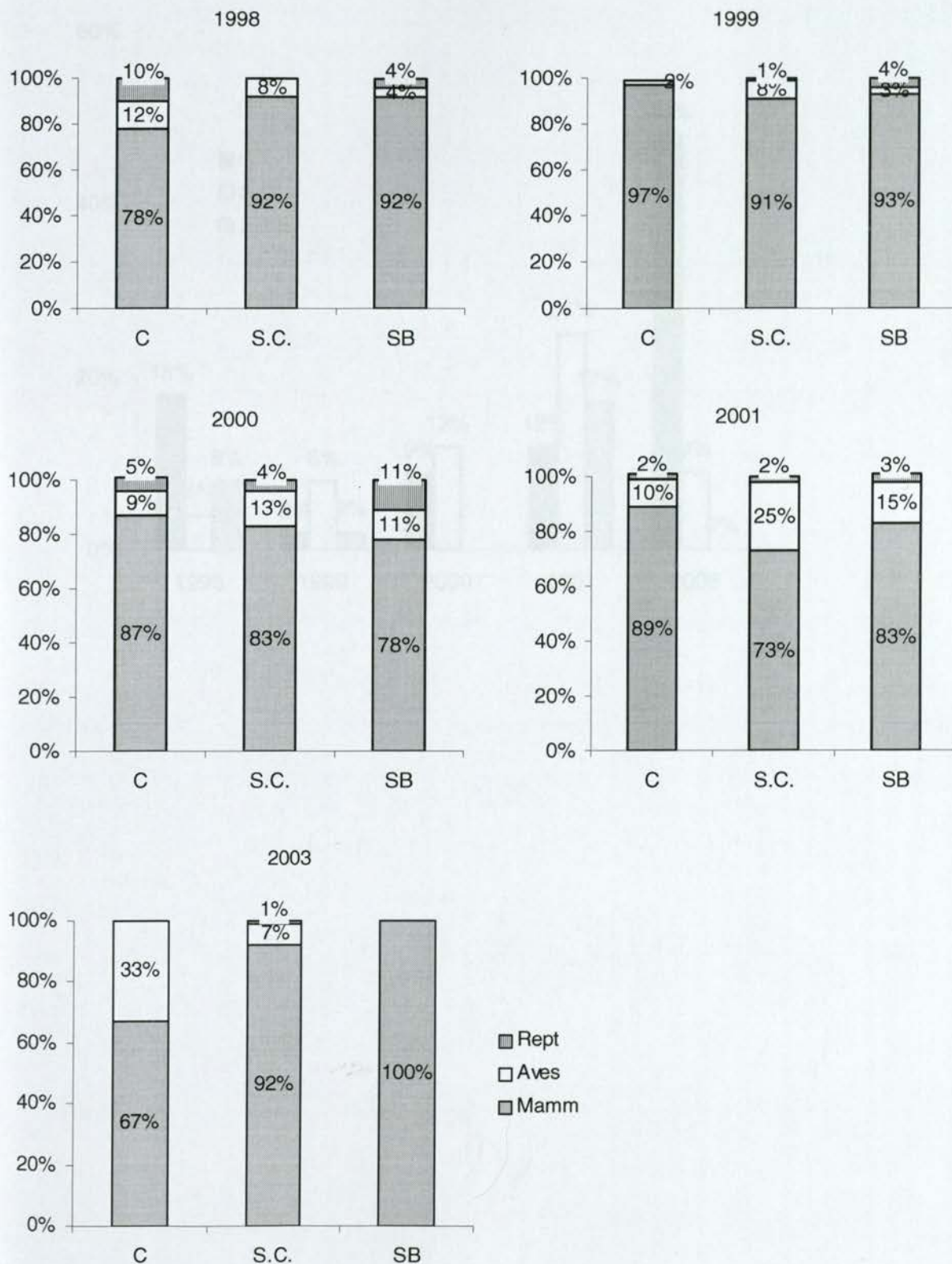




Fig. 54. Frekwencja ptaków w wypływkach w kolejnych latach w różnych strefach miasta (n = 2666). C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska.

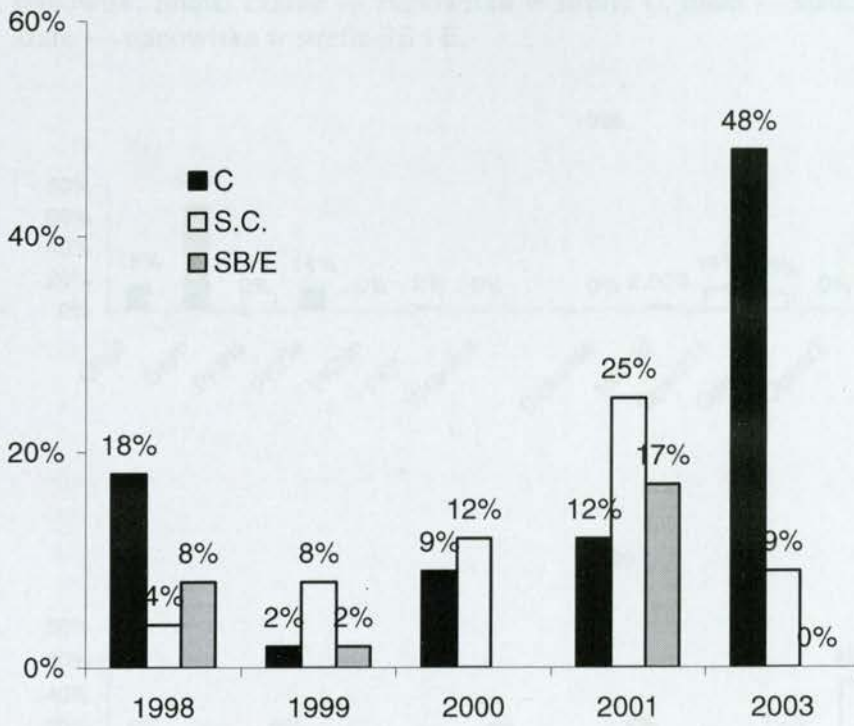
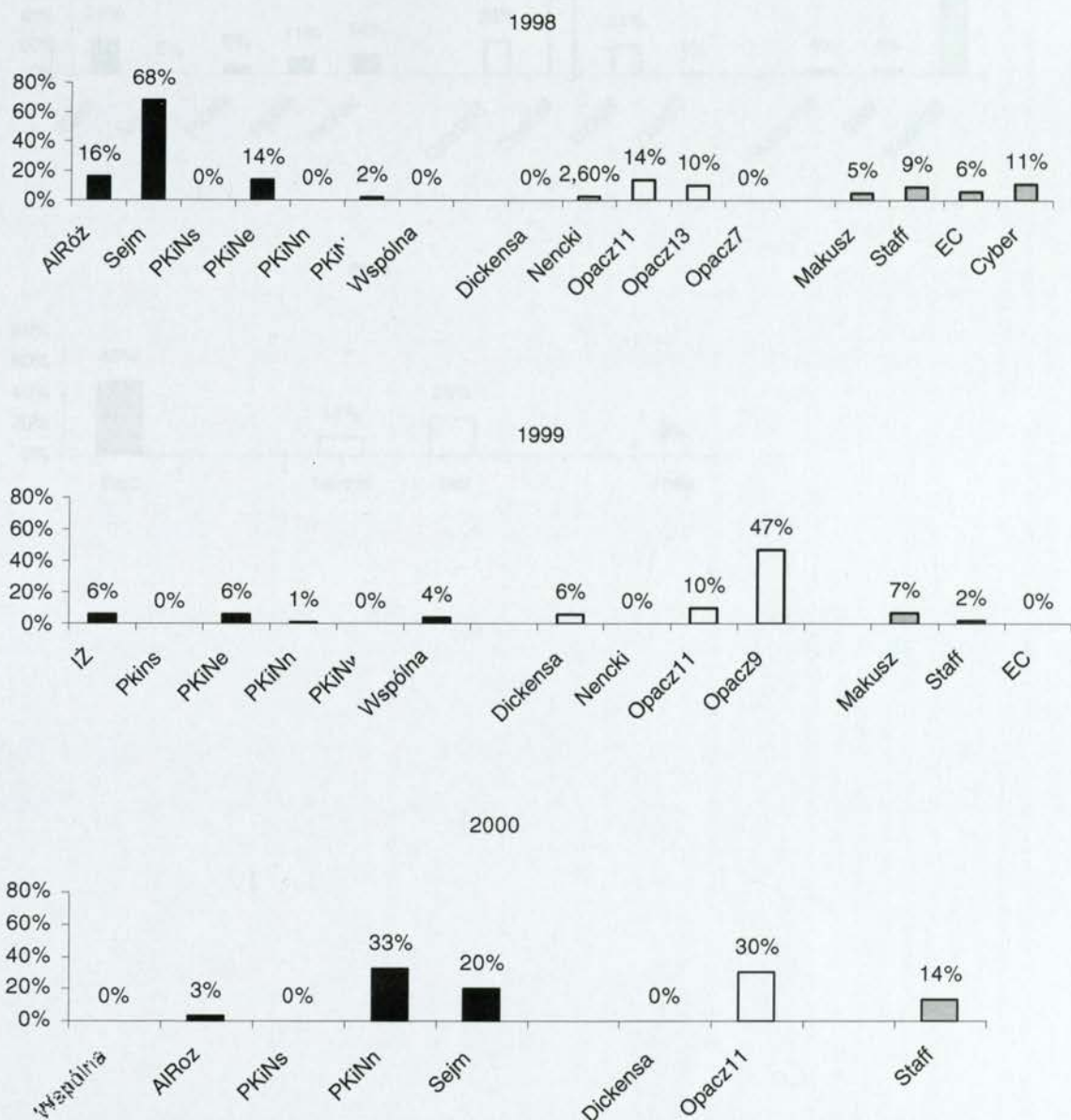


Fig. 55. Frekwencja ptaków w wypływkach pustulek pochodzących z poszczególnych stanowisk. Słupki czarne — stanowiska w strefie C, białe — stanowiska w strefie SC, szare — stanowiska w strefie SB i E.



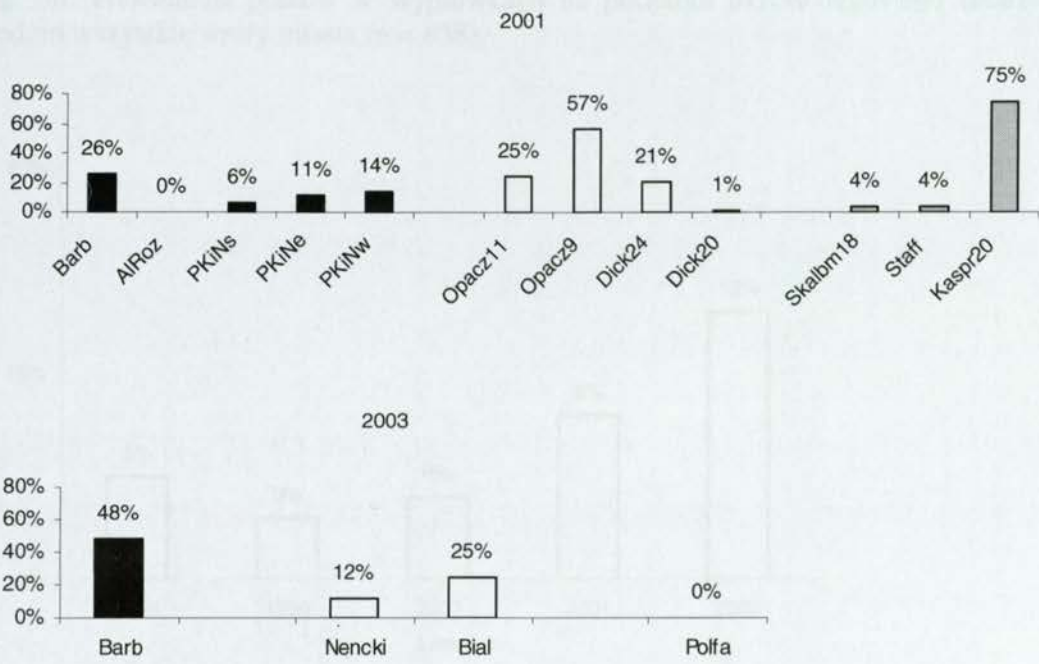


Fig. 27. Pielikowanie pacjentów w wybranych lekach przeciwciepłota w poradniach otwartej i zamkniętej (2001) w województwie łódzkim. 0% – brak podanych danych, 26 – stężenie podawania, 57 – stężenie podawania, 75 – stężenie podawania.

Fig. 56. Frekwencja ptaków w wypływkach na początku okresu lęgowego (marzec), średnio wszystkie strefy miasta (n = 858).

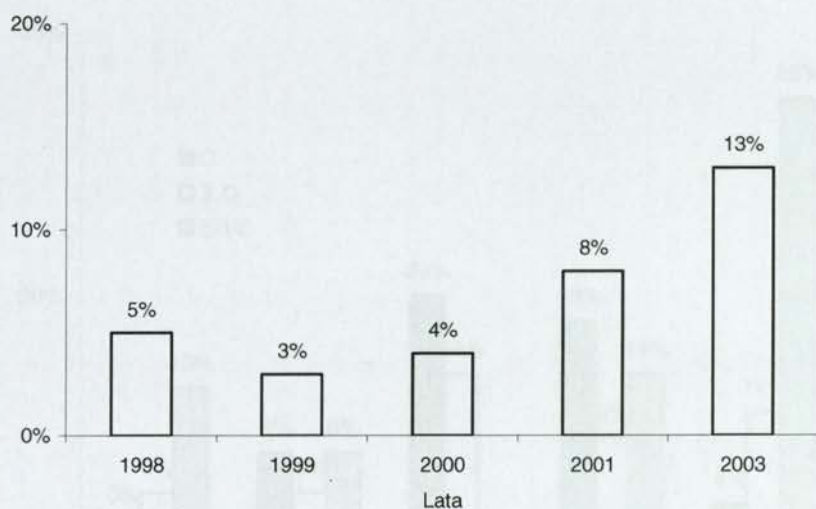


Fig. 57. Frekwencja ptaków w wypływkach na początku okresu lęgowego (marzec) w strefach miasta (n = 858). C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska.

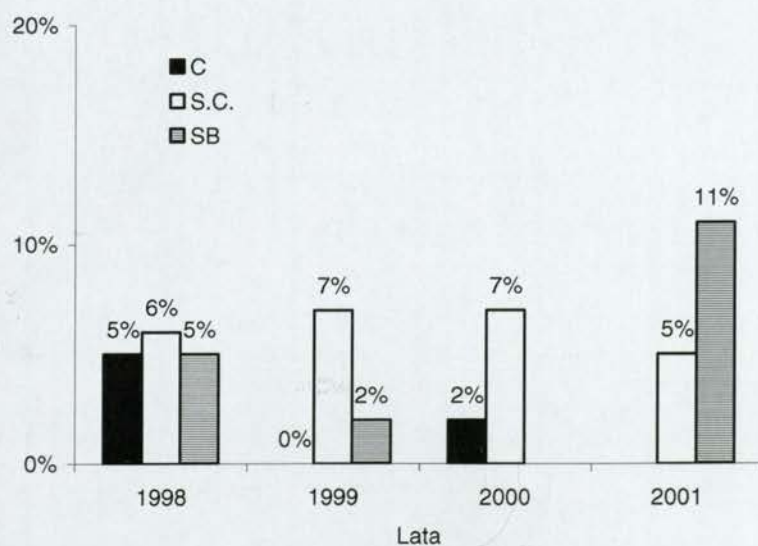


Fig. 60. Frekwencja owadów w wypławkach (n = 2666). C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB/E — strefa przedmiejska i peryferyjna (łącznie).

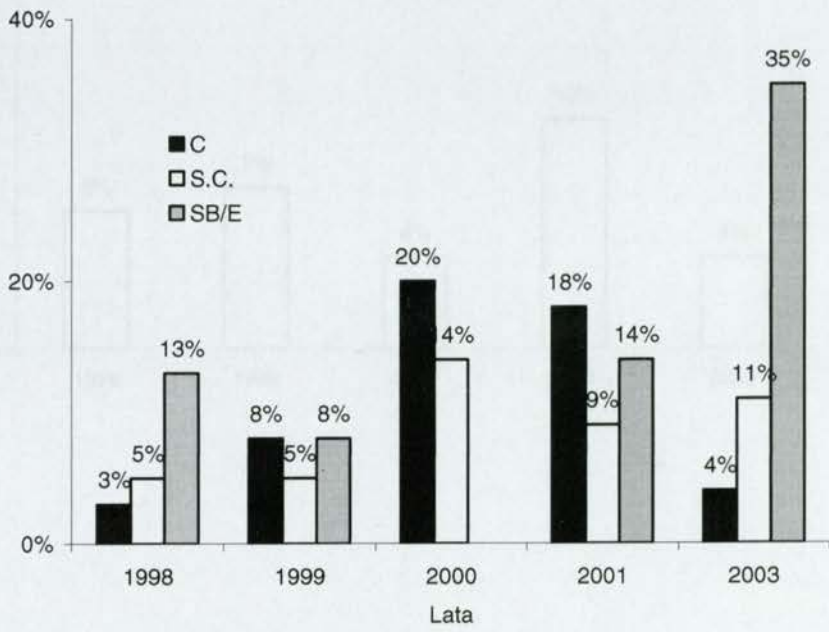


Fig. 61. Frekwencja owadów w wypławkach na początku sezonu lęgowego (marzec) w Warszawie (łącznie wszystkie strefy miasta) (n = 858).

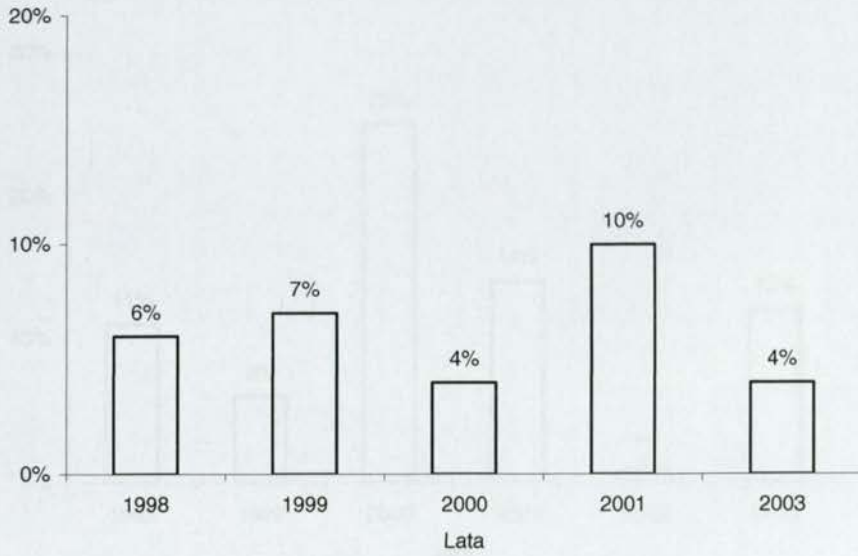


Fig. 62. Frekwencja owadów w wypławkach w okresie przedlęgowym (marzec) w strefach miasta. C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska.

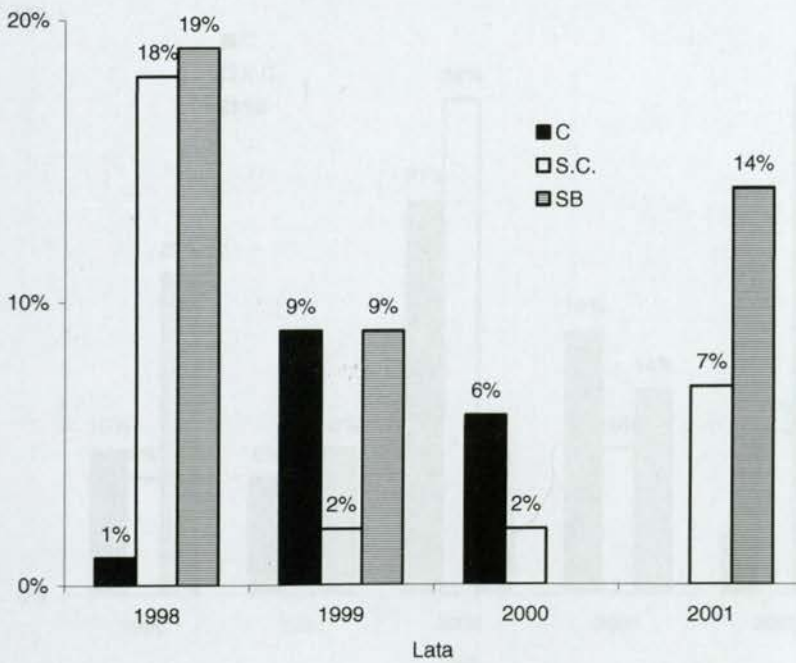


Fig. 63. Frekwencja owadów w wyplawkach w okresie lęgowym (kwiecień–lipiec) w Warszawie (łącznie wszystkie strefy miasta) (n = 1808).

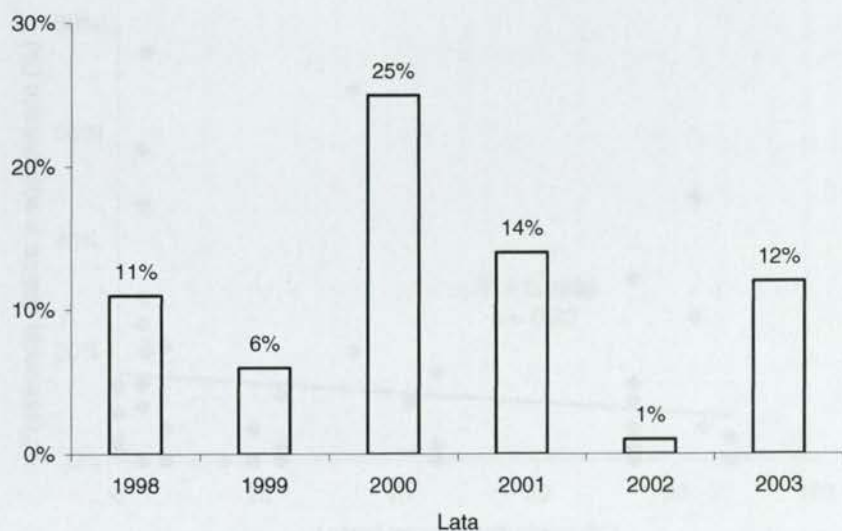


Fig. 64. Frekwencja owadów w wyplawkach w okresie lęgowym (kwiecień–lipiec) w poszczególnych strefach miasta. C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska.

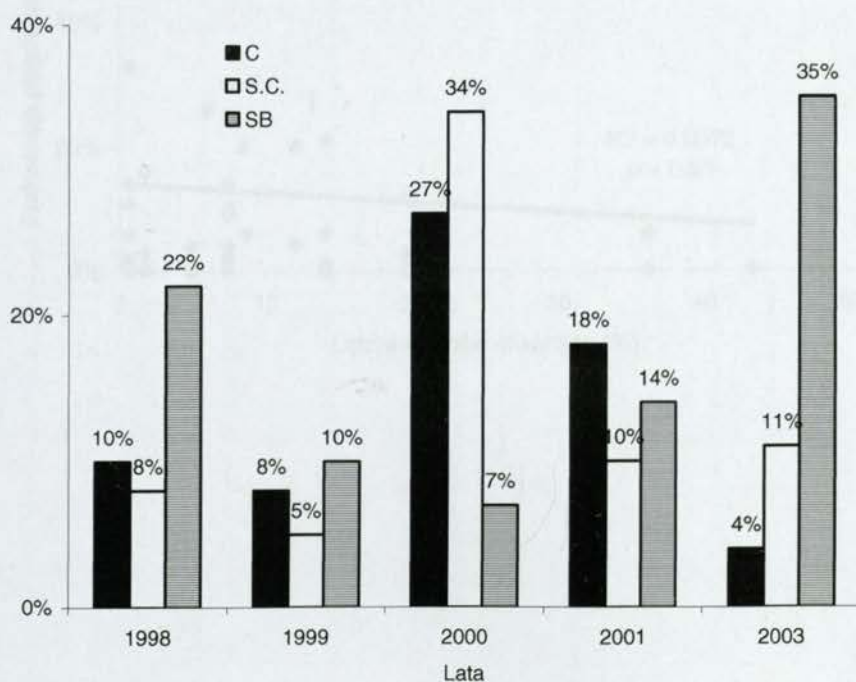
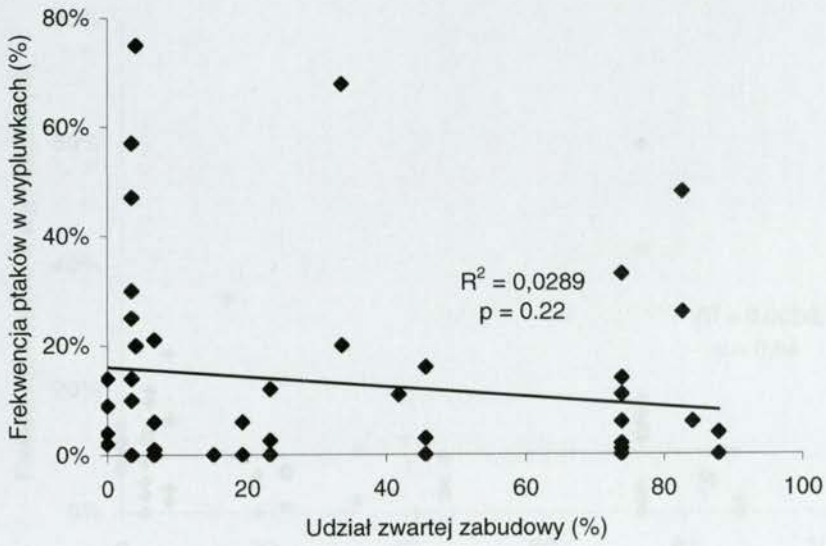


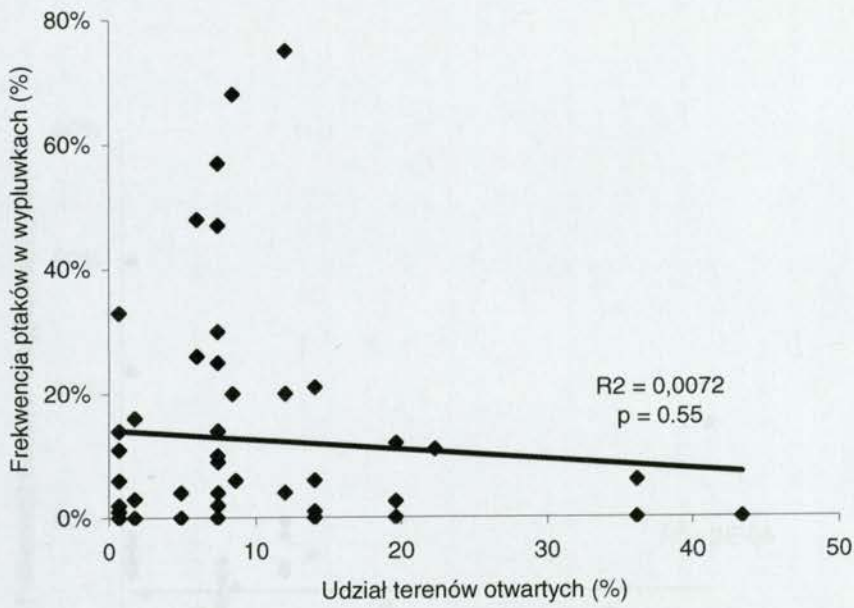
Fig. 65. Frekwencja ptaków w wypluwkach w zależności od udziału zwartej zabudowy (a) i terenów otwartych (b) wokół stanowisk lęgowych.

a



n = 51

b

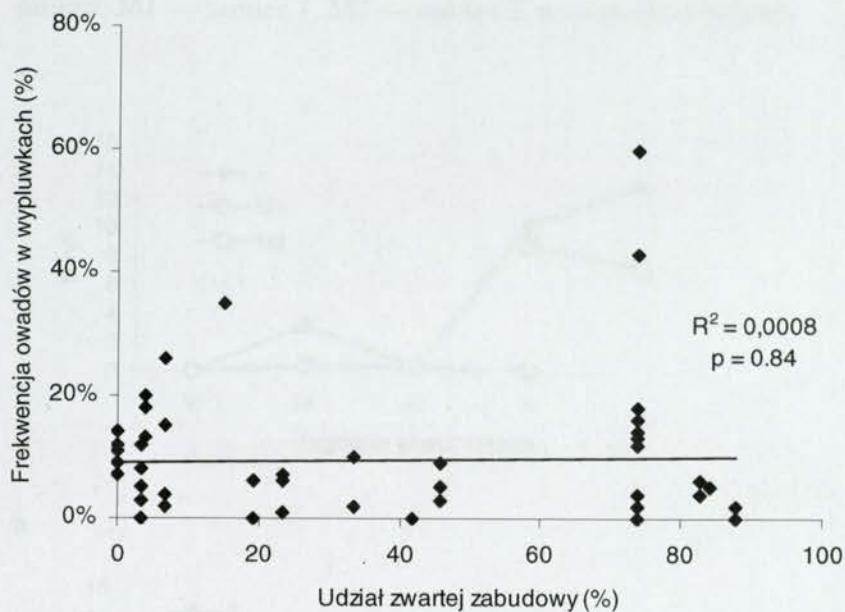


n = 51



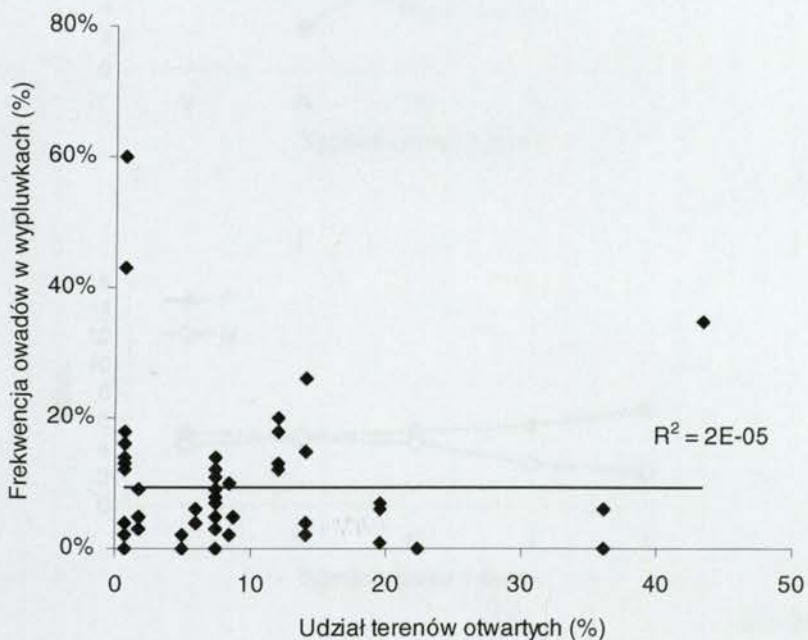
Fig. 66. Frekwencja owadów w wypluwkach w zależności od udziału zwartej zabudowy (a) i terenów otwartych (b) wokół stanowisk lęgowych.

a



n = 53

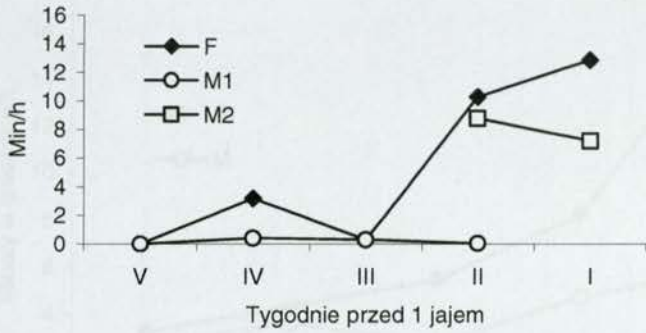
b



n = 53

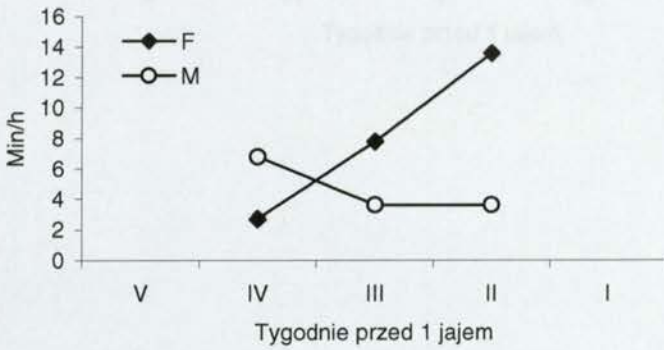
Fig. 67. Średni czas spędzany przez samce i samice w niszy gniazdowej w okresie preinkubacyjnym. a — KC2003, b — KC2002, c — Sejm2000. F — samica, M — samiec, M1 — samiec 1, M2 — samiec 2, n — godziny nagrań.

a



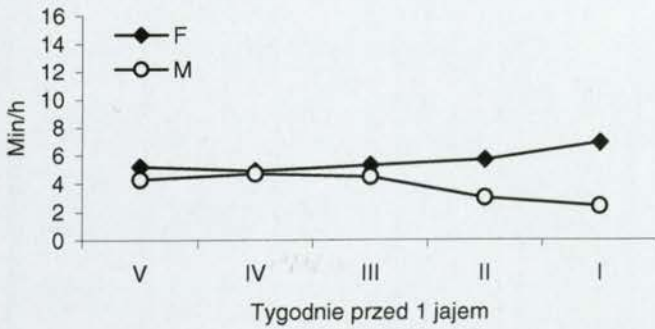
n = 159

b



n = 93

c



n = 283

Fig. 68. Średni czas (minuty/h) spędzony przez samce i samice w niszy gniazdowej w kolejnych tygodniach poprzedzających zniesienie pierwszego jaja (n = 551 godziny nagrań).

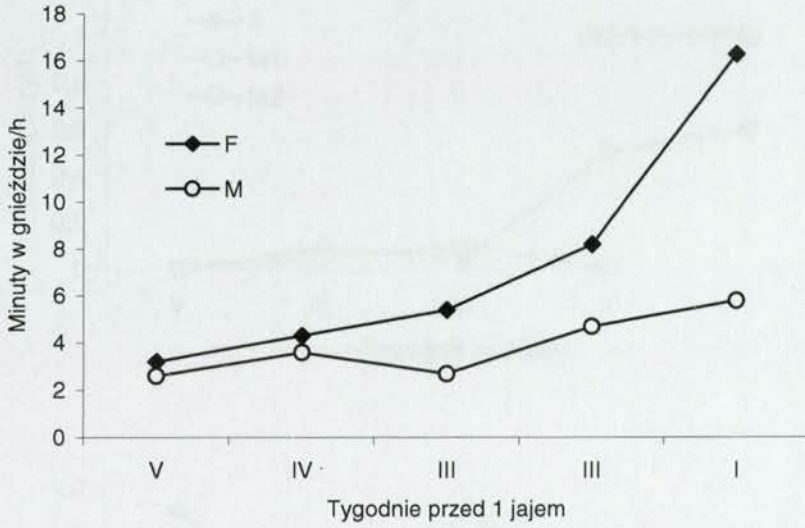
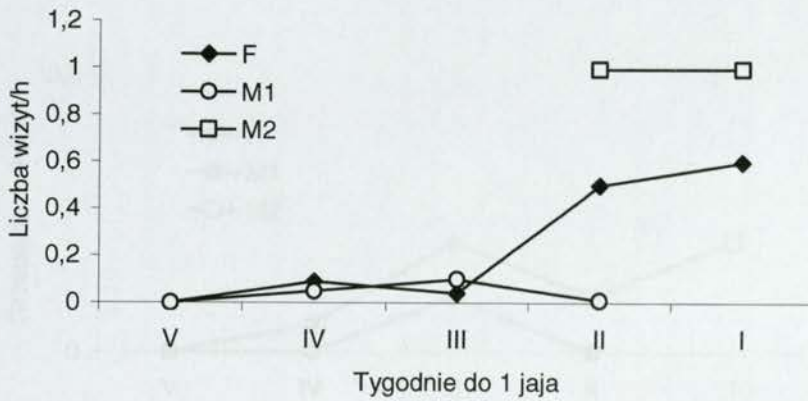


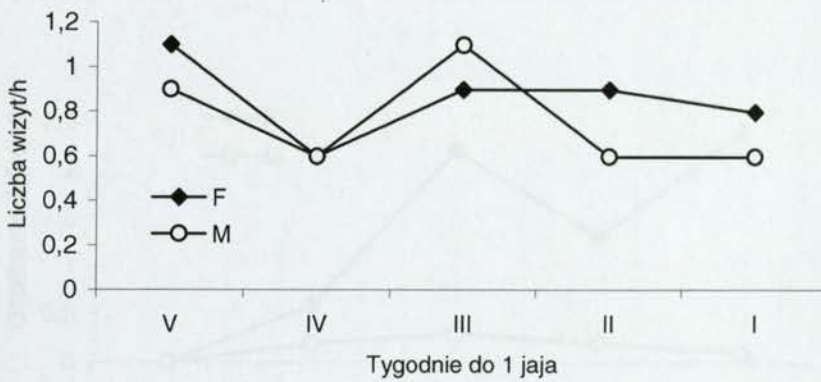
Fig. 69. Średnia liczba wizyt/h w niszy gniazdowej w okresie preinkubacyjnym. a — KC2003, b — Sejm2000, c — KC2002. F — samica, M — samiec, M1 — samiec 1, M2 — samiec 2, n — godziny nagrań.

a



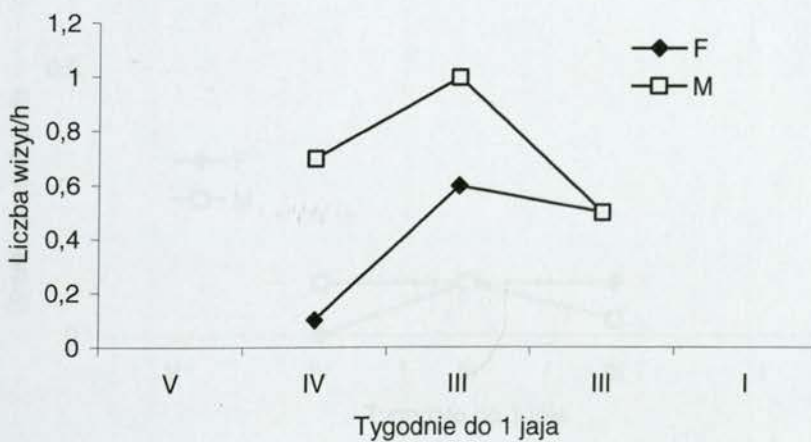
n = 159

b



n = 283

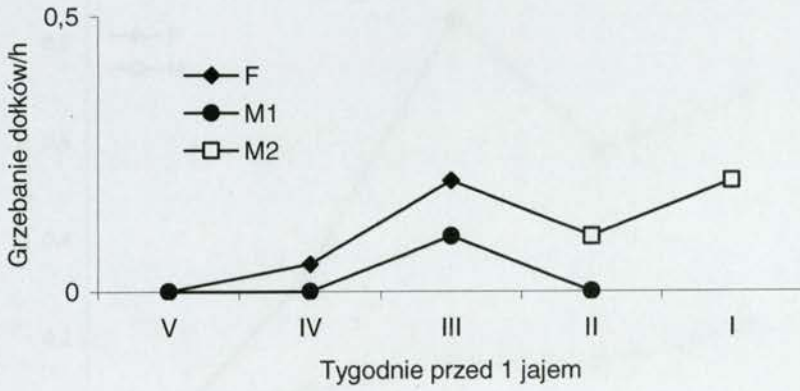
c



n = 93

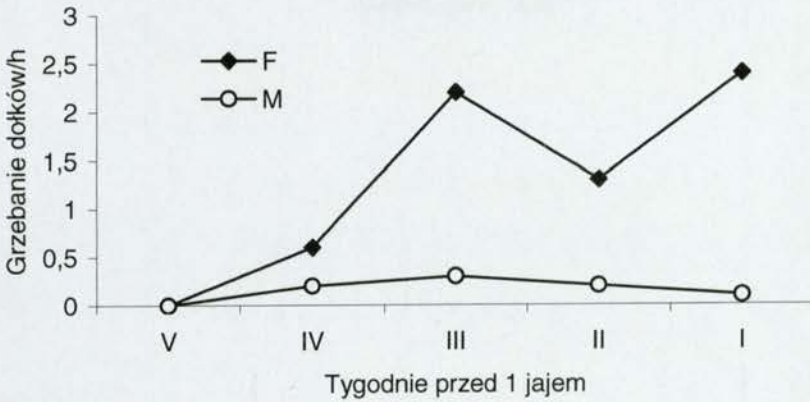
Fig. 70. Częstość grzebania dołka gniazdowego/h przez samce i samice w okresie preinkubacyjnym. a — KC2003, b — Sejm2000, c — KC2002. F — samica, M — samiec, M1 — samiec 1, M2 — samiec 2, n — godziny nagrań.

a



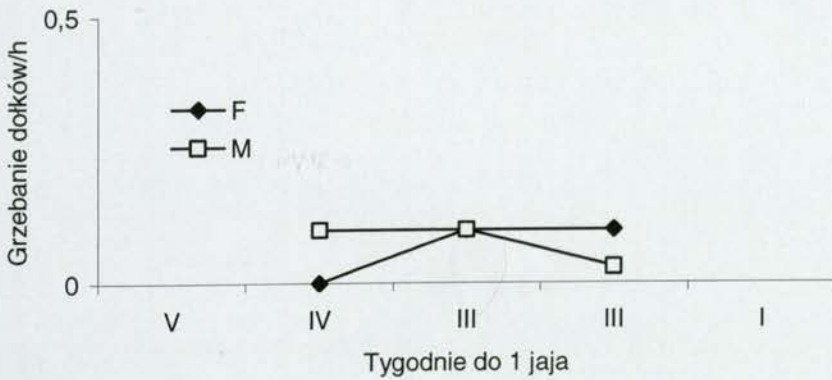
n = 159

b



n = 283

c



n = 93

Fig. 71. Częstość grzebania dołka gniazdowego/h przez samce i samice (dane średnie dla wszystkich gniazd). F — samica, M — samiec (n = 551 godzin nagrań).

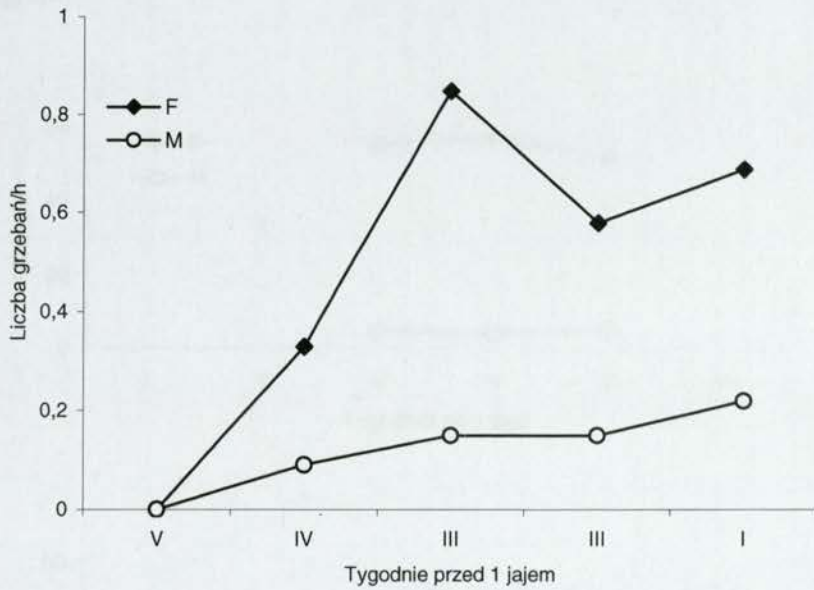
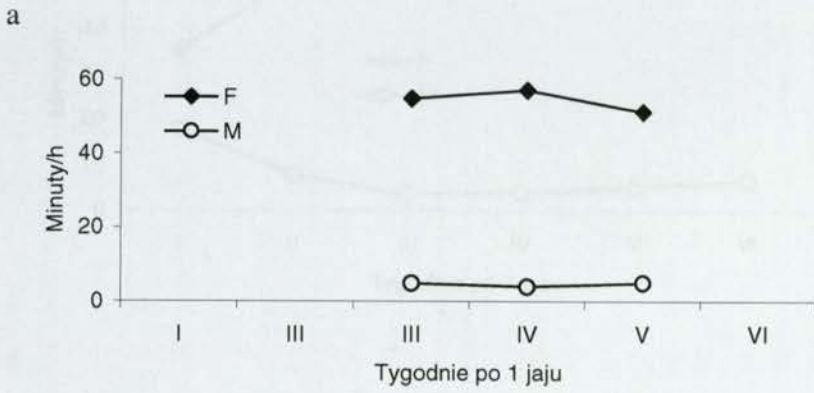
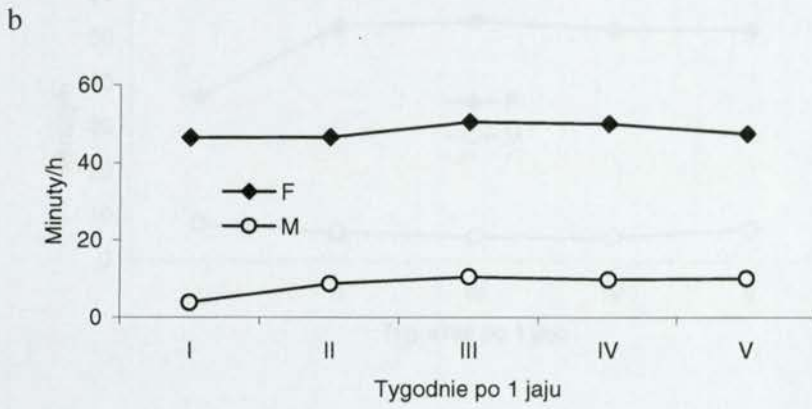


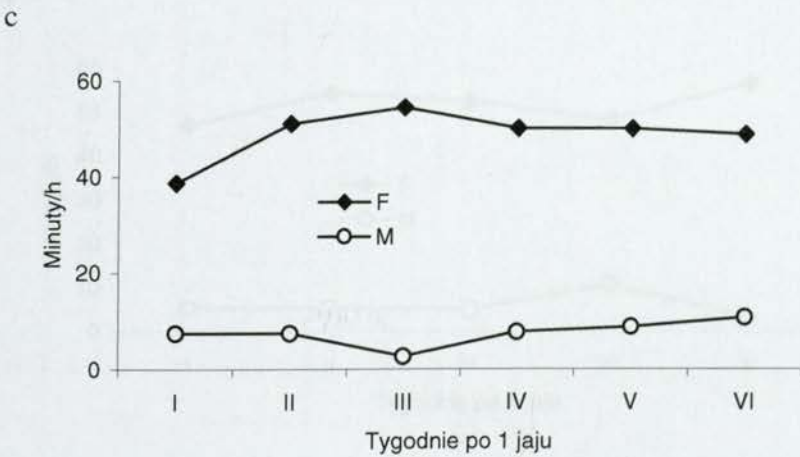
Fig. 72. Czas spędzany w niszy gniazdowej przez samce i samice w okresie inkubacyjnym. a — PAP2001, b — Sejm2000, c — KC2002, d — PAP2002, e — Nencki2002, f — KC2003, g — KC2001. F — samica, M — samiec, n — godziny nagrań.



n = 94

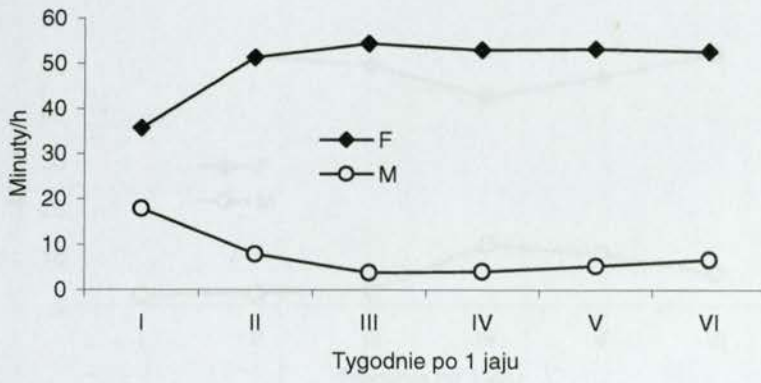


n = 143



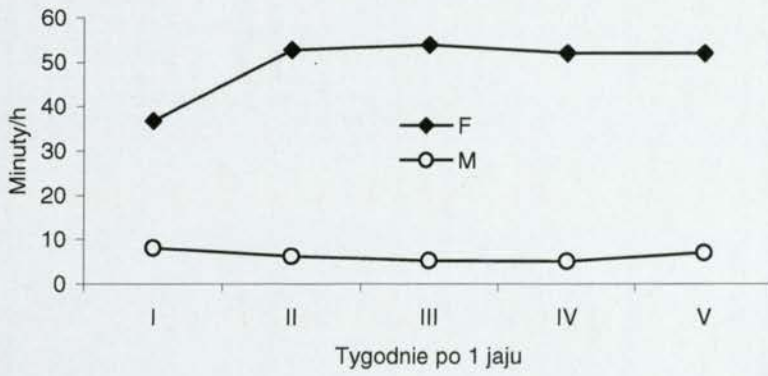
n = 208

d



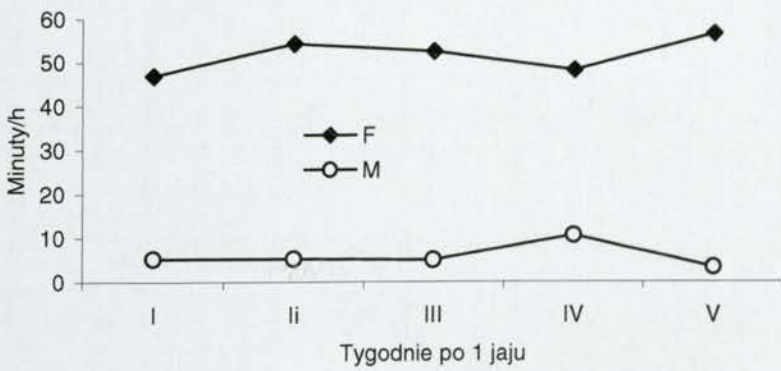
n = 238

e



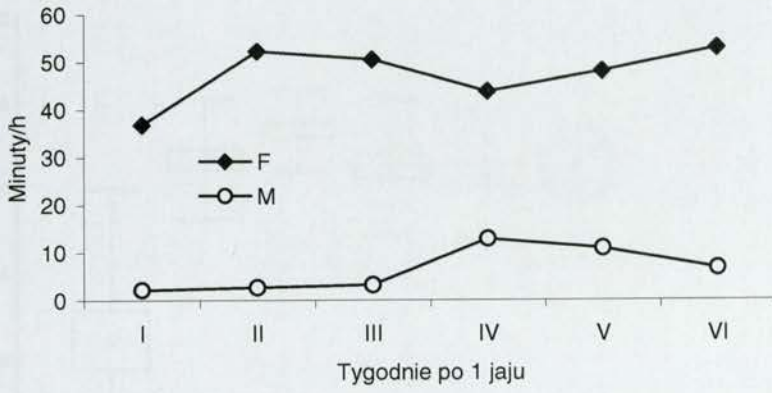
n = 109

f



n = 207





n = 240

Fig. 73. Czas spędzony w niszy gniazdowej przez samice w okresie inkubacyjnym (dane łączne dla wszystkich gniazd, n = 1239 godzin nagrań).

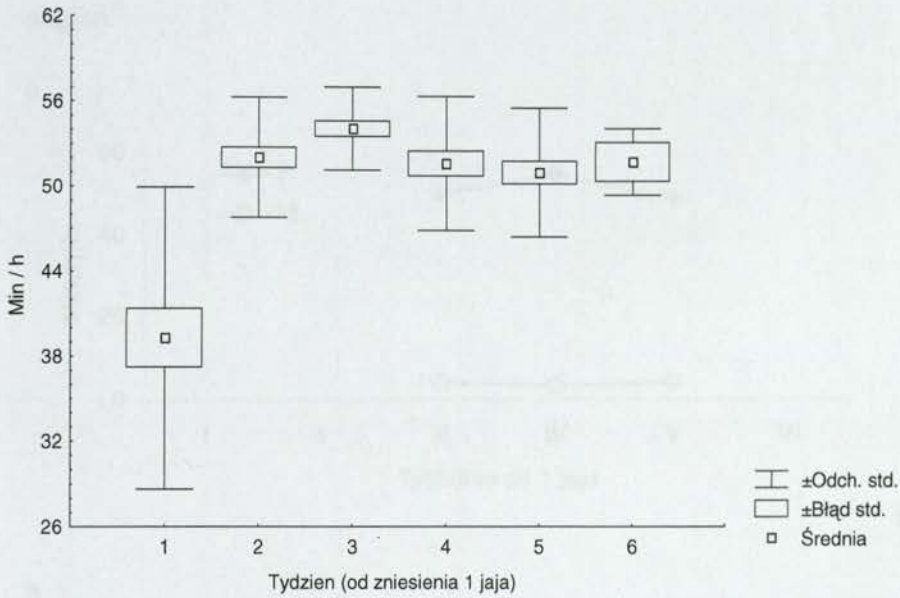
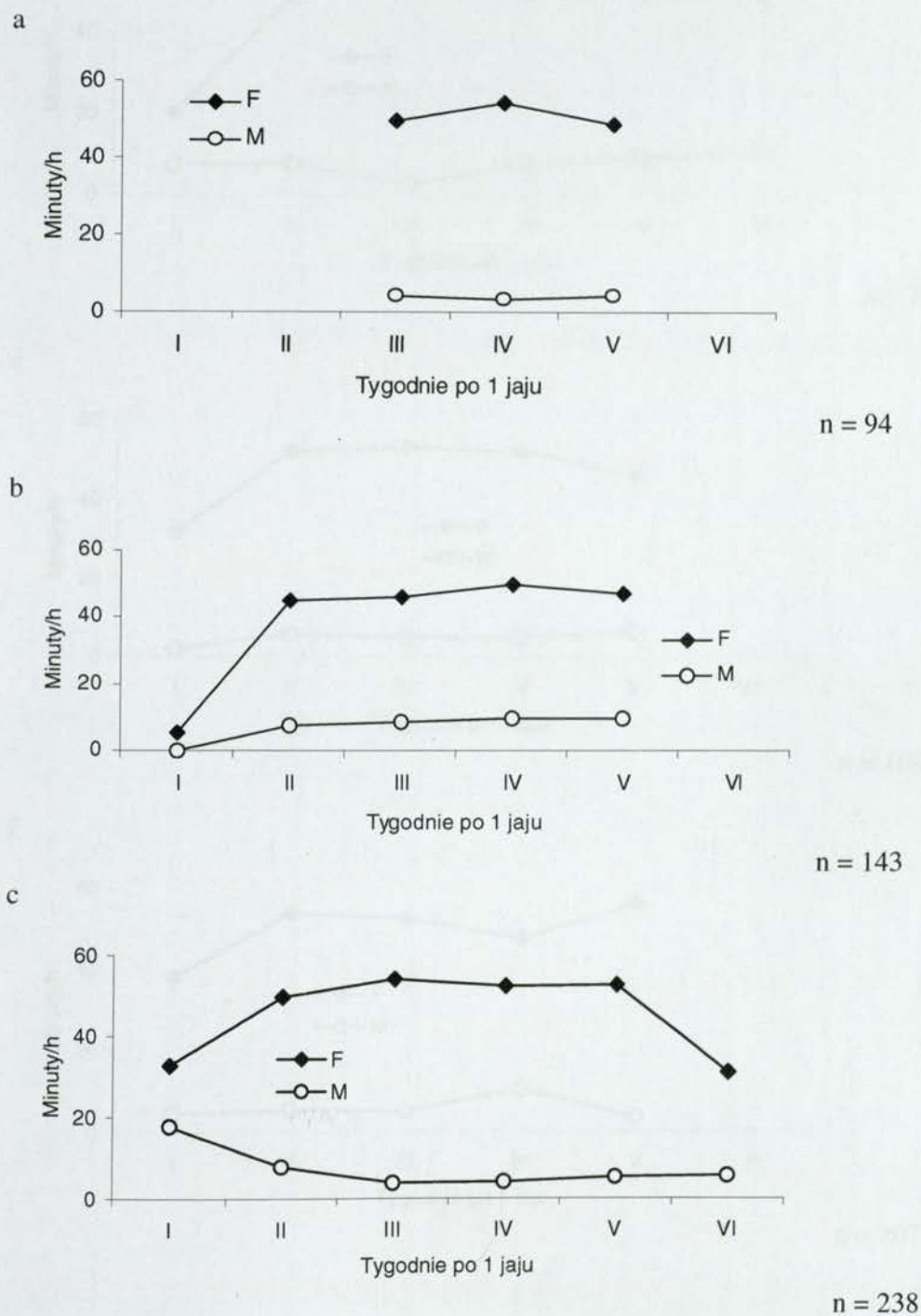
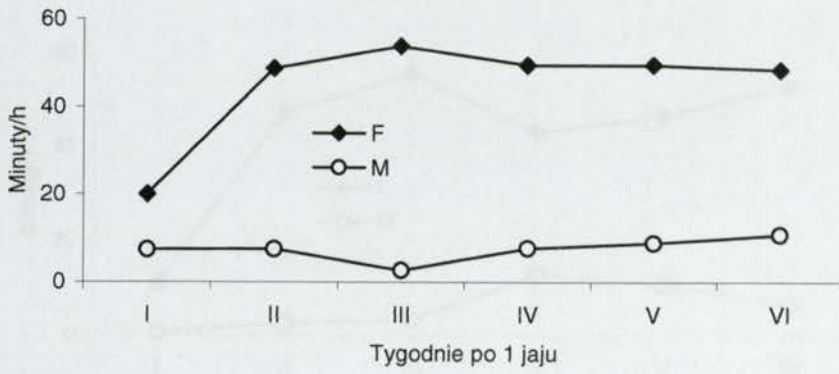


Fig. 74. Czas spędzany na inkubacji jaj przez samce i samice w kolejnych tygodniach od zniesienia pierwszego jaja. a — PAP2001, b — Sejm2000, c — PAP2002, d — KC2002, e — Nencki2002, f — KC2003, g — KC2001. F — samica, M — samiec, n — godziny nagrań.

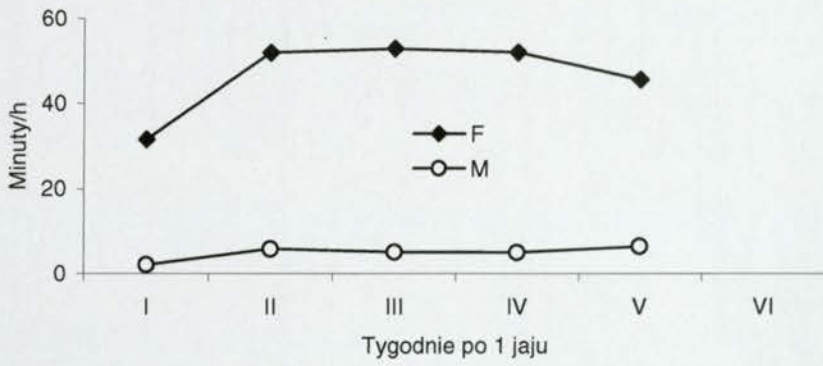


d



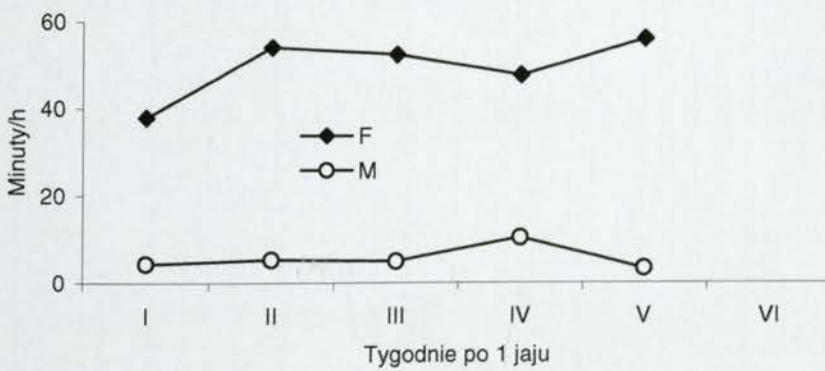
n = 208

e

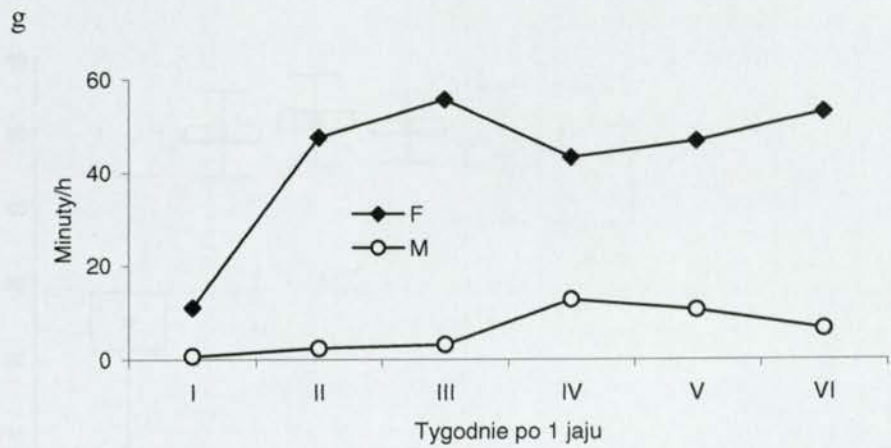


n = 109

f



n = 207



n = 240

Fig. 75. Czas spędzony na inkubacji jaj przez samce i samice w kolejnych tygodniach po zniesieniu pierwszego jaja (dane łączne dla wszystkich gniazd, n = 1239 godzin nagrań). a — samice, b — samce.

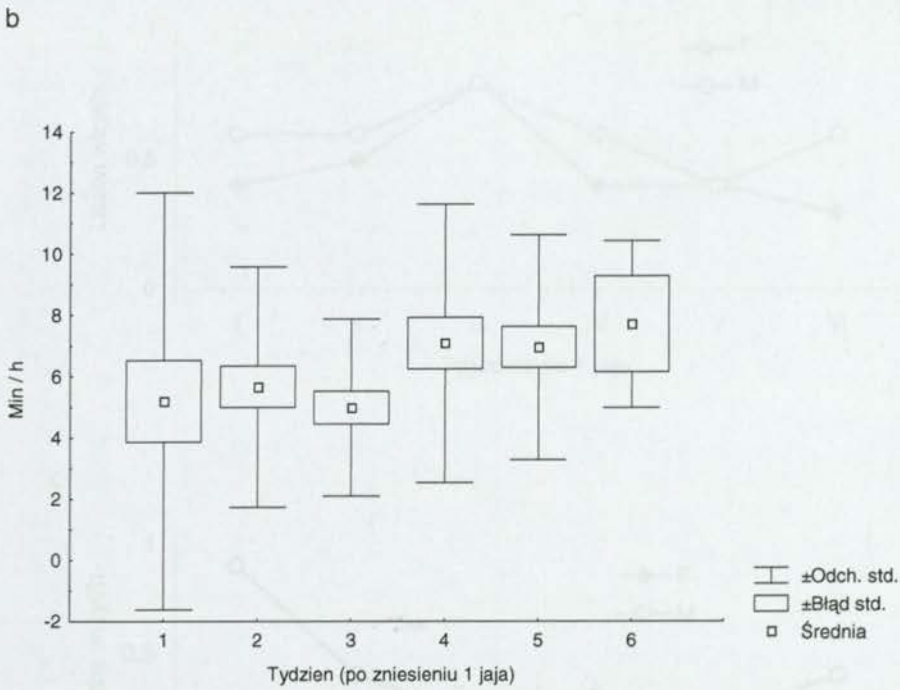
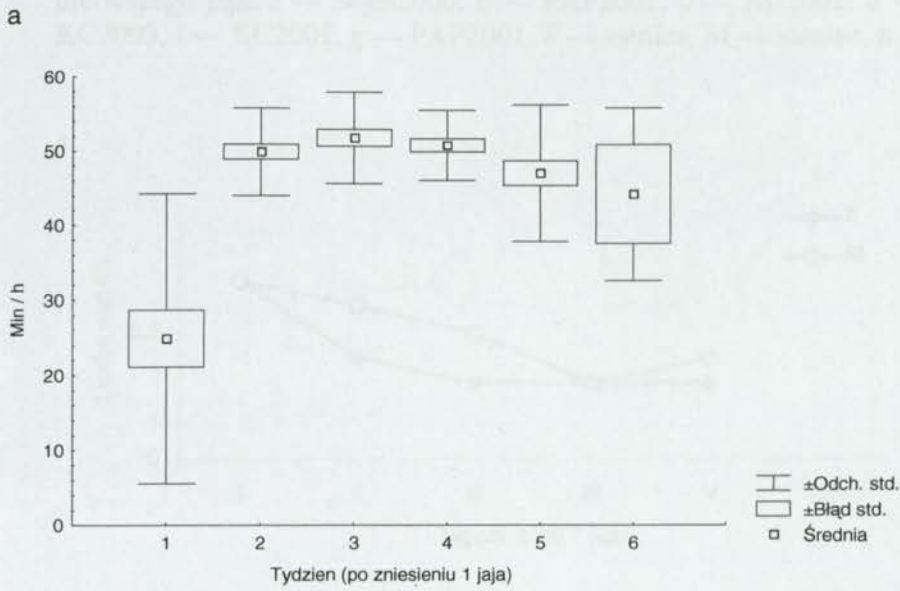
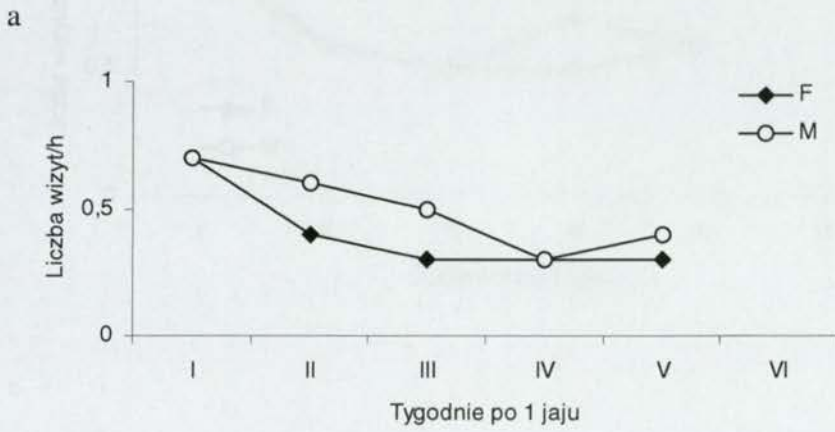
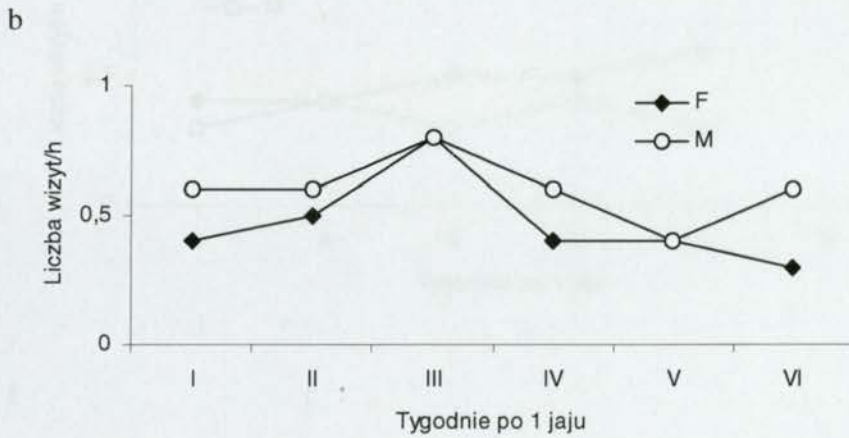


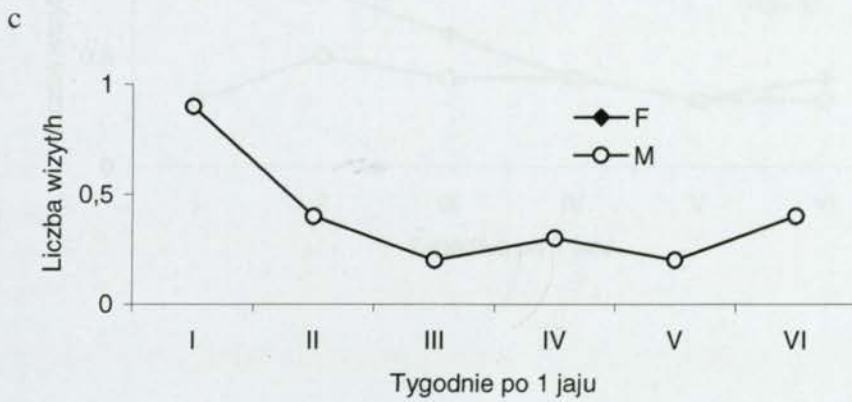
Fig. 76. Liczba wizyt samców i samic w gnieździe w kolejnych tygodniach po zniesieniu pierwszego jaja. a — Sejm2000, b — PAP2002, c — KC2002, d — Nencki2002, e — KC2003, f — KC2001, g — PAP2001. F — samica, M — samiec, n — godziny nagrań.



n = 143

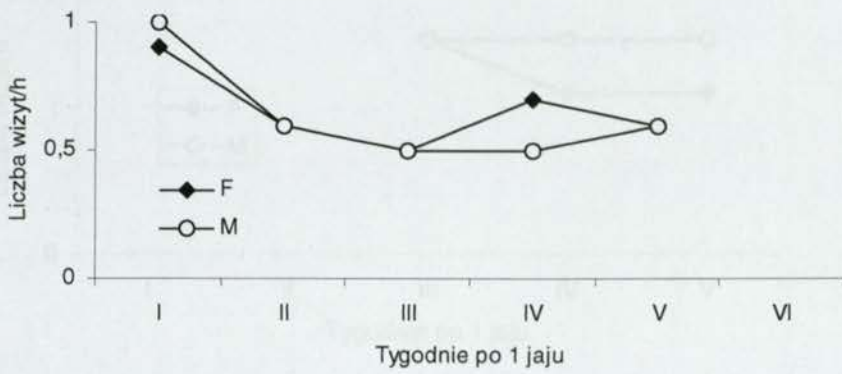


n = 240



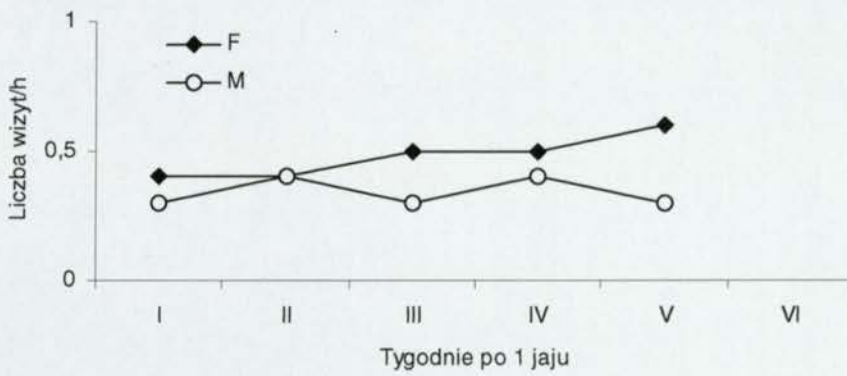
n = 208

d



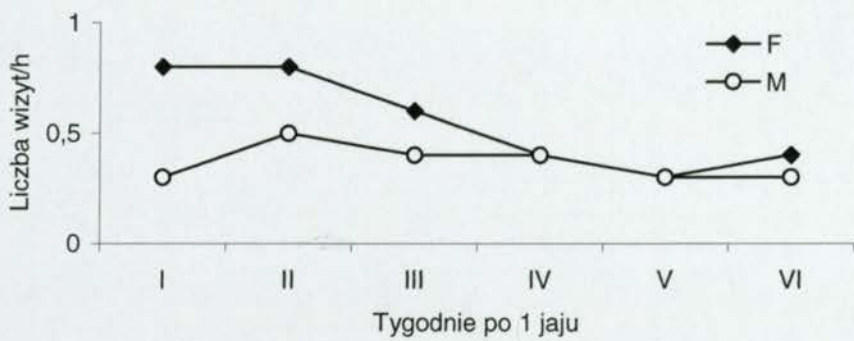
n = 109

e



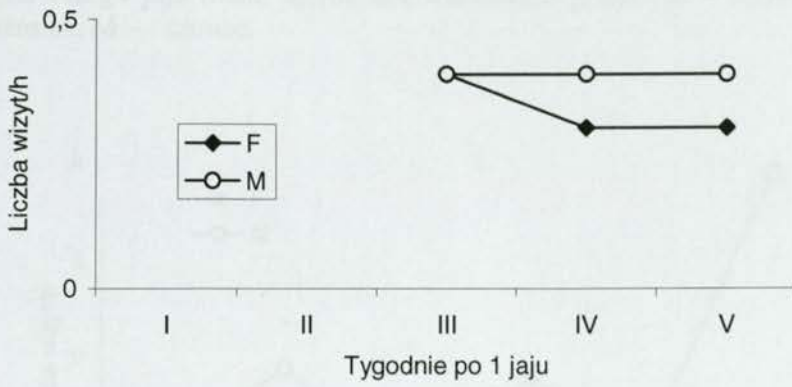
n = 240

f



n = 240





n = 94

Fig. 77. Liczba wizyt samców i samic w gnieździe w kolejnych tygodniach po zniesieniu pierwszego jaja (dane łączne dla wszystkich gniazd, n = 1239 godziny nagrań). F — samica, M — samiec.

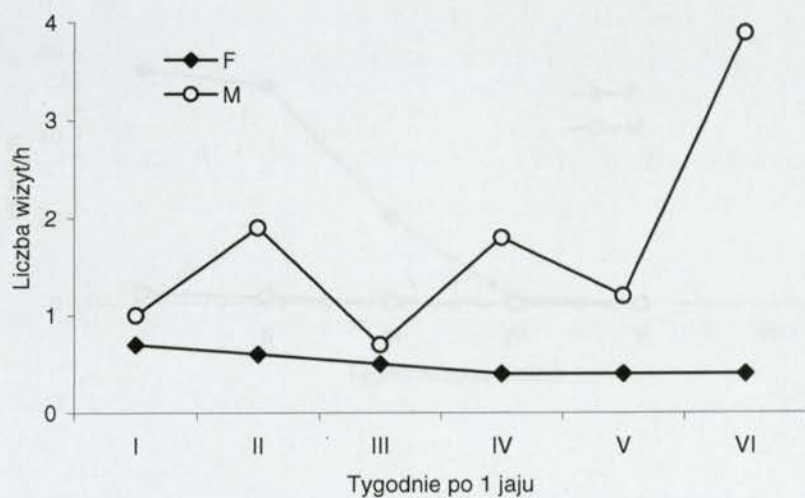
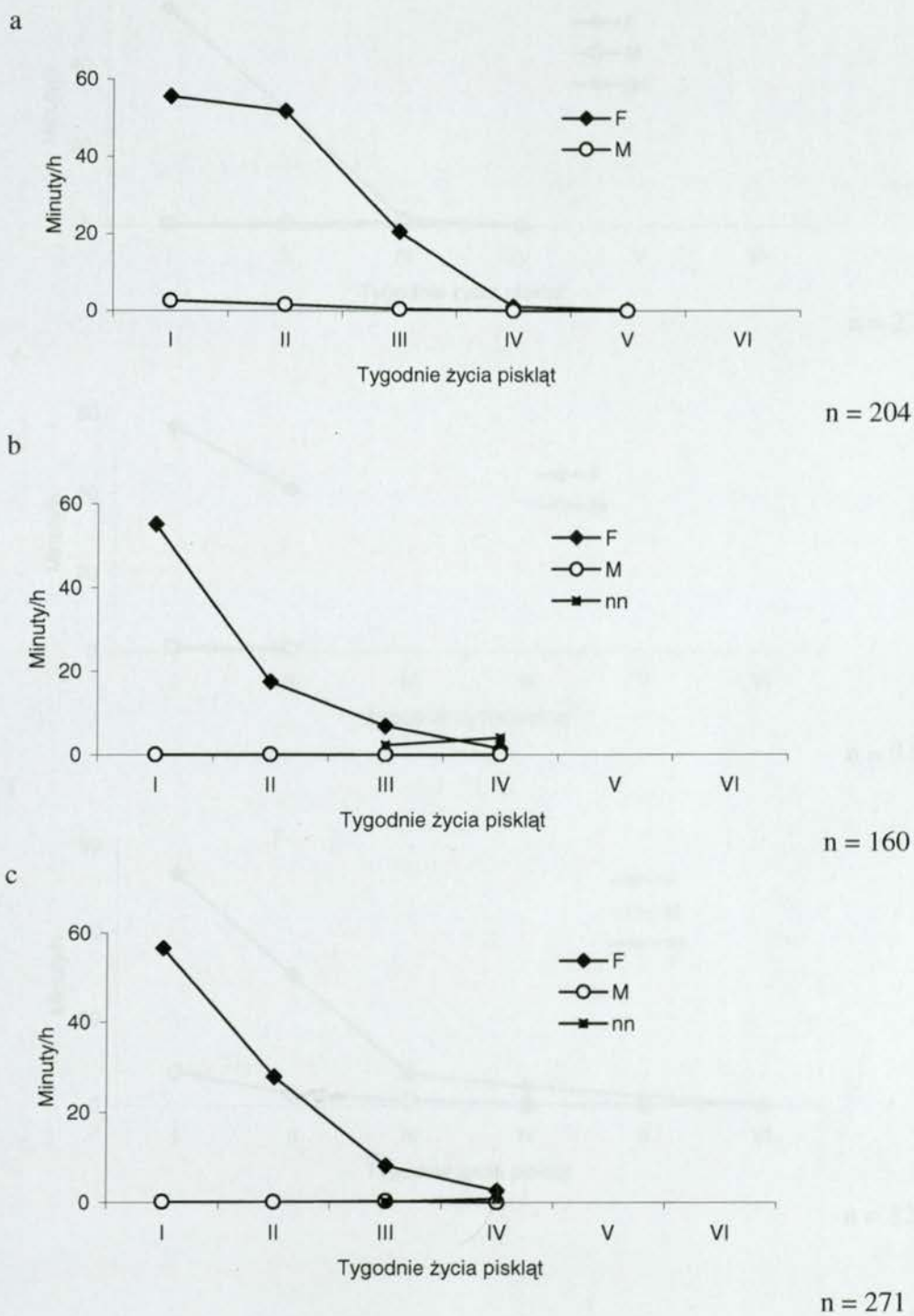
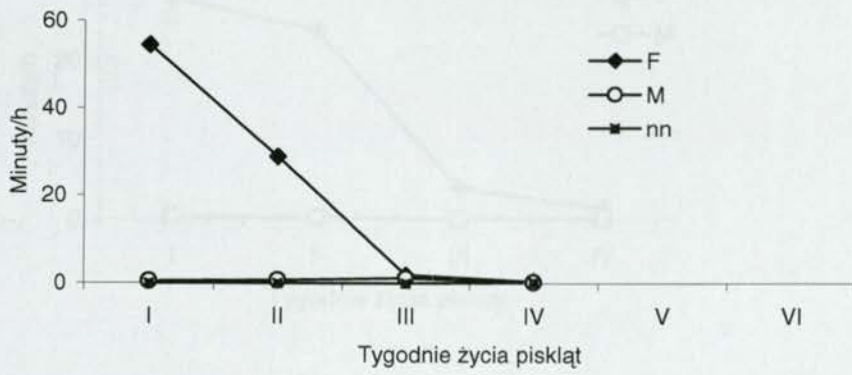


Fig. 78. Czas spędzony w gnieździe przez samice i samce w kolejnych tygodniach życia piskląt. a — Sejm2000, b — KC2002, c — KC2001, d — PAP2001, e — PAP2002, f — Nencki2002, g — KC2003. F — samica, M — samiec, nn — osobniki o nieznaczonej płci, n — godziny nagrań.

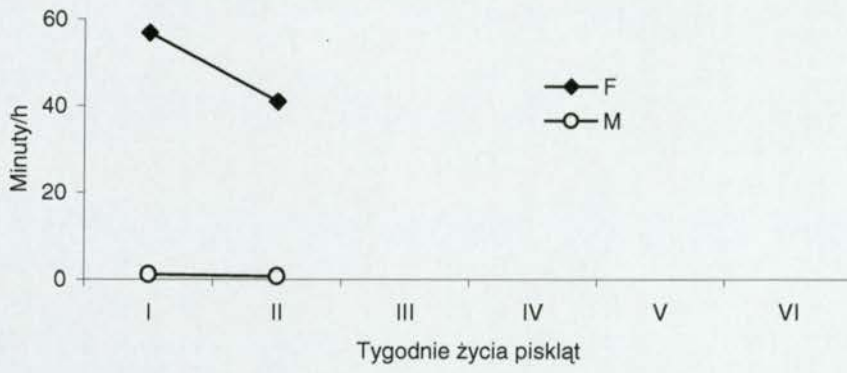


d



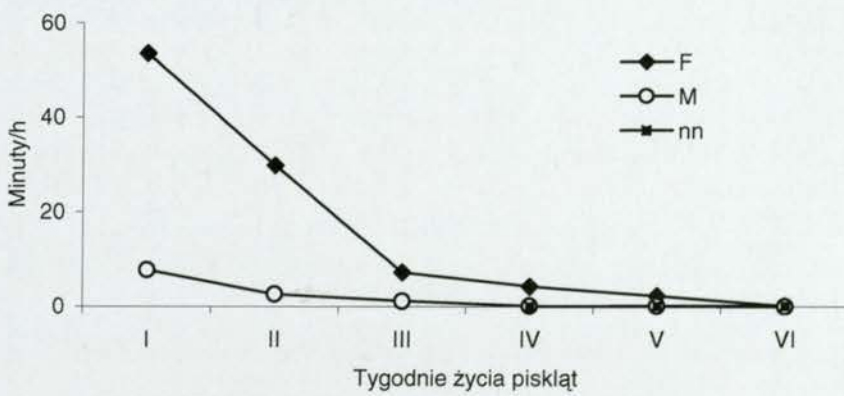
n = 222

e



n = 31

f

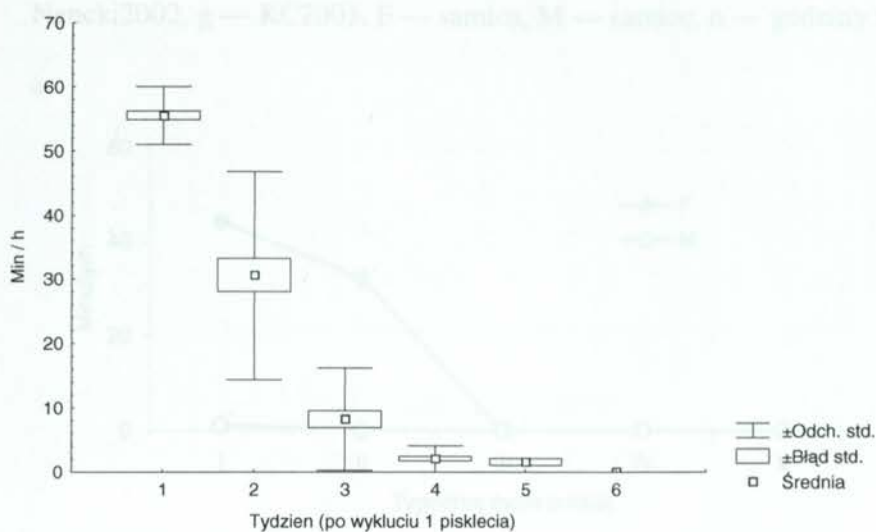


n = 320



Fig. 79. Czas spędzony w gnieździe przez samice i samce w kolejnych tygodniach życia piskląt (n = 1319 godzin nagrań). a — samice, b — samce.

a



b

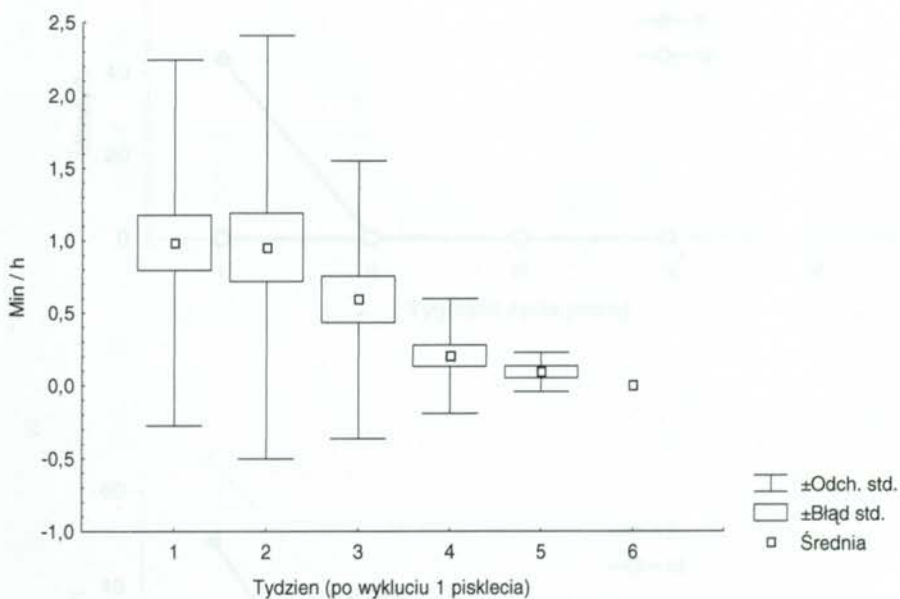
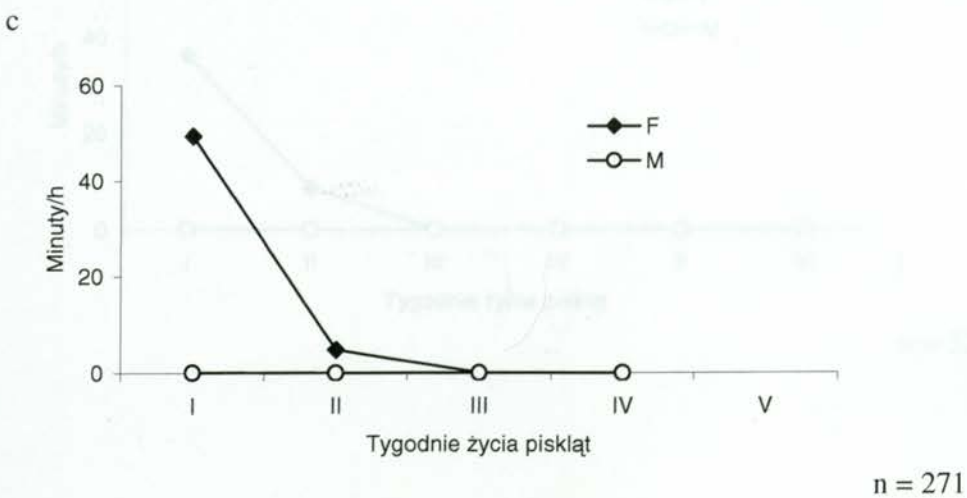
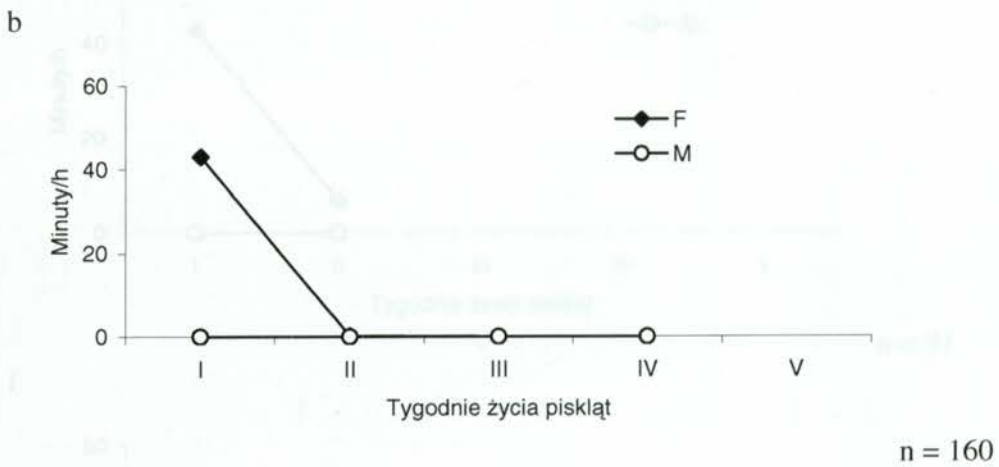
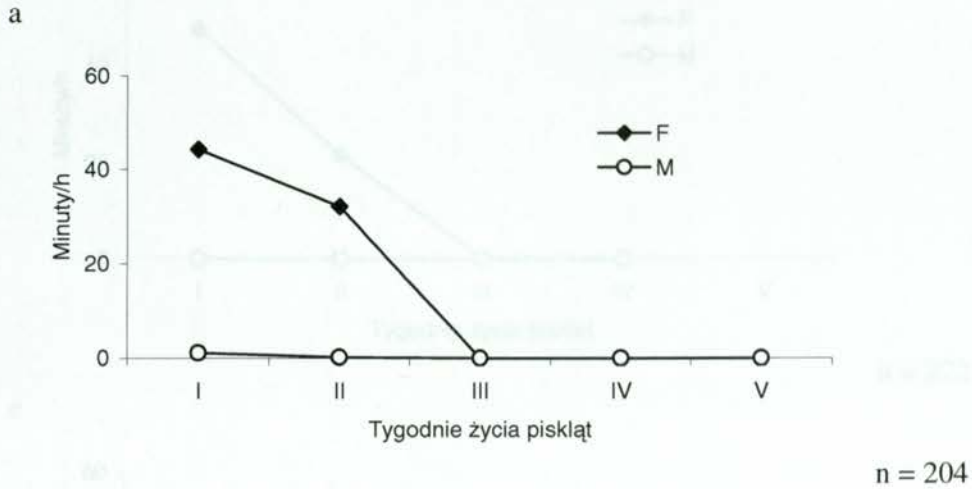
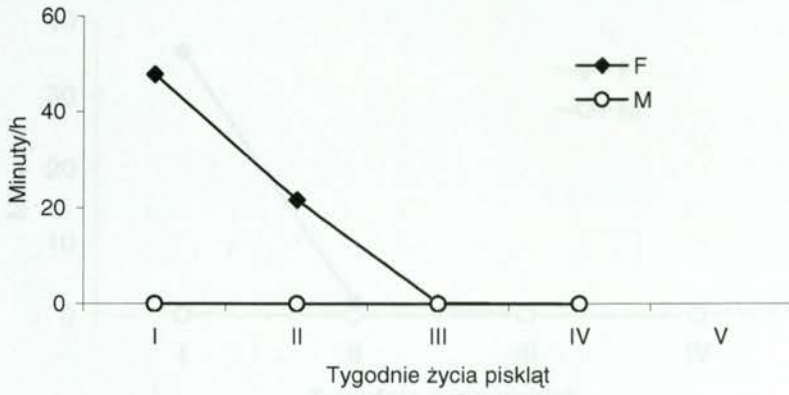


Fig. 80. Ogrzewanie piskląt przez samice i samce w kolejnych tygodniach życia piskląt. a — Sejm2000, b — KC2002, c — KC2001, d — PAP2001, e — PAP2002, f — Nencki2002, g — KC2003. F — samica, M — samiec, n — godziny nagrań.

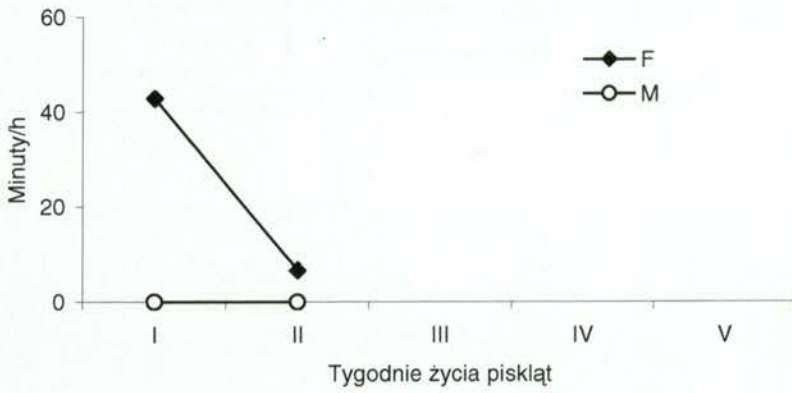


d



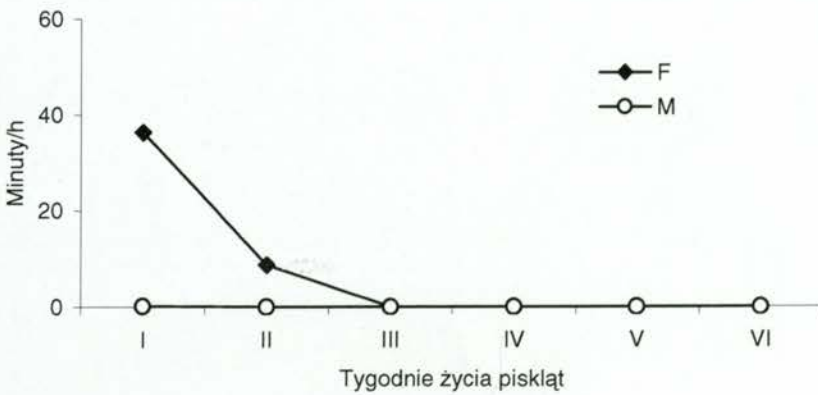
n = 222

e



n = 31

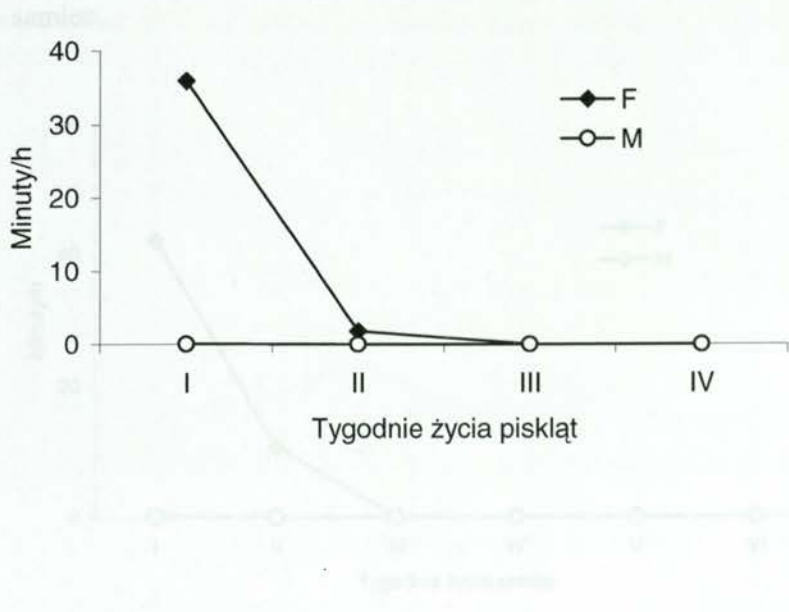
f



n = 320



Fig. 8). Ogrzewanie piskląt przez samce i samice w kolejnych tygodniach życia piskląt (minuty) — średnia dla wszystkich kurcząt (n = 1119 godzin ogrzewania). F — samiec, M — samica.



n = 111

Fig. 81. Ogrzewanie piskląt przez samice i samce w kolejnych tygodniach życia piskląt (min/h) — średnia dla wszystkich stanowisk (n = 1319 godzin nagrań). F — samica, M — samiec.

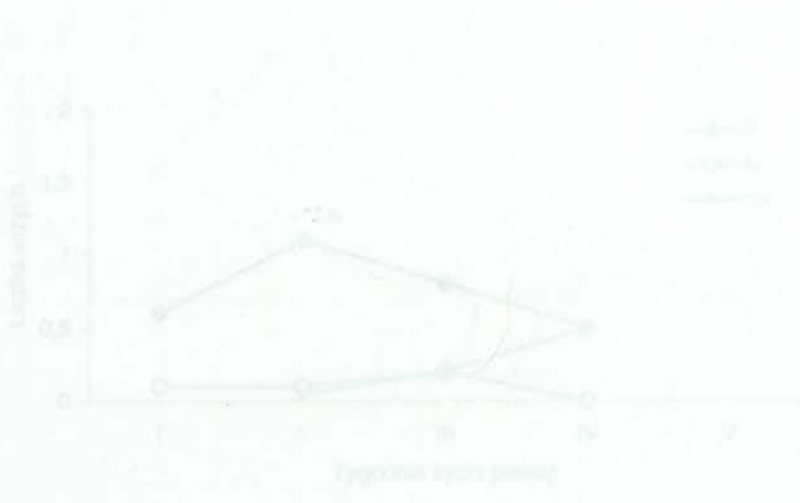
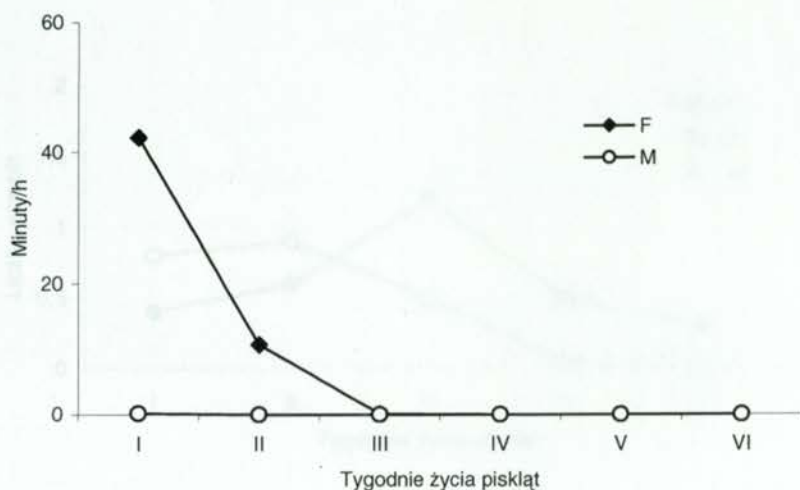
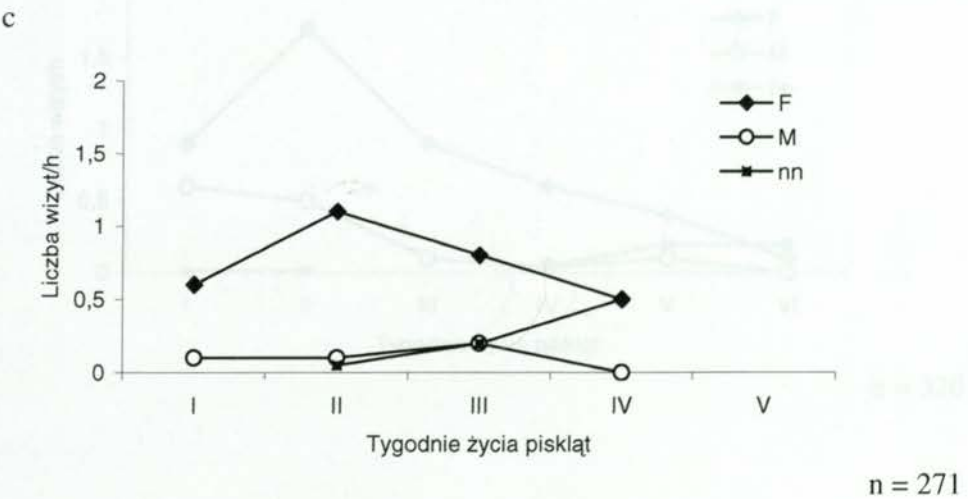
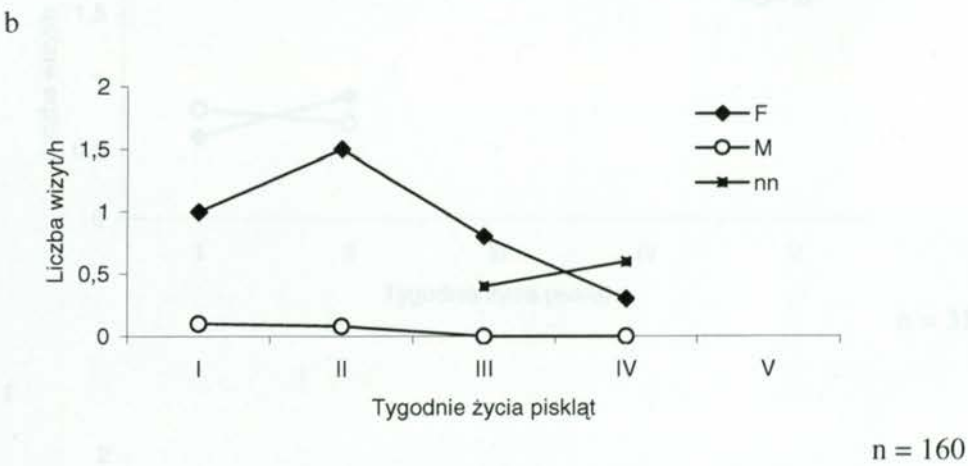
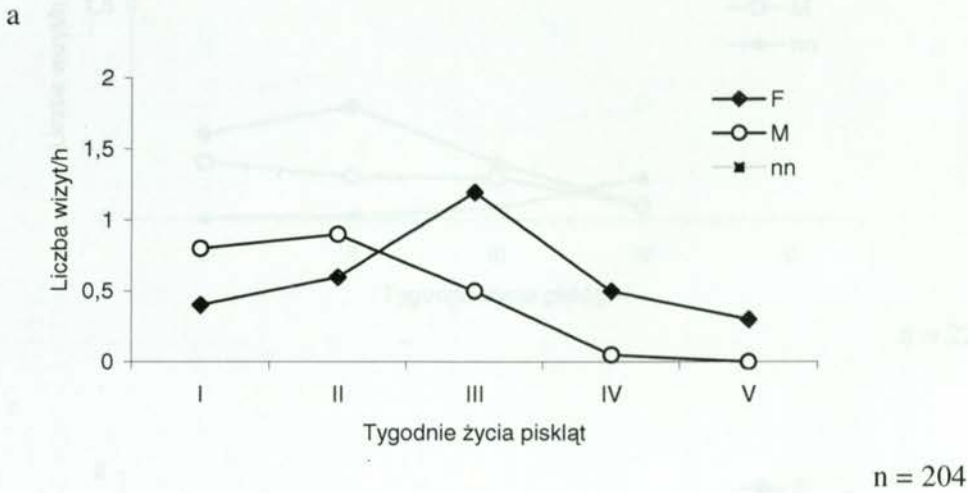
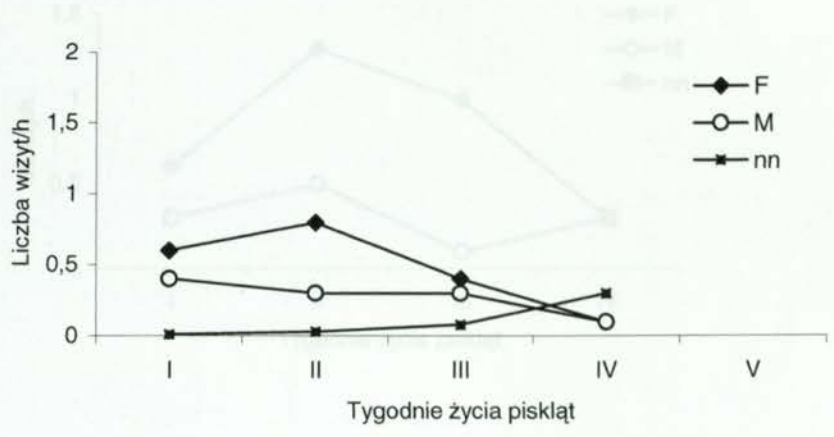


Fig. 82. Liczba wizyt samic i samców w gnieździe w kolejnych tygodniach życia piskląt. a — Sejm2000, b — KC2002, c — KC2001, d — PAP2001, e — PAP2002, f — Nencki2002, g — KC2003. F — samica, M — samiec, nn — osobniki nieznaczone, n — dni nagrań.

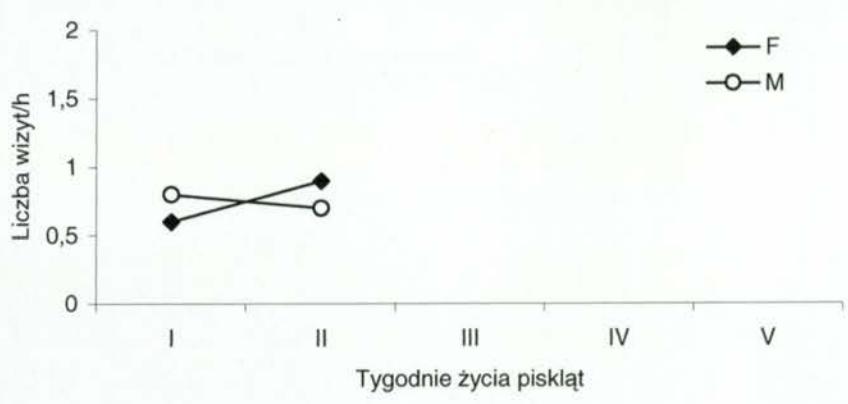


d



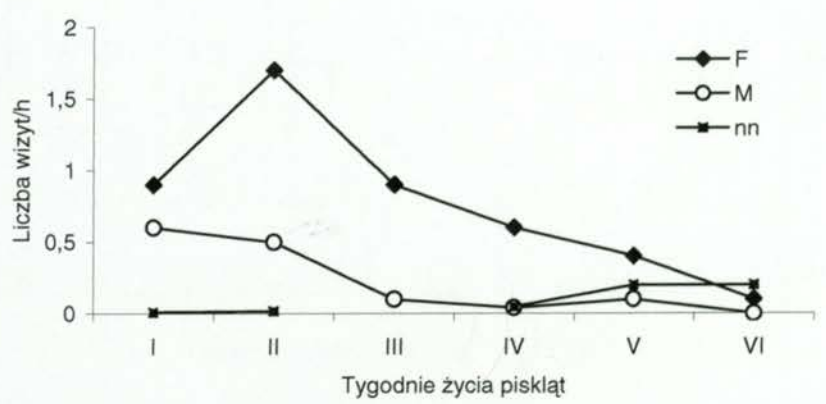
n = 222

e



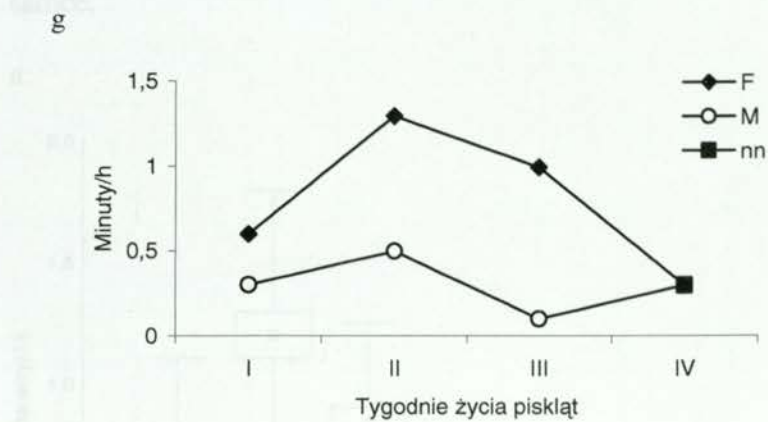
n = 31

f



n = 320

Fig. 13. Liczba wizyt samców i samic w gniazdko w poszczególnych tygodniach życia piskląt (dane średnie dla wszystkich gniazd, n = 13; 9 godzin obserwacji) — samce, ○ — samice



n = 111

Fig. 83. Liczba wizyt samców i samic w gnieździe w poszczególnych tygodniach życia piskląt (dane średnie dla wszystkich gniazd, n = 1319godzin nagrań). a — samice, b — samce.

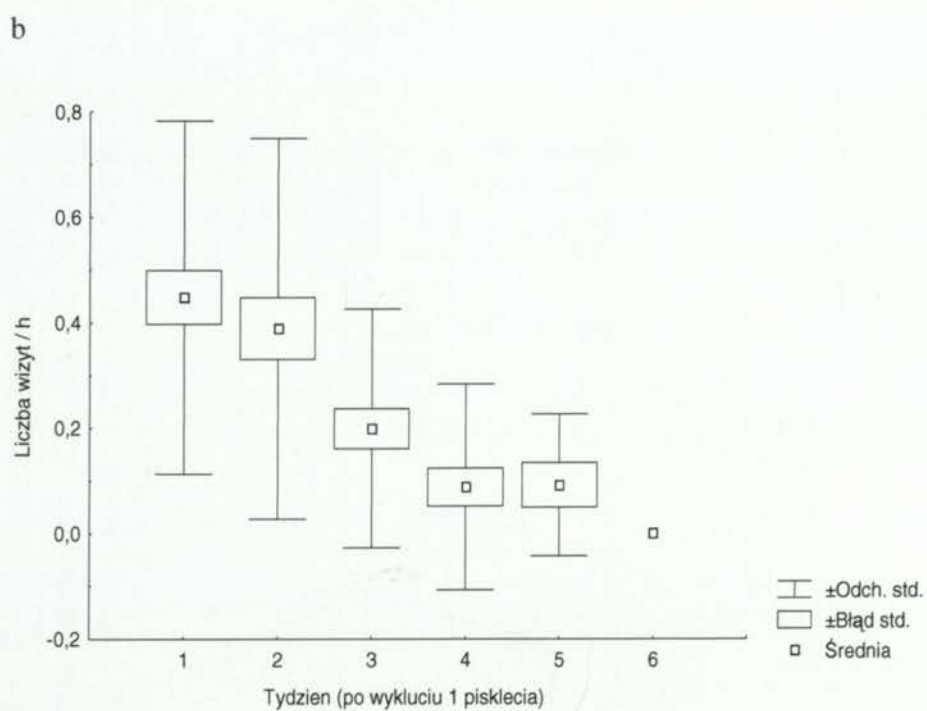
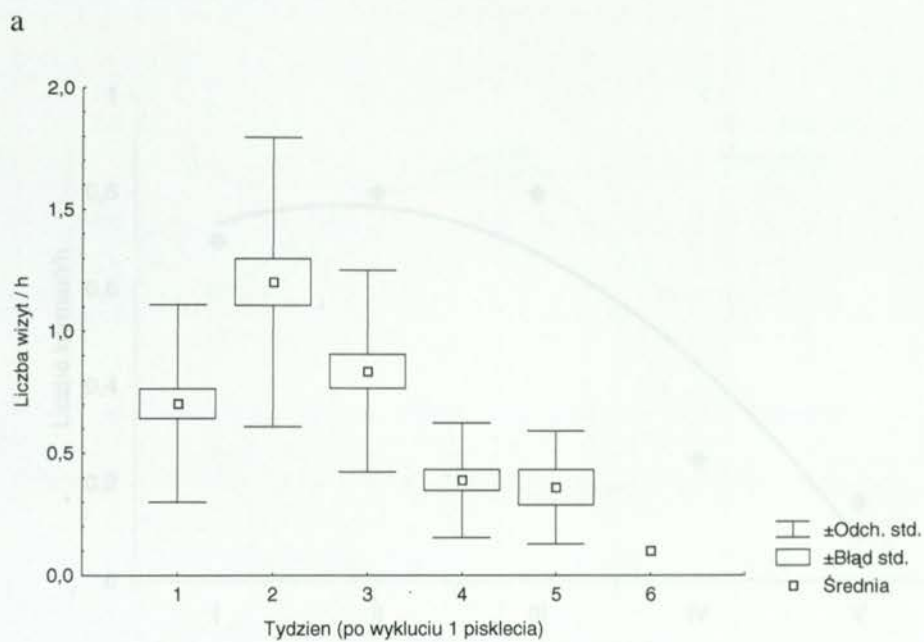


Fig. 84. Średnia liczba karmień piskląt/h. Dane łączne dla wszystkich stanowisk i lat (n = 1319 godzin nagrań).

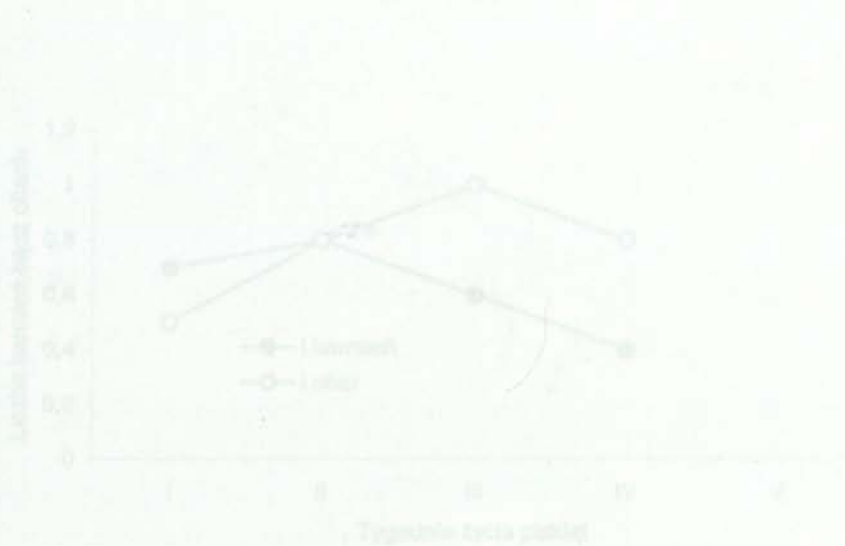
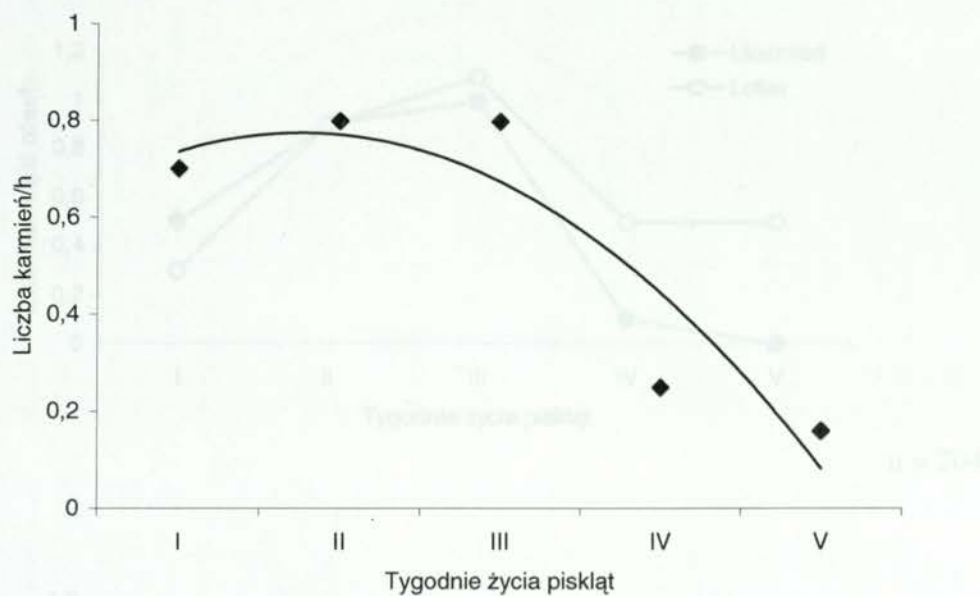
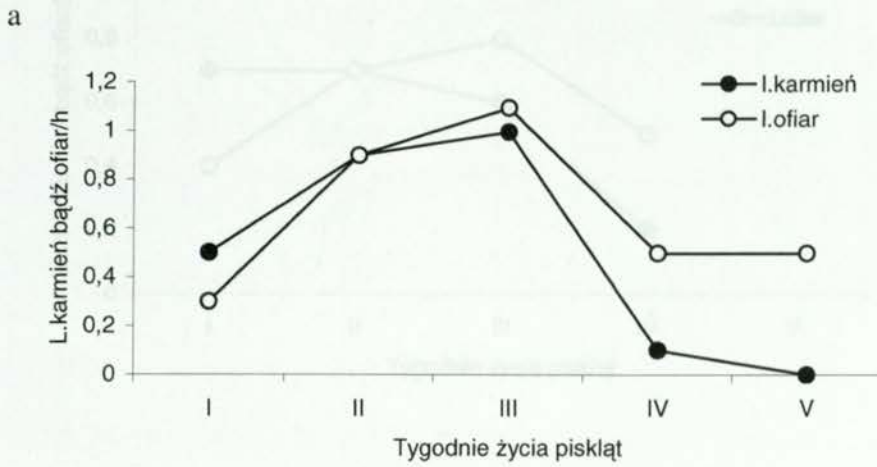
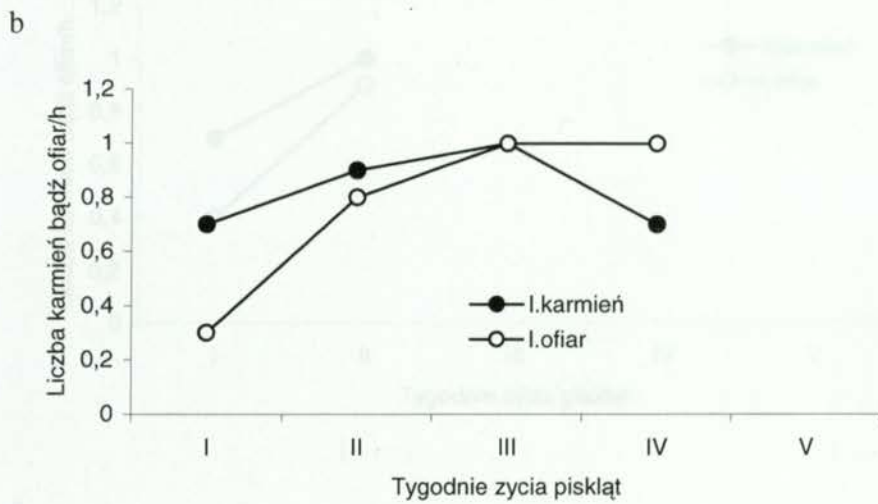


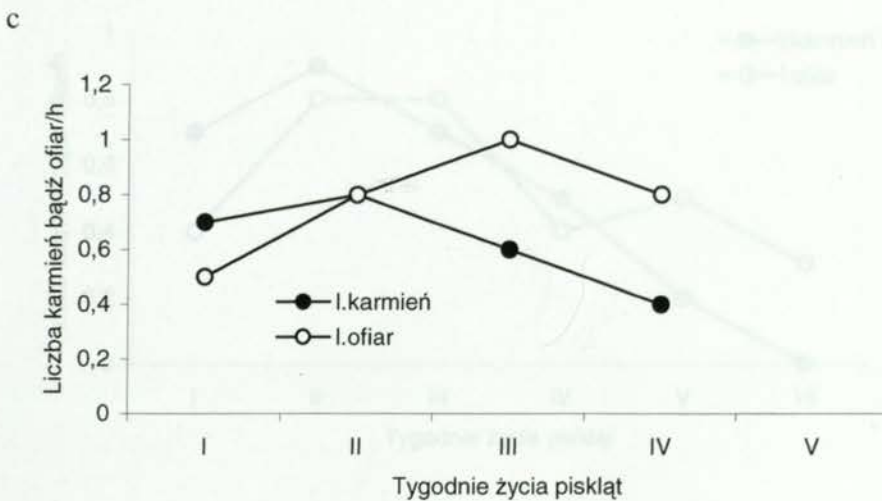
Fig. 85. Liczba karmień/h i liczba przynoszonych ofiar/h w kolejnych tygodniach życia piskląt. a — Sejm2000, b — KC2002 (eksperyment pokarmowy), c — KC2001, d — PAP2001, e — PAP2002 (eksperyment pokarmowy), f — Nencki20002, g — KC2003, n — godziny nagrań.



n = 204

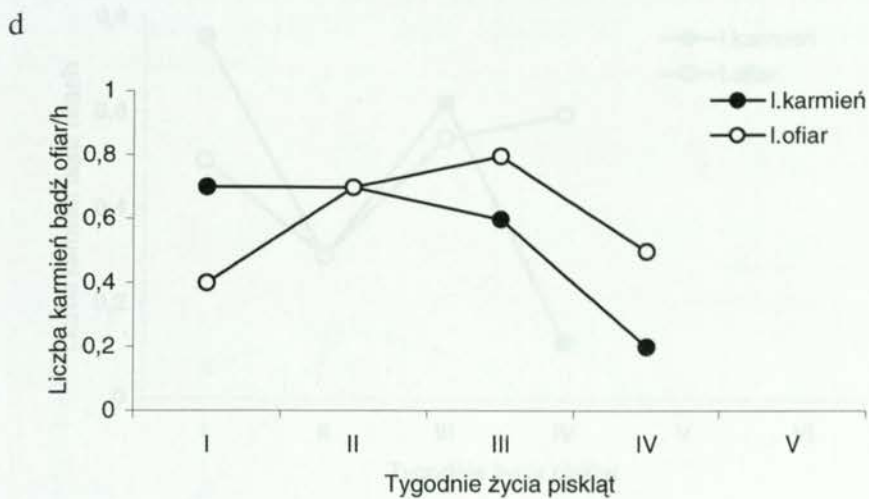


n = 160

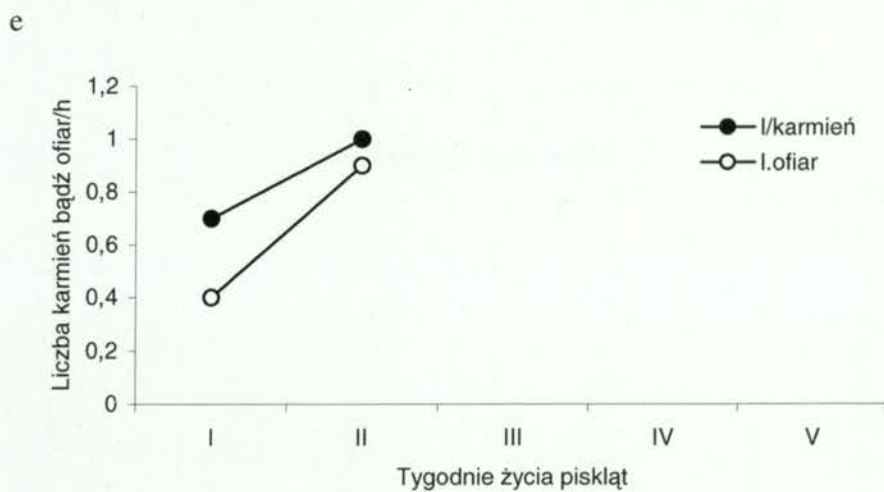


n = 271

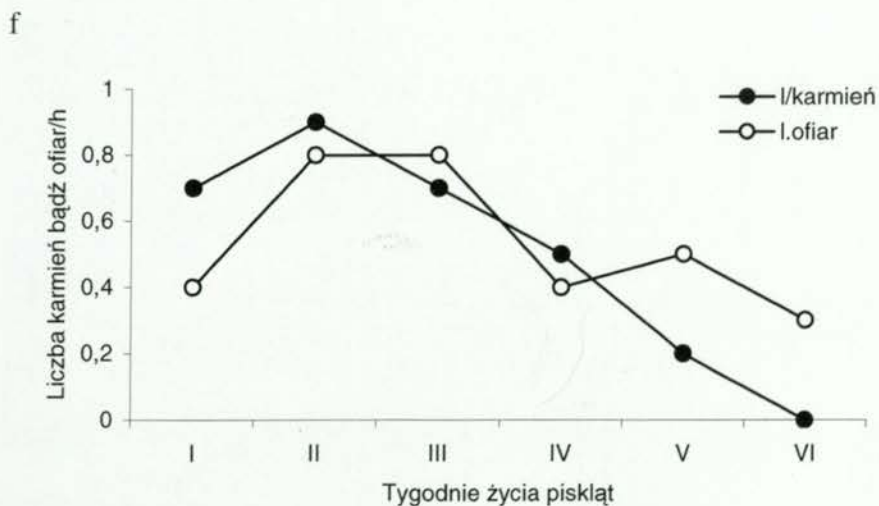




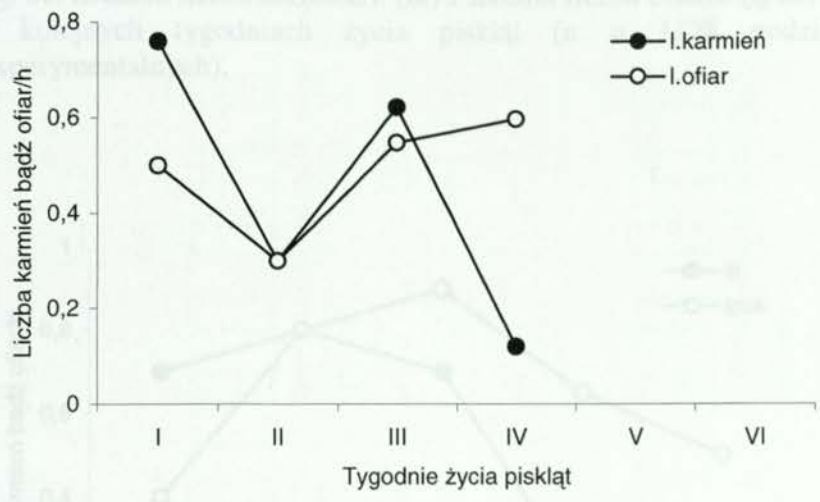
n = 222



n = 31



n = 320



n = 111

Fig. 86. Średnia liczba karmień/h (lk) i średnia liczba ofiar/h (lpok) przynoszonych pisklątom w kolejnych tygodniach życia piskląt (n = 1128 godzin nagrań, bez gniazd eksperymentalnych).

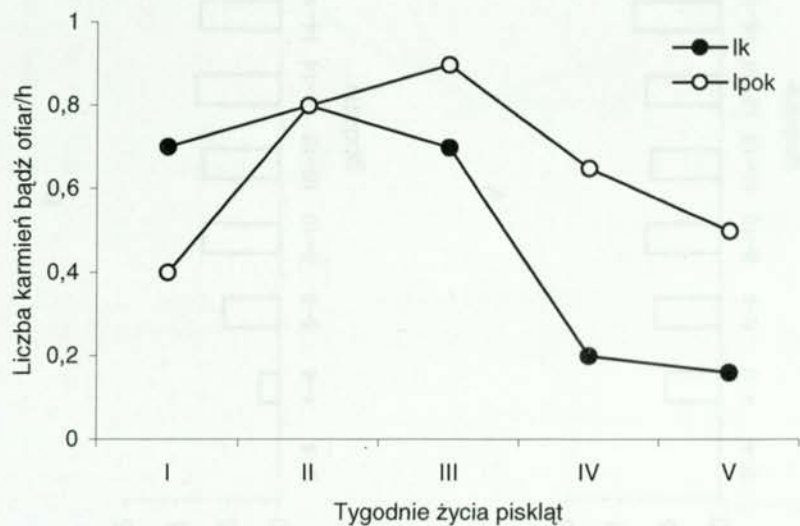


Fig. 87. Rozkład liczby karmień bądź transferów pokarmu dla piskląt/h w poszczególnych tygodniach życia piskląt (I–VI). Wielkości średnie z 5 stanowisk (n = 1740 h).

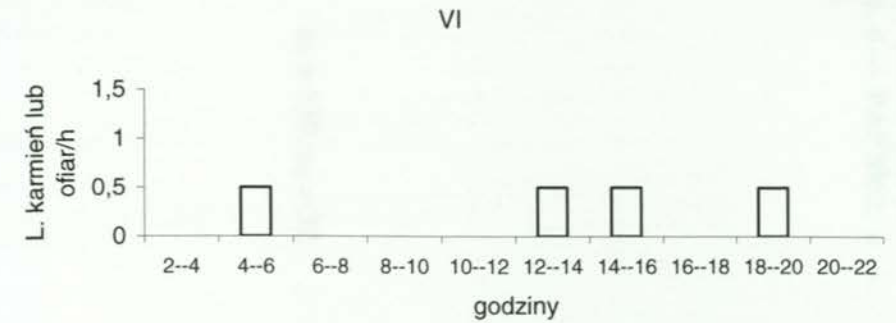
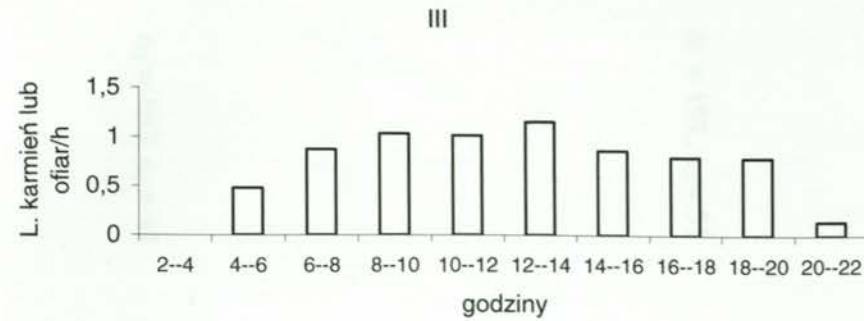
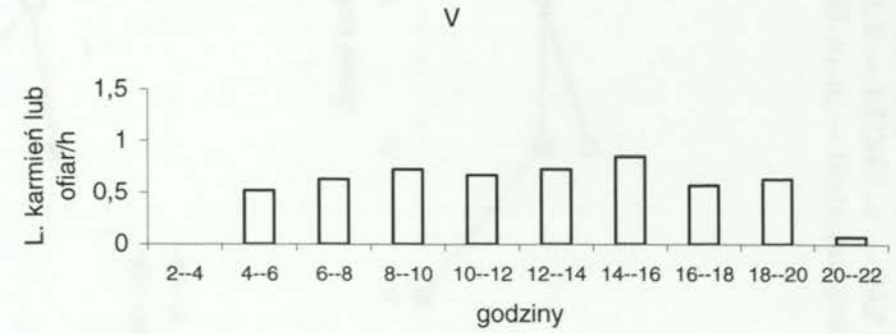
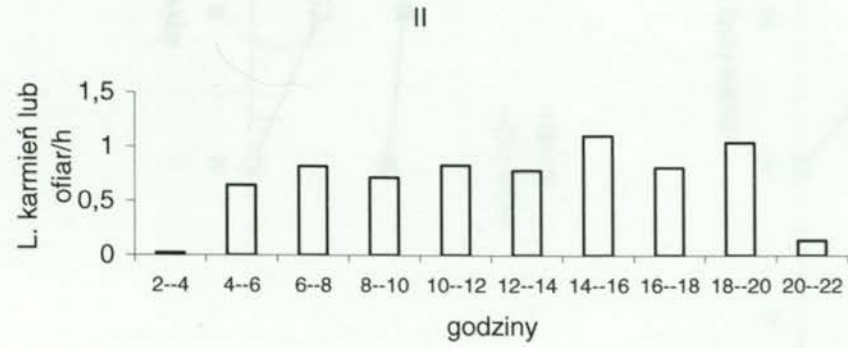
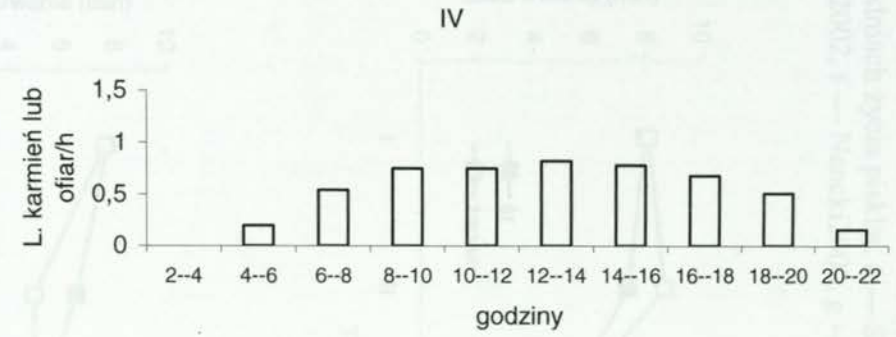
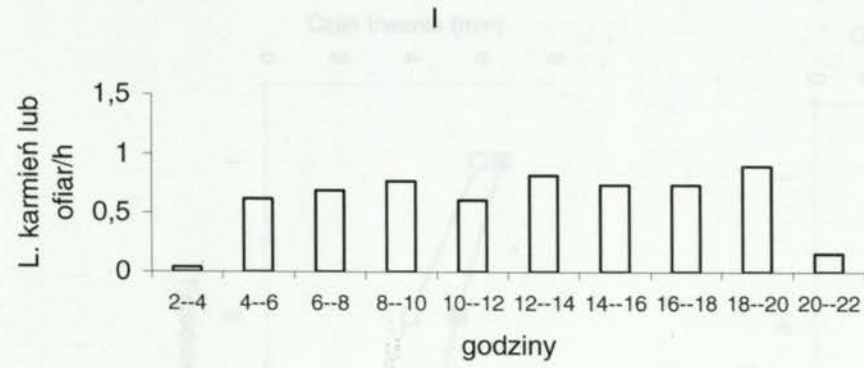
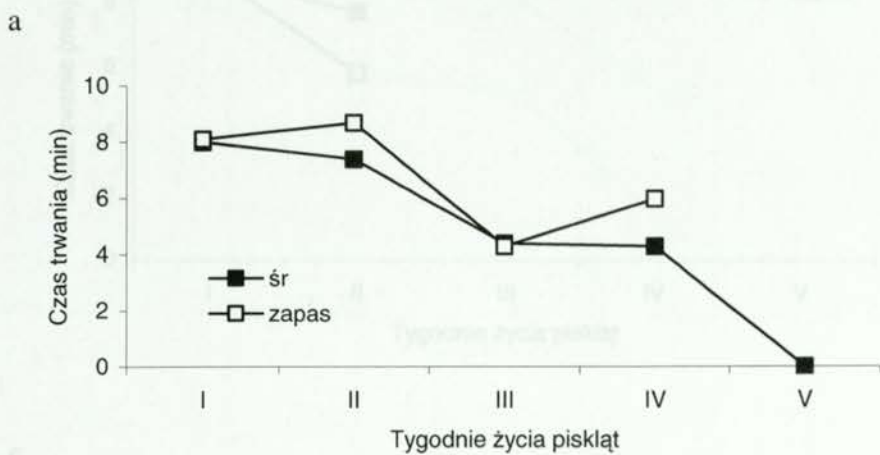
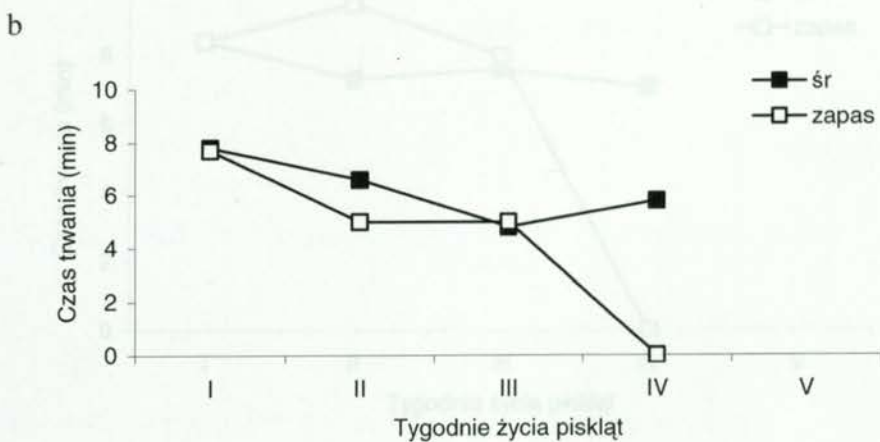


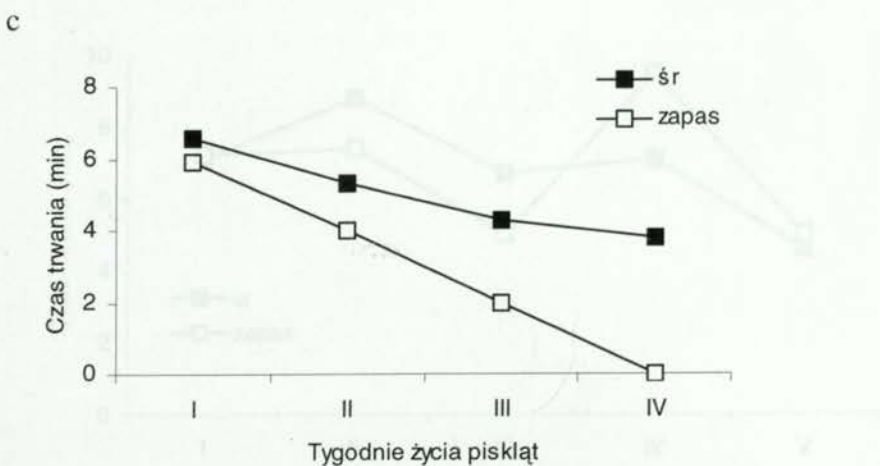
Fig. 88. Czas trwania karmień (min)— średnio (śr) i z zapasów (zapas) w poszczególnych tygodniach życia piskląt. a — Sejm2000, b — KC2001, c — PAP 2001, d — PAP2002, e — KC 2002, f — Nencki2002, g — KC2003,  $n_1$ ,  $n_2$  — liczba przypadków.



$n_1 = 139, n_2 = 32$

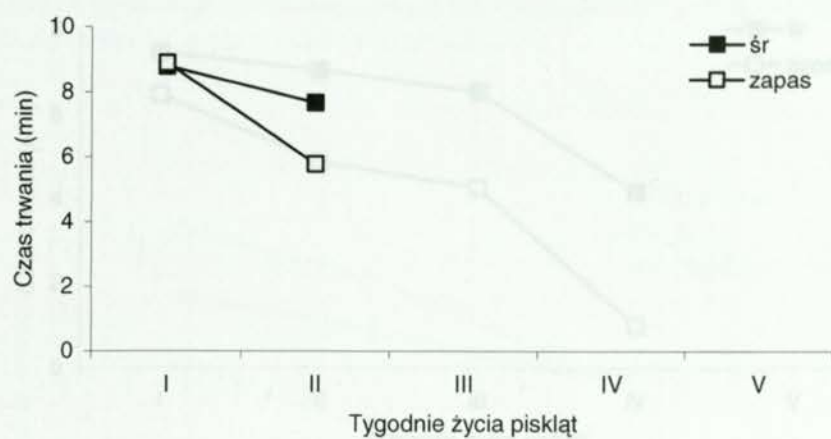


$n_1 = 191, n_2 = 51$

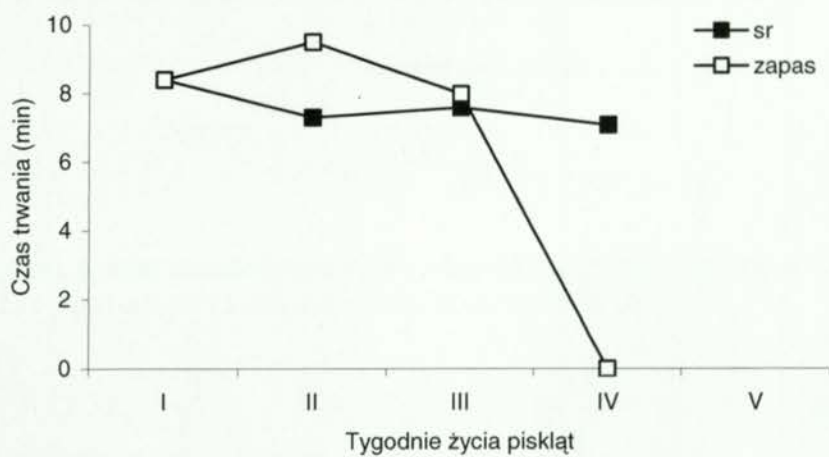


$n_1 = 163, n_2 = 41$

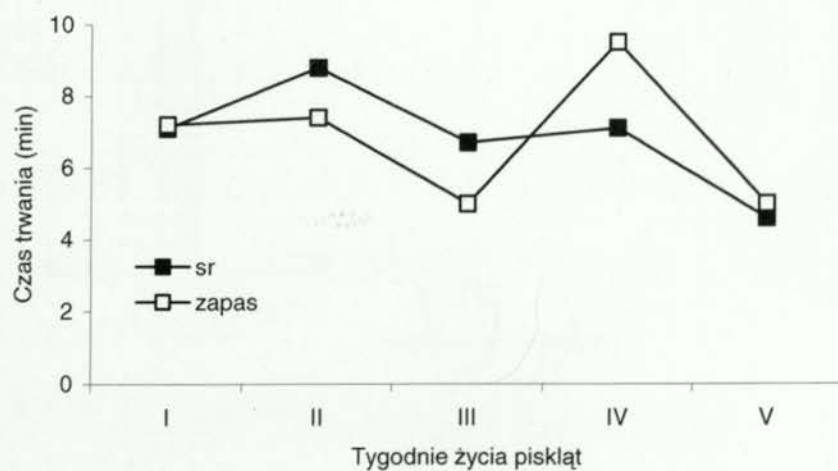
d

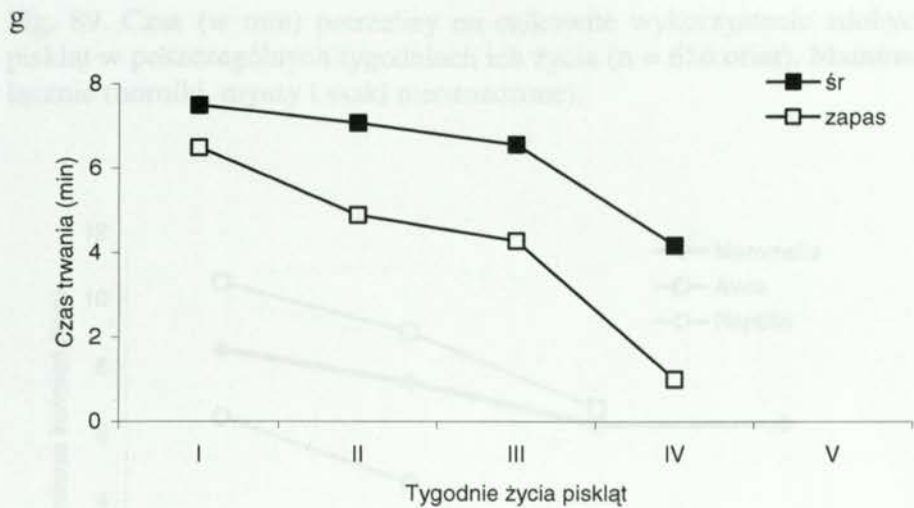

 $n_1 = 54, n_2 = 56$ 

e


 $n_1 = 161, n_2 = 55$ 

f


 $n_1 = 205, n_2 = 68$



$n_1 = 134, n_2 = 42$

Fig. 90. Dział karminowej pokarmowej zaprawy serym w pastylkach we wszystkich okresach (n = 114 przypadków) i cotajnych karminowych piskląt (n = 136).



Fig. 89. Czas (w min) potrzebny na całkowite wykorzystanie zdobyczy jako pokarmu dla piskląt w poszczególnych tygodniach ich życia (n = 656 ofiar). Mammalia — wszystkie ssaki łącznie (norniki, myszy i ssaki nieoznaczone).

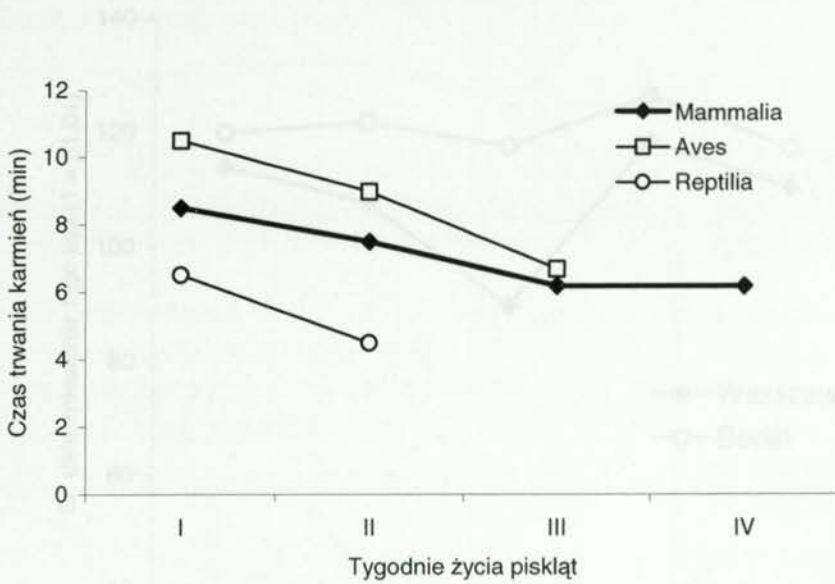


Fig. 90. Udział karmień pokarmem zdeponowanym w gnieździe we wszystkich pierwszych (n = 114 przypadków) i ostatnich karmieniach piskląt (n = 126).

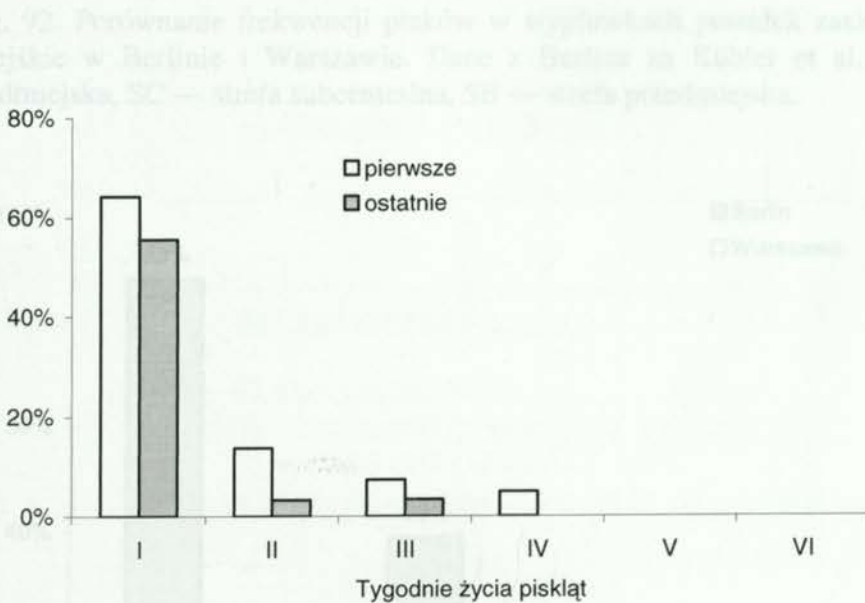




Fig. 91. Porównanie średnich dat przystępowania do lęgów pustulek zasiedlających Berlin i Warszawę (2000–2004). Dane z Berlina udostępnione przez S. Kupko.

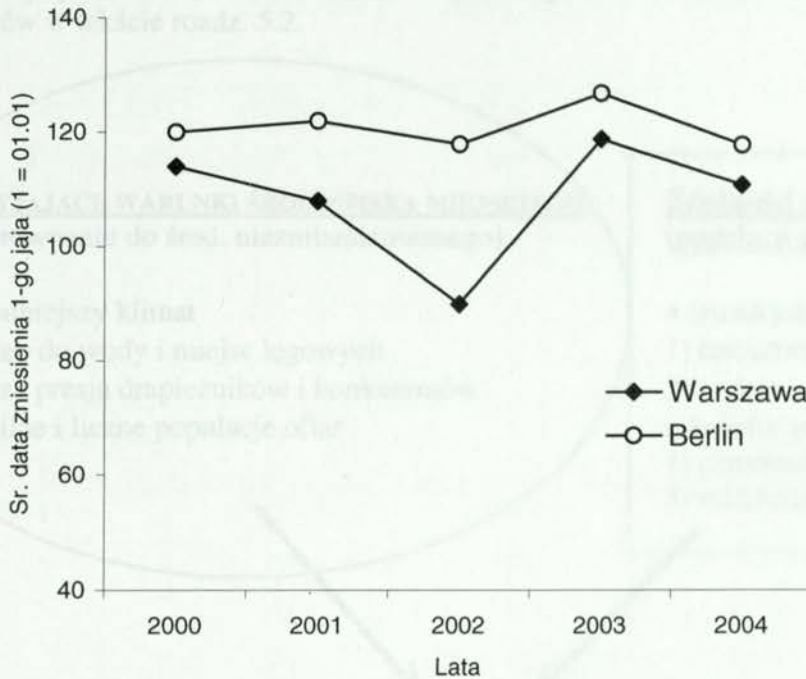


Fig. 92. Porównanie frekwencji ptaków w wyplawkach pustulek zasiedlających trzy strefy miejskie w Berlinie i Warszawie. Dane z Berlina za Kübler et al. (2005). C — strefa śródmiejska, SC — strefa subcentralna, SB — strefa przedmiejska.

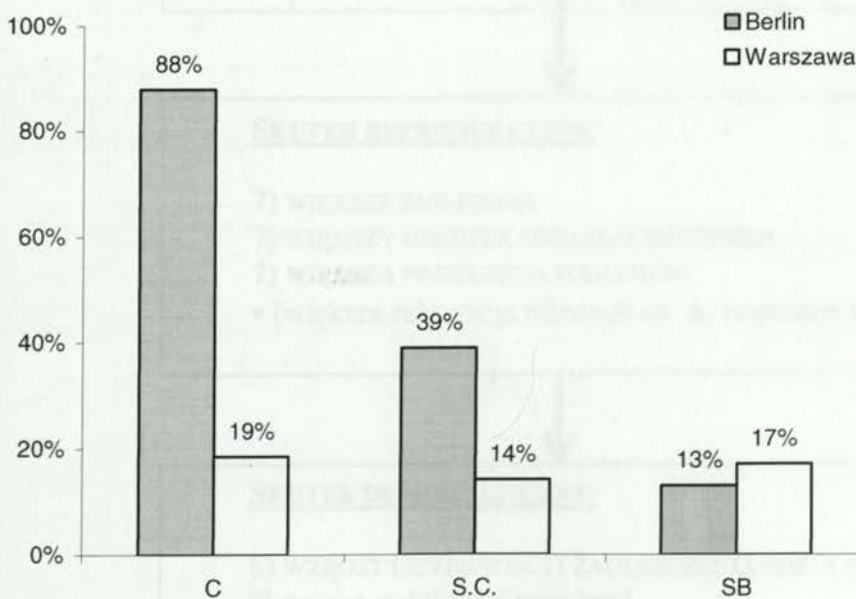


Fig. 93. Zestawienie założeń Modelu Urbanizacji Drapieżników (Gehblach 1996) oraz cech charakterystycznych populacji synurbijnych (Andrzejewski et al. 1978, Gliwicz et al. 1994, Luniak et al. 1990, Luniak 2004) z wyróżnieniem (kapitałiki) cech, które stwierdzono u warszawskiej populacji pustulek. () — nie badane w populacji warszawskiej. Numeracja odpowiada kolejności punktów w tekście rozdz. 5.2.

**SPRZYJAJĄCE WARUNKI ŚRODOWISKA MIEJSKIEGO**  
(w porównaniu do środ. niezurbanizowanego):

- łagodniejszy klimat
- dostęp do wody i miejsc lęgowych
- niższa presja drapieżników i konkurentów
- stabilne i liczne populacje ofiar

**Zdolności adaptacyjne gatunku**  
(populacji synurbijnej):

- (zmniejszony dystans ucieczki)
- 1) GNIAZDOWANIE NA BUDYNKACH
- 3) wykorzystanie nowych źródeł pożywienia i technik jego zdobywania (polowania)
- 4) przedłużenie aktywności dobowej
- 5) PRZEDŁUŻENIE SEZONU LĘGOWEGO

**ODPOWIEŹ POPULACJI NA WARUNKI ŚRODOWISKA:**

- (wyższa przeżywalność os. dorosłych)
- 5) WCZEŚNIEJSZE PRZYSTĘPOWANIE DO LĘGÓW
- 6) NIŻSZE STRATY JAJ
- 7) (wyższa przeżywalność piskląt)
- (zwiększenie długości życia)

**SKUTEK REPRODUKCYJNY:**

- 7) WIĘKSZE ZNIESIENIA
- 7) WIĘKSZY ODSETEK GNIAZD Z SUKCESEM
- 7) WIĘKSZA PRODUKCJA PODLOTÓW
- (większa rekrutacja młodych os. do populacji lęgowej)

**SKUTEK DEMOGRAFICZNY:**

- 8) WZROST LICZEBNOŚCI I ZAGĘSZCZENIA POPULACJI
- 8) wzrost stabilności populacji
- 9) TENDENCJA DO OSIADŁOŚCI

Tabela 1. Parametry wielkości jaj w poszczególnych sezonach (2002–2004). WK — współczynnik kształtu jaj, N — wielkość próby.

Rok	długość ± SD	szerokość ± SD	objętość ± SD	masa ± SD	WK ± SD	N
2002	39.46 ± 2.2	31.93 ± 1.45	20.623 ± 2.711	-	0.811 ± 0.037	59
2003	39.46 ± 1.24	31.86 ± 0.71	20.444 ± 1.171	20.86 ± 1.36	0.808 ± 0.299	39
2004	40.08 ± 1.5	31.77 ± 1.09	20.031 ± 3.654	20.6 ± 2.03	0.794 ± 0.038	31

Tabela 2. Korelacja między wymiarami jaj a kolejnymi sezonami na stanowiskach, gdzie pomiary prowadzono w kilku kolejnych sezonach. \* — korelacja ujemna  $p < 0.05$ , \*\* — korelacja dodatnia  $p < 0.05$ .

Stanowisko	długość	szerokość	objętość	masa
B/G	ns	ns	ns	ns
BGK1	ns	-0.775*	-0.664*	ns
BGK2	ns	ns	ns	ns
KC	0.712**	-0.861*	-0.857*	ns
Nowolipki	0.8**	0.591**	0.834**	0.665**
SejmB	ns	0.868**	0.866**	ns
Puławska	0.876**	ns	0.868**	ns
Skalbmierska18	ns	ns	ns	ns

Tabela 3. Los jaj w gniazdach (2000–2002, Rejt 2005). D — gniazda, w których jaja zniknęły wkrótce po kluciu piskląt, R — gniazda, w których jaja pozostały co najmniej tydzień po kluciu ostatniego pisklęcia. N — liczba gniazd.

	N	%	średnia liczba jaj (± SD)	średnia liczba piskląt (± SD)
D	7	47	5.4 (± 0.79)	4.1 (± 1.21)
R	8	53	5.1 (± 0.99)	3.1 (± 1.36)
Razem	15	100		

Tabela 5. Masa ciała (m) i długość skoku (t) piskląt. F — grupa eksperymentalna, NFnl — gniazda grupy kontrolnej bez strat piskląt, NFI — gniazda grupy kontrolnej, w których padło co najmniej jedno pisklę, N — liczba piskląt, <sup>a</sup>N = 7.

	wszystkie pisklęta			pisklęta 11-dniowe		
	F	NFnl	NFI	F	NFnl	NFI
m (g)	125 (± 21.58)	118.3 (± 32.95)	110.5 (± 20.98)	137.2 (± 12.8)	142.3 (± 5.8)	131.0 (± 7.81)
t (mm)	38.8 (± 3.0)	36.6 (± 6.3)	37.7 (± 3.23)	40.7 (± 1.0)	40.8 (± 1.6) <sup>a</sup>	40.3 (± 1.04)
N	22	18	8	12	8	3

Tabela 6. Zmiany masy piskląt (m) w zależności od wielkości lęgu. F — grupa eksperymentalna, NF — grupa kontrolna, b — gniazda z 5 i więcej pisklętami, s — gniazda z mniej niż 5 pisklętami, N — liczba piskląt, <sup>a</sup>gniazda, gdzie padło co najmniej jedno pisklę.

	F		NF		
	b	s	b	b <sup>a</sup>	s <sup>a</sup>
m (g)	125.0 (± 23.03)	125.0 (± 15.98)	118.3 (± 32.95)	110.6 (± 22.65)	110.3 (± 22.68)
N	18	4	18	5	3

Tabela 7. Proporcje płci piskląt (udział samców, 2002–2003). 100%H — gniazda, w których wykluły się wszystkie pisklęta, < 100%H — gniazda, w których nie wykluło się co najmniej jedno pisklę, D — gniazda, w których padło co najmniej jedno pisklę, N — liczba lęgów.

Rok		100%H	< 100%H	D
2002		50 (N = 20)	57.6 (N = 6)	33.3 (N = 3)
2003		53.3 (N = 14)	62.5 (N = 5)	—
$\chi^2$		p = 0.73	p = 0.74	
Łódź	P	0.11–0.24		Przybylo & Kozłowski 2001
Łódź	N	0.04	0.04	Przybylo & Kozłowski 2001
Moraczewo	N	0.2		Przybylo & Kozłowski 2001
Wrocław	N	0.16–0.27	0.16–0.24	Przybylo & Kozłowski 2001
Parobki	N	0.47	1.04	Przybylo & Kozłowski 2001
Wrocław	N	0.17		Przybylo & Kozłowski 2001
Łódź	N	0.03		Przybylo & Kozłowski 2001

Tabela 9. Udział piskli w pokarmie piskląt wędrownic w różnych częściach Europy, z — populacja „starsi”, P — populacja „młodzi”, N — „starsi”, W — odrostki wylęte w wyspiarkach, T — inkubacja w wyspiarkach, K — udział piskli w przynajmniej jednym lęgu.

Województwo	Kategoria wieku populacji	% piskli w populacji	Symbol	Źródło
Łódź	z	~ 30	W	Przybylo et al. 1999
Parobki	z	41.2	W	Przybylo 1999
Łódź	z	37	W	Przybylo & Kozłowski 2001
Łódź	z	15–24	T	Przybylo et al. 2002
Środa	P	48	W	Przybylo et al. 1994
Środzina	P	> 30	W	Danielsen 1992
Parobki	P	11	W	Przybylo 1999
Parobki	N	21	W	Przybylo & Kozłowski 2001
Ś. Budyšin	N	~ 8	W	Przybylo & Kozłowski 2001
Moraczewo	N	0.9	W	Przybylo & Kozłowski et al. 1971
Łódź	N	37	F	Przybylo 1970
Wrocław	N	7	W	Przybylo & Kozłowski et al. 1971
Łódź	N	16	W	Przybylo 1970
Łódź	N	1	K	Przybylo 1970
Wrocław	N	1.0	W	Przybylo & Kozłowski 1992
Łódź	N	20	W	Przybylo 1999
Łódź	N	0	W	Przybylo & Kozłowski 2001
Łódź	N	0.2	K	Przybylo & Kozłowski 2001

Tabela 8. Porównanie średnich zagęszczeń pustulek w różnych miastach Europy. S — populacja „stara”, P — populacja „pośrednia”, N — „nowa”.

Miasto	kategoria wieku populacji	śr. zagęszczenie par lęgowych/km <sup>2</sup>	śr. zagęszczenie par lęgowych/km <sup>2</sup> w centrum	źródło
Rzym	S	0.38–0.44	1.9–9.5	Salvati et al. 1999a, 1999b
Berlin	S	0.2–0.33		Kupko et al. 2000
Strasburg	S	0.55	1.7	Wassmer 2001
Praga	P		3	Plesnik 1984
Bratysława	P	0.63	2.8–3.2	Darolova 1992
Brno	P	0.22		Hudec et al. 1981
Hamburg	P?	0.22		Mitschke & Baumung 2001
Poznań	P	0.11–0.24		Mizera et al. 1998
Londyn	N	0.04	0.04	Montier w Wassmer 2001 Cramp & Tomlins 1966
Monachium	N	0.2		Kurth 1970
Warszawa	N	0.16–0.27	0.18–0.32	niniejsza praca
Pardubice	N	0.47	1.84	Plesnik 1991
Wrocław	N	0.17		Glutz v. Blotzheim et al. 1971
Moskwa	N	0.03		G. Eremkin, inf. ustna

Tabela 9. Udział ptaków w pokarmie pustulek zasiedlających różne miasta Europy. S — populacja „stara”, P — populacja „pośrednia”, N — „nowa”, W — odsetek ofiar w wypluwkach, F — frekwencja w wypluwkach, R — analiza resztek z gniazd, K — skład pokarmu przynoszony pisklętom.

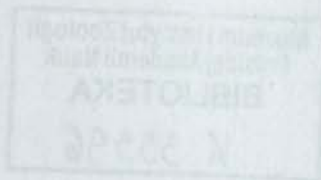
Miasto	kategoria wieku populacji	% ptaków w pokarmie	metodyka	źródło
Rzym	S	> 30	W	Piatella et al. 1999
Paryż	S	41.3	W	Thiollay 1968
	S	32	W	Quere w Wassmer 2001
Berlin	S	13–88	F	Kübler et al. 2006
Brno	P	46	K	Pikula et al. 1984
Bratysława	P	> 30	W	Darolova 1992
Poznań	P	11	W	Trąbka 2005
Pardubice	N	21	R	Plesnik 1985a
Č. Budejovice	N	< 9	W	Riegert & Fuchs 2004
Monachium	N	0.8	W	Glutz v. Blotzheim et al. 1971
	N	37	F	Kurth 1970
Wrocław	N	7	W	Glutz v. Blotzheim et al. 1971
	N	10	W	Witkowski 1962a
	N	12	K	Witkowski 1962a
Warszawa	N	11.6	W	Romanowski 1996
	N	26	W	Rejt 2004b
	N	9	W	niniejsza praca
	N	9.6	K	niniejsza praca



Inst. Zool. PAN  
Biblioteka

K.35596





Pol. 1-4. Wydział Biologii Uniwersytetu Warszawskiego w Warszawie

**BIOLOGIA LĘGOWA**  
**PUSTUŁKI *Falco tinnunculus***  
**W ŚRODOWISKU MIEJSKIM WARSZAWY**

**ŁUKASZ REJT**

**Dodatek B**  
**FOTOGRAFIE I ZAŁĄCZNIKI**

Warszawa 2007

K. 35596

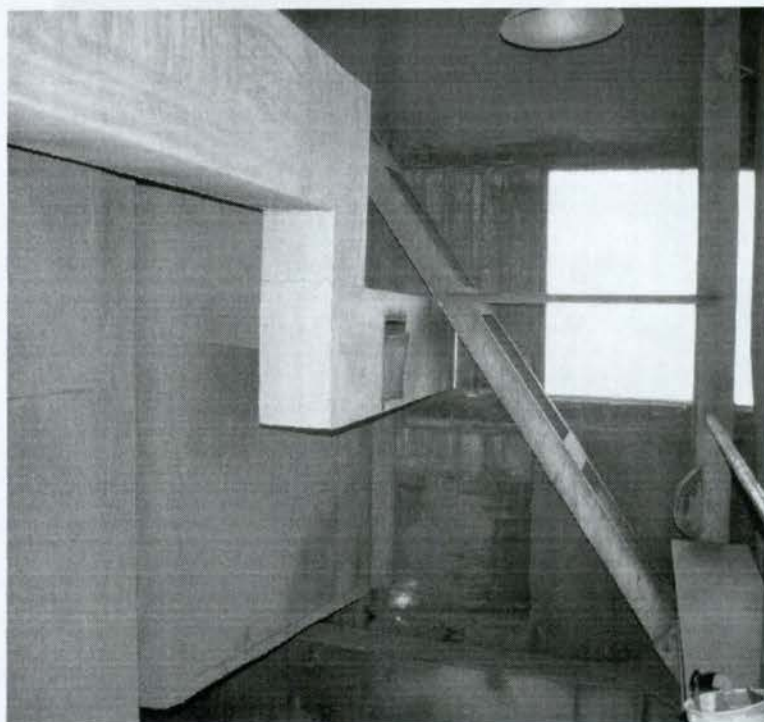
<http://rcin.org.pl>

D20/07-3

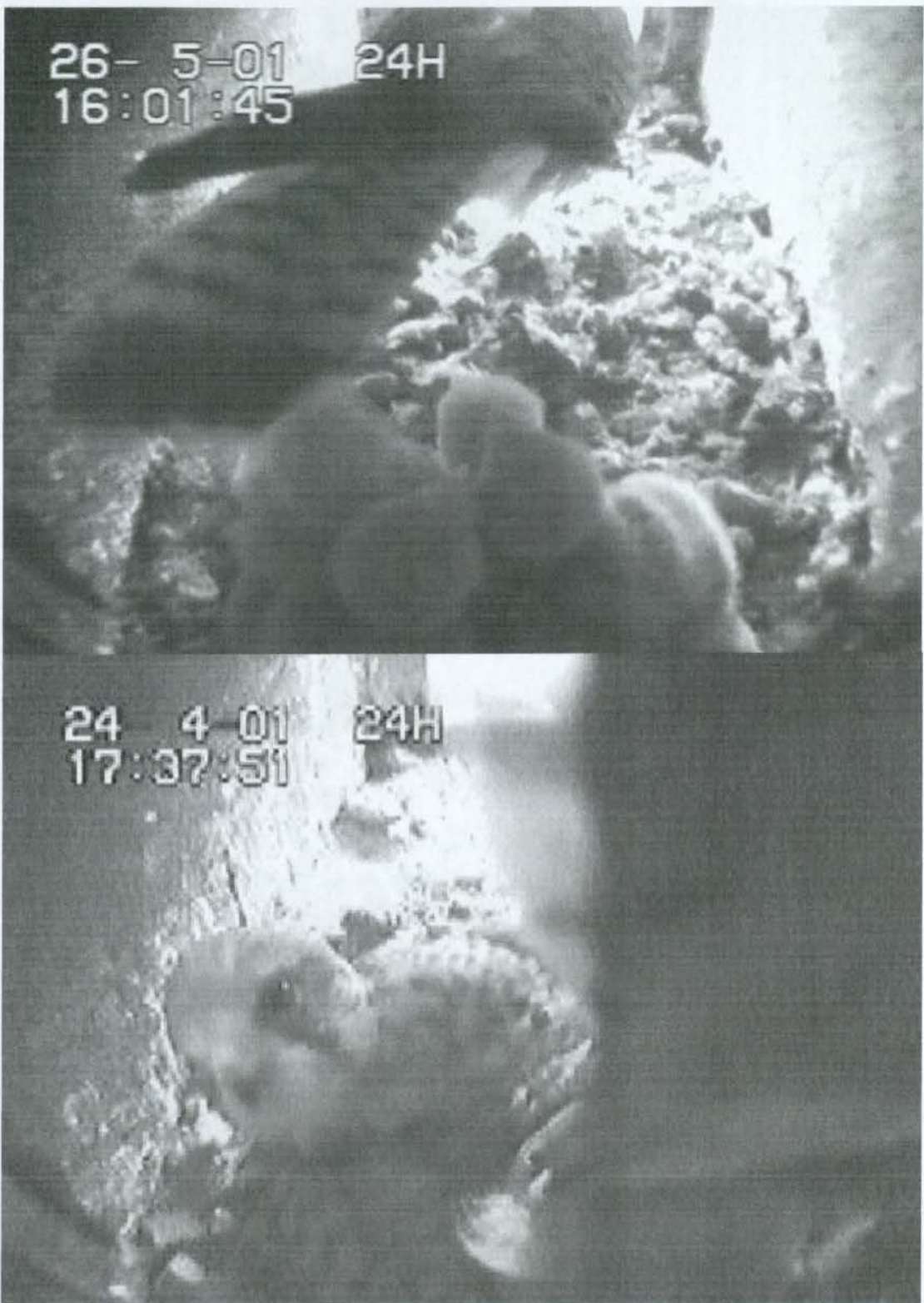
Muzeum i Instytut Zoologii  
Polskiej Akademii Nauk  
**BIBLIOTEKA**

K. 35596

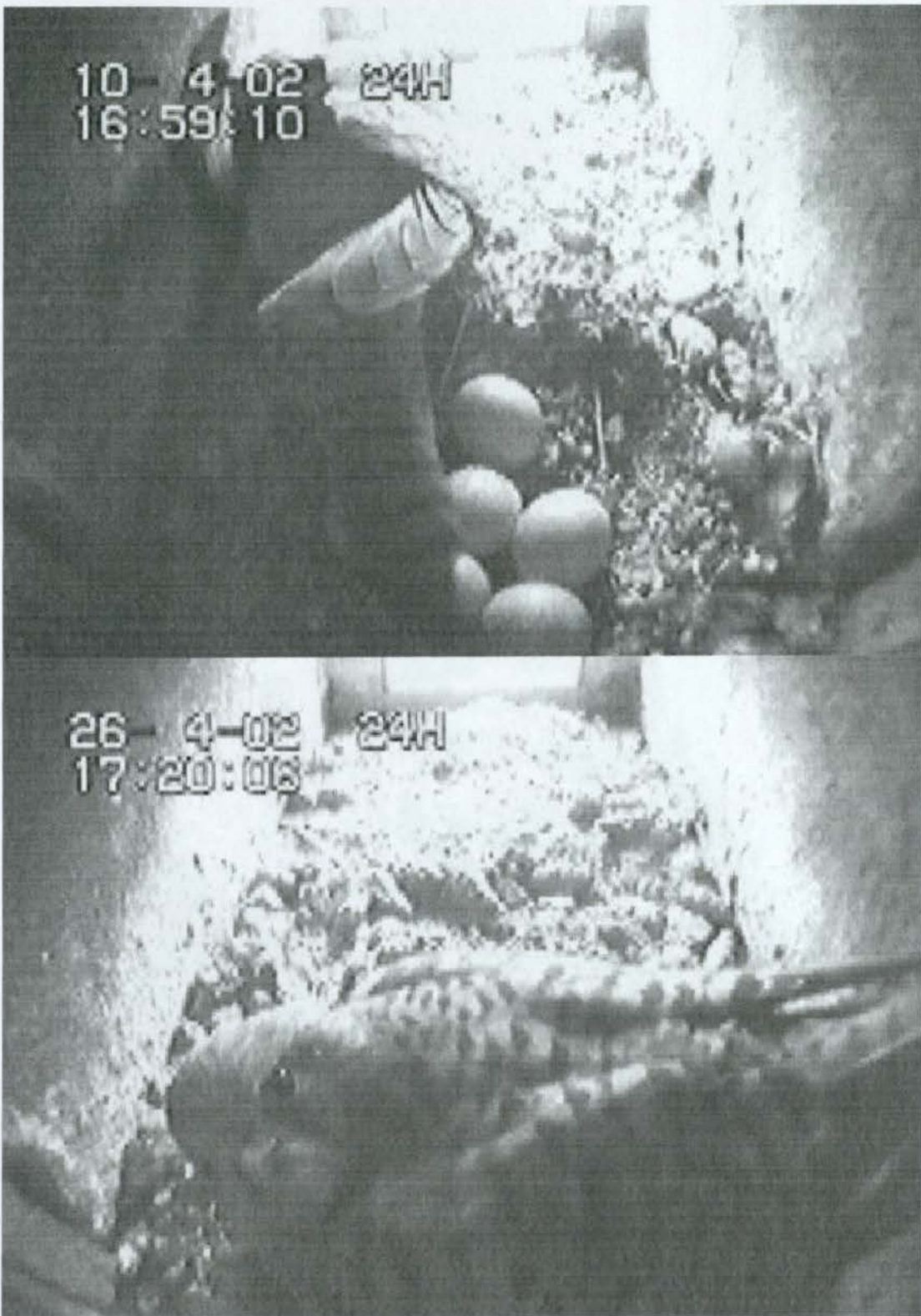
Fot. 1–4. Przykłady stanowisk lęgowych pustulek w Warszawie.



Fot. 5. Samica ze stanowiska KC2001.



Fot. 6. Samica ze stanowiska KC2002.



Fot. 7. Samiec ze stanowiska KC2002.



Fot. 8. Samica ze stanowiska KC2003.

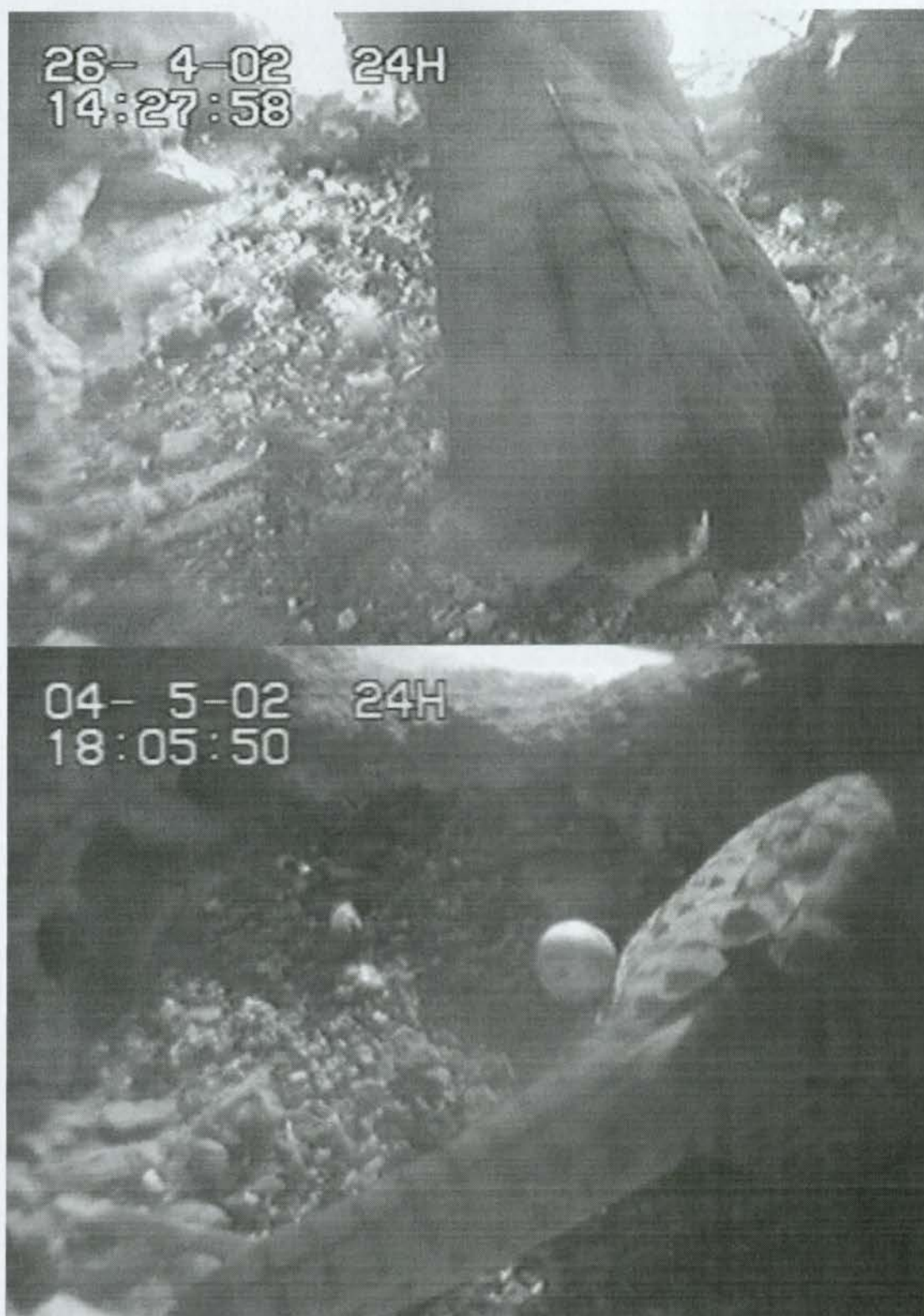


Fot. 9. Samiec ze stanowiska KC2003.





Fot. 10. Samica ze stanowiska Nencki2002.



Fot. 11. Samiec ze stanowiska Nencki2002.



Fot. 12. Samica ze stanowiska Nencki2003.



Fot. 13. Samiec ze stanowiska Nencki2003.



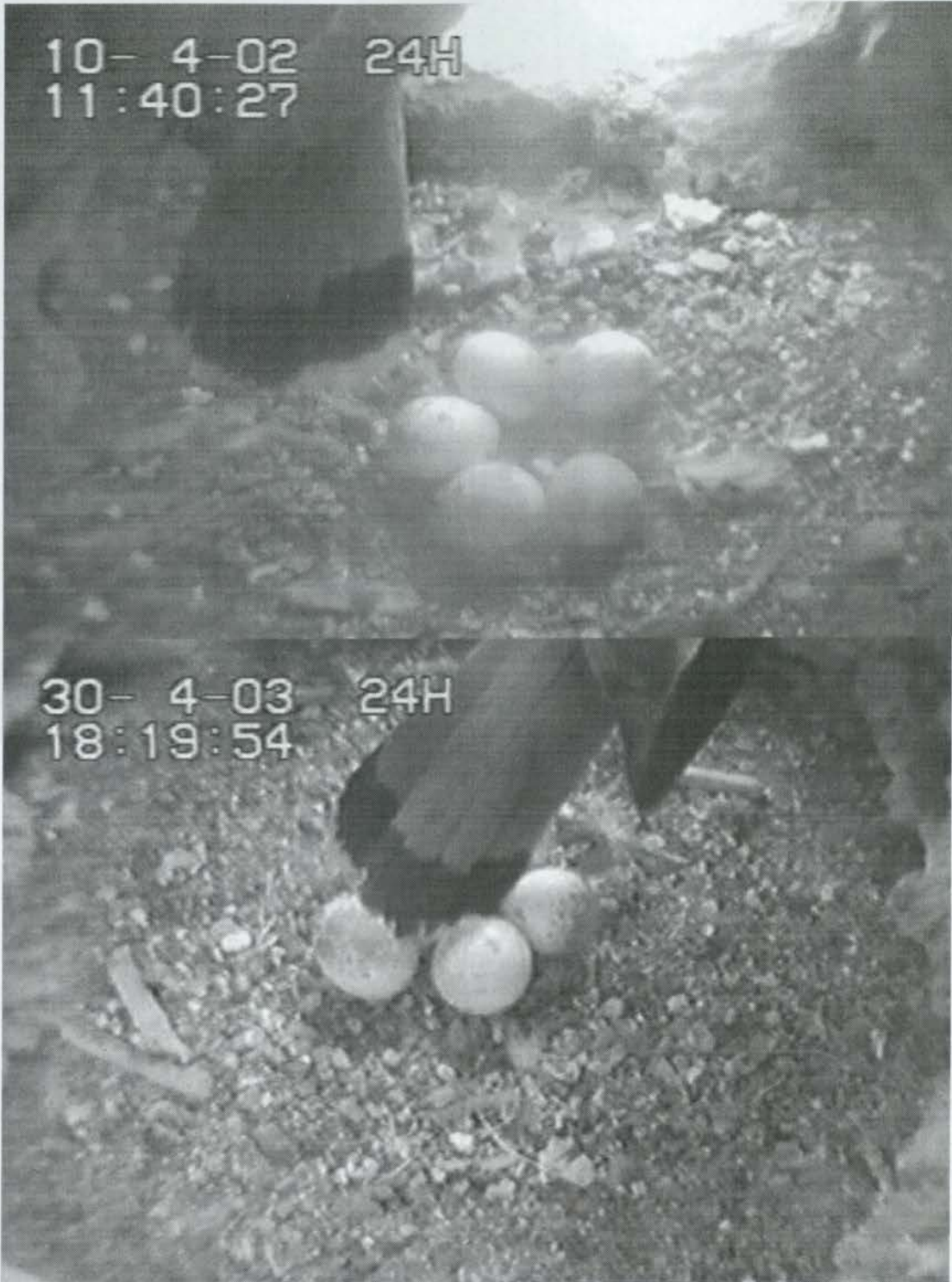
Fot. 14. Kształt górnej krawędzi pasa dystalnego środkowej sterówki samca pustułki zajmującego stanowisko PAP w 2001.



Fot. 15. Kształt górnej krawędzi pasa dystalnego środkowej sterówki samca pustułki zajmującego stanowisko PAP w 2002.



Fot. 16. Kształt górnej krawędzi pasa dystalnego środkowej sterówki samca pustulki zajmującego stanowisko NENCKI w kolejnych dwóch latach



Fot. 17. Samica składująca niewyklute jajo.



ZALĄCZNIK I



Titmouse	Magpie	42	Eur. J. Zool.	2003	38-39
----------	--------	----	---------------	------	-------

## VARIATION IN EGG SIZE OF URBAN KESTRELS (STUDY IN WARSAW, POLAND)

Lukasz Raj, Magdalena Kuczyńska

**Abstract.** During breeding, 10 urban breeding kestrel pairs nested in Warsaw, Poland, 40 eggs were incubated. The mean egg volume was 262.7 g × 1.61 cm<sup>3</sup>, length was 32.3 mm ± 1.2 and breadth was 21.8 mm ± 1.6. Egg volume and length were a significant indicator of differences in egg characteristics. Eggs from clutches from a central part of the city were smaller in weight, volume and volume egg ratio than eggs from the outskirts.

**Key words:** kestrel, urban, Poland, volume, length, egg volume, mass ratio

**Address:** Lukasz Raj, Institute of Zoology, Faculty of Biology, University of Warsaw, ul. Żwirki i Wigury 101, 02-097 Warszawa, Poland; e-mail: l.raj@biol.uw.edu.pl

Received 27 January 2003, accepted 10 September 2003. Editor: Dr Przemysław M. Janusz. This is the 11th article in the special issue "Urbanization and Biodiversity: Implications for Conservation and Management of Urban Ecosystems". It is part of the special issue "Urbanization and Biodiversity: Implications for Conservation and Management of Urban Ecosystems". It is part of the special issue "Urbanization and Biodiversity: Implications for Conservation and Management of Urban Ecosystems".

### INTRODUCTION

The Kestrel (*Falco tinnunculus*) is one of the few diurnal birds of prey to inhabit the urban environment (e.g. Brown 1976). The breeding ecology of this species in the urban landscape is well documented (e.g. Clark & Clark 1971; Brown 1976; Dijkstra et al. 1982; Kuczyńska et al. 1982; Veltrop 1990; Møller et al. 1992; Pylek, Gurev 1994; Kuczyńska, Kuczyńska, 1997; Aganovic 1998 and others) in contrast to the few papers available on urban populations (Pylek et al. 1994; Pylek 1998, 1999; Tervahauta et al. 1999a, 1999b). Kestrels have lived in the vicinity of Warsaw Europe (around 100 years) (Raj, 2001b). They appeared in Warsaw (former Poland) in the 17th (Lutwick et al., 2007). Today, their expansion over central and eastern Poland is well documented (Raj, 2001b). Despite the persistence of its breeding kestrel population in urban environment, whether the urban environment strongly affects the population of Kestrels.

The study aims to find a link between egg size and some other life history traits and breeding characteristics of urban Kestrels. Egg volume was the indicator used to compare eggs from clutches of different size, hatching suc-

cess, hatching date and nest location. Additionally, the distribution of Warsaw was compared to other studies: from other European studies.

### STUDY AREA, MATERIAL AND METHODS

The study area is located in Warsaw (52° 13' N, 21° 03' E), Poland, where there is a total of about 70 breeding pairs of Kestrels (Raj, 2001a). The diameter of all eggs from 40 clutches during first week of the city and available to researchers was measured 16–21 days after the first egg was laid. Maximum length and breadth of eggs were measured to the nearest 0.1 mm with a dial caliper. Eggs were weighed on an electronic TA104A (0.250 scale) to the nearest 1 g. Egg volume was calculated using their dimensions (de Witte, Bopprecht, 1973):

$$\text{Volume (cm}^3\text{)} = (\text{breadth})^2 \times \text{length} \times 0.51$$

Egg is an indicator of independent traits occurrence (Wicks, Robinson, 1992). In many previous studies, egg volume rather than clutch mass clutches as the main trait was used in the present study to allow the comparison of results with other research.

The area within a 10 km radius around the

Екологія	Беркут	12	Вип. 1-2	2003	70 - 75
----------	--------	----	----------	------	---------

## VARIATION IN EGG SIZE OF URBAN KESTRELS (STUDY IN WARSAW, POLAND)

Lukasz Rejt, Małgorzata Raczyńska

**Abstract.** During study on Kestrels' breeding biology conducted in Warsaw, Poland, 60 eggs were measured. The mean egg weight was 20.5 g ± 1.88, length was 39.5 mm ± 2.2, and breadth was 31.9 mm ± 1.4. Laying date was found to be a significant indicator for differences in egg characteristics. Eggs from clutches found in the central part of the city were similar in length, breadth and mean egg volume to those from the outskirts.

**Key words:** European Kestrel, *Falco tinnunculus*, Warsaw, egg volume, urban area.

**Address:** Ł. Rejt, Museum & Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Wilcza 64, 02-761 Warsaw, Poland; e-mail: luka@miiz.waw.pl.

Варіація розміру яєць міського боривітра у Варшаві. - Рейт Л., Рачинська М. - Беркут. 12 (1-2). 2003. - У 2002 р. в ході вивчення гніздової біології звичайного боривітра проміряно 60 яєць в 11 кладках. В середньому маса яєць була 20.5 г ± 1.88, довжина — 39.5 мм ± 2.2, ширина — 31.9 мм ± 1.4. Яйця, відкладені на початку гніздового періоду, були більшими у порівнянні з відкладеними пізніше. Не виявлено відмін у величині яєць між боривітрами з центральних та підміських зон.

### INTRODUCTION

The Kestrel (*Falco tinnunculus*) is one of the few diurnal birds of prey to inhabit the urban environment (e. g. Browná 1976). The breeding ecology of this species in the open landscape is well documented (e. g. Glutz et al. 1971; Brown 1978; Dijkstra et al., 1982; Hasenclever et al., 1989; Village 1990; Meijer et al., 1992; Plesnik, Dusik 1994; Kostrzewa, Kostrzewa, 1997; Aparicio 1998 and others) in contrast to the few papers available on urban populations (Pikula et al., 1984; Plesnik 1986, 1990; Salvati et al., 1999a, 1999b). Kestrels have lived in the towns of Western Europe for over 100 years (Rejt, 2001b). They appeared in Warsaw (central Poland) in the 1970s (Luniak et al., 2002). Today, their expansion over central and eastern Poland is well documented (Rejt, 2001b). Studying the parameters of its breeding biology could provide answers to questions of whether the urban environment seriously affects the population of Kestrels.

This study tried to find a link between egg size and some other life history traits and breeding characteristics of urban Kestrels. Egg volume was the indicator used to compare eggs from clutches of different size, hatching suc-

cess, laying date and nest location. Additionally, data collected in Warsaw was compared to data available from other European studies.

### STUDY AREA, MATERIAL AND METHODS

The study was carried out in Warsaw (21°E 5°23'N), Poland, where there is a total of about 70 breeding pairs of Kestrels (Rejt, 2001a). The diameter of all eggs from complete clutches found within the city and available to researchers was measured 14–21 days after the first egg was laid. Maximum length and breadth of eggs were measured to the nearest 0.1 mm with a dial caliper. Eggs were weighed on an electronic TANITA 1475T scale (to the nearest 1g). Egg volume was calculated using Hoyt's equation (in Wiebe, Bortolotti, 1995):

$$\text{Volume (mm}^3\text{)} = \text{breadth}^2 \times \text{length} \times 0.51$$

Eggs in a clutch are not independent measurements (Wiebe, Bortolotti, 1995). But many previous studies used eggs rather than means from clutches so the same was done in the present study to allow the comparison of results with other research.

The area within a 10 km radius around the

Table

The characteristic of eggs collected in Warsaw in 2002  
Характеристика яєць, зібраних у Варшаві у 2002 р.

Egg characteristic	Clutch size			
	3	5	6	7
Length (mm)	33.57 ± 3.33	39.81 ± 1.92	39.84 ± 1.62	39.39 ± 0.6
Breadth (mm)	29.13 ± 0.42	31.59 ± 1.31	32.32 ± 1.23	33.09 ± 0.99
Egg volume (cm <sup>3</sup> )	1.4 ± 0.19	2.0 ± 0.25	2.1 ± 0.22	2.2 ± 0.15
N eggs measured	3	26	24	7

central point of Warsaw was designated the central part of the city (C). The area beyond this 10 km radius was called "external" (Ex).

The nests were categorized by clutch size, hatching success and location within the city. 35 nests whose eggs were measured were divided into two groups by size of the nest cavity: small (< 1100 cm<sup>2</sup>, n = 16 nests) and large (> 1100 cm<sup>2</sup>, n = 19).

Those clutches laid before mid-April were defined as early.

## RESULTS

In 2002, the length and breadth of 60 eggs (from 11 full clutches) were measured. A total of 57 eggs were weighed. There was one clutch containing 7 eggs, five with 6 eggs, four with 5 eggs, and one containing 3 eggs. Most of the clutches (n = 7) were found in the central zone of the city. Among the clutches studied, all the eggs hatched in 8 cases. In 3 nests hatching success varied from 0% (one abandoned nest) to 80%.

The mean weight of an egg was 20.5 g ± 1.88, mean length – 39.5 mm ± 2.2 and mean breadth – 31.9 mm ± 1.4. Deviations from the mean length and breadth of eggs laid in 5- or 6-egg clutches did not exceed 1% and for the 7-egg clutches – 4%. Deviations from the mean of 15% in length and 9% in breadth occurred only in 3-egg clutches. By comparing mean egg volume from different clutches it was seen that as the number of eggs in a clutch increased, so did egg volume. The vol-

ume of eggs from 3-egg clutches was about 30% less than the mean volume of all the eggs. The volume of eggs from 7-egg clutches was about 7% greater. The difference between the mean volumes of eggs from 5- and 6-egg clutches reached 4% and was not statistically relevant (t-Student test, t = -1.40, n<sub>1</sub> = 26, n<sub>2</sub> = 24). Eggs from both these groups differed only in breadth: eggs from 5-egg clutches were narrower (t-Student test, t = -2.02, n<sub>1</sub> = 26, n<sub>2</sub> = 24) (Table 1).

Eggs from earlier clutches were significantly broader than eggs laid later in the season (t-Student test, t = 3.85, n<sub>1</sub> = 38, n<sub>2</sub> = 22). Egg volume was also significantly higher in the earlier clutches (Cochran-Cox test, c = 3.02, n<sub>1</sub> = 38, n<sub>2</sub> = 22). Differences in length were not statistically significant (t-student test, t = 0.33, n<sub>1</sub> = 38, n<sub>2</sub> = 22) (Table 2).

Eggs from clutches with 100% hatching success were significantly broader than those from clutches with partial hatching success (t-Student test, t = 2.9, n<sub>1</sub> = 46, n<sub>2</sub> = 14). They were also bigger (t-Student test, t = 2.16, n<sub>1</sub> = 46, n<sub>2</sub> = 14). Egg length in these two groups did not differ significantly (Cochran-Cox test, c = 0.54, n<sub>1</sub> = 46, n<sub>2</sub> = 14) (Table 2).

In nests considered "big" (n = 6) eggs were significantly shorter (Cochran-Cox test, c = 2.1, n<sub>1</sub> = 32, n<sub>2</sub> = 25), narrower (t-Student test, t = -4.91, n<sub>1</sub> = 32, n<sub>2</sub> = 25) and smaller (Cochran-Cox test, c = -4.43, n<sub>1</sub> = 32, n<sub>2</sub> = 25) in comparison to eggs from "small" nests (n = 4) (Table 2).

Eggs from clutches found in the central part

Table 2

characteristic of Kestrels eggs in Warsaw according to several factors  
 - laying time, HS - hatching success, NL - nest location, NS - nest space, C - center, Ex -  
 suburbs. For estimation of early and late laying dates as well as definition the big and small nest  
 places see Methods.

характеристика яєць борівітра у Варшаві за рядом факторів

egg characteristic	LT		HS		NL		NS	
	early	late	100 %	partly	C	Ex	big	small
width (mm)	32.4 ± 1.4	31.1 ± 1.1	32.2 ± 1.3	31.0 ± 1.6	32.0 ± 1.2	31.6 ± 1.9	31.4 ± 1.2	32.5 ± 1.5
length (mm)	39.5 ± 2.4	39.3 ± 1.9	39.6 ± 1.6	39.0 ± 3.6	39.2 ± 1.3	39.9 ± 3.4	39.4 ± 2.0	39.5 ± 2.5
egg volume (cm <sup>3</sup> )	2.1 ± 0.3	1.9 ± 0.2	2.1 ± 0.2	1.93 ± 0.3	2.0 ± 0.2	2.0 ± 0.4	2.0 ± 0.2	2.1 ± 0.3
eggs measured	38	22	46	14	40	20	32	25

the city were similar in breadth (Cochran-Cox test,  $c = 0.96$ ,  $n_1 = 40$ ,  $n_2 = 20$ ), length (Cochran-Cox test,  $c = -0.86$ ,  $n_1 = 40$ ,  $n_2 = 20$ ) and mean egg volume (Cochran-Cox test,  $c = 0.08$ ,  $n_1 = 40$ ,  $n_2 = 20$ ) to those from outskirts (Table 2).

## DISCUSSION

Generally, European Kestrels' eggs seem to vary little in size by region (e. g. Cramp, 1980). However, some significant differences were found. For instance, eggs from Scottish populations were significantly longer and broader in comparison with English ones (Village, 1990). Pikula et al (1984) found similar phenomena when comparing urban and rural populations. In each case the larger eggs were from populations that laid earlier and had larger clutches (Village, 1990). The results obtained in Warsaw were generally similar to those collected by other authors working on Kestrels and other falcons. Ratcliffe (2000), for instance, found no evidence of geographical variation in Peregrines' (*Falco peregrinus*) egg shape between different regions of Britain and Ireland. This also was confirmed by most of the data collected by Village (1990) on Kestrels. The mean parameters of eggs studied were very similar to those from other parts of Europe - especially those obtained from Central Europe, Germany, and the Czech Re-

public (Table 3). Eggs collected in Warsaw seemed to be significantly shorter only in comparison with those collected in Scotland and Southern Europe. Eggs from Warsaw were also slightly narrower than those from Belarus (Table 3).

The length and breadth of the eggs measured in Warsaw have included some of the lowest and highest measurements collected thus far (see Village, 1990, for references). Such a wide range is probably due to the sample size. However, it could also be caused by other factors. In runs of clutches from different Peregrine females over several years, a consistent tendency was found for the average size of an egg to become smaller in each clutch with time (Ratcliffe, 2000). It is also known that there is a high rate of reoccupation in towns, that is, when pairs occupy the same nest site in consecutive years (Plesnik, 1985; Salvati et al., 1999b). This phenomenon also was observed in Warsaw (Rejt, 2000b). It is possible that part of the city population is composed of older birds that have inhabited the area for several years. On the other hand, there were many one-year old Kestrels breeding in 2002 (own data), which could have laid larger eggs. These two factors together, and the fact that in urban area Kestrels were said to lay larger eggs, (what could be due to laying date, see Pikula et al., 1984) could explain such a wide differentiation in the shape of the eggs measured. It

Table 3

## Parameters of Kestrels eggs in Europe and Siberia

Data from: Village (1990)<sup>1</sup>, Hasenclever et al. (1989)<sup>2</sup>, Cramp (1980)<sup>3</sup>, Nikiforov et al. (1989)<sup>4</sup>, Pikula et al. (1984)<sup>5</sup>, Zubarovskiy (1977)<sup>5</sup>, present study<sup>7</sup>, oological collection of Museum & Institute of Warsaw (1867–1868)<sup>8</sup>. Ranges, if available are given in parentheses; N – number of eggs measured; \* – sample size n = 57, \*\* – sample size n = 40 (only unhatched eggs).

Параметри яєць боривітра з Європи і Сибіру

Location	N	Length [mm]	breadth [mm]	weight [g]
C. Europe <sup>1</sup>	306	39 (34–43)	31 (29–34)	–
W. Europe <sup>1</sup>	51	39 (36–43)	32 (30–33)	–
S. Europe <sup>1</sup>	40	40 (37–42)	32 (30–34)	–
Britain <sup>1</sup>	100	40 (35–44)	32 (30–34)	–
Scotland <sup>1</sup>	73	41 (37–44)	32 (29–34)	–
England <sup>1</sup>	133	40 (35–43)	32 (29–34)	–
Belgium <sup>3</sup>	21	–	–	20 (17–22)
E. Germany <sup>1</sup>	258	39	31	–
W. Germany <sup>2</sup>	1054	39.6 (32.0–45.4)	31.9 (24.5–35.2)	–
Czech Republic <sup>5</sup>				
– urban	197	39.9 (36–45)	31.9 (29–35)	21
– rural	369	39.5 (35–44)	31.7 (29–35)	–
C. Poland <sup>7</sup>	60	39.5 (31.4–44.5)	31.9 (28.8–35.8)	20.5* (17–23)
Belarus <sup>4</sup>	64	39.3 (34.5–42.5)	30.8 (28.4–32.9)	20
Ukraine <sup>6</sup>	389	39 (35.6–43.5)	31.5 (28.7–34)	20.9** (17.5–24.2)
Siberia <sup>8</sup>	16	38.9 (36.5–41.6)	31.6 (30.1–34.2)	–

was also found that over 80 % of the clutches in Warsaw contained at least 5 or 6 eggs (own data). This factor could also affect egg shape, above all length, as stated by Village (1990) for the Common Kestrel or Wiebe and Bortolotti (1995) for the American Kestrel (*Falco sparverius*). A comparison between rural and urban populations done by Pikula et al. (1984) showed a significant difference in egg volume between two study plots was found – both the length and breadth of eggs was greater in the urban population.

In Warsaw, as in other urban studies (e. g., Pikula et al., 1984), there were no significant differences between egg width and length and the size of a complete clutch. However, in study on the American Kestrel done by Wiebe and Bortolotti (1995) a significant difference in mean egg volume among clutches of different sizes was found. Egg volume increased from

clutches of three to clutches of five, and then declined in clutches of six. Egg breadth was found significantly different among clutches – eggs from five-egg clutches were wider. But during present study no reliable comparison can be made between eggs from clutches of different size because of the small sample size.

Pikula et al. (1984) in his study of the Eurasian Kestrel, as well as Wiebe and Bortolotti (1995) in their study on American Kestrel could not detect a relationship between laying date and egg size – both length and breadth. But egg size may vary with laying date if the food supply for females changes seasonally (Pikula et al., 1984; Village, 1990; Wiebe, Bortolotti, 1995). However, for the American Kestrel, great differences in food supply among years most probably leads to differences in clutch size rather than egg size (Wiebe, Bortolotti, 1995). Similar data was collected in

experiments using supplementary food (Soler, Soler, 1996). In Warsaw, contrary to previously cited studies, eggs from earlier clutches were larger. The results obtained in Warsaw support statements about the influence of the laying date on egg size. Zieliński and Bańbura (1998), for instance, stated that egg length was positively correlated with laying date in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). Pikula et al. (1984) suggested that differences in egg dimensions, if occurred, could be due to the proportion of older females to younger ones. It is known that older females reproduce earlier than younger (e. g., Newton 1979).

Wiebe and Bortolotti (1995) stated that eggs from clutches with 100 % hatching success had a higher mean egg volume when compared to those with partial hatching success or complete hatching failure. Pinowska et al. (2002) found that eggs in fully hatched clutches of the Tree Sparrow (*Passer montanus*) were broader than eggs containing dead embryo or infertile ones. The results obtained in Warsaw, despite small sample size, support these findings.

It was also interesting to find that eggs laid in larger cavities were significant narrower, shorter and had lower egg volume in comparison to those from smaller cavities. Data collected in 2002 also showed that Kestrels laid slightly more eggs in smaller nests (own data). This statement is contrary to the findings of other studies. For several hole-nesting species, studies documented larger clutches in larger cavities in both nest boxes (e. g. van Balen 1984; Rendell, Robertson, 1993; Stewart, Robertson, 1999) and tree holes (e. g. Rendell, Roberts, 1989). Also, for some species, large clutches observed in nest boxes compared with natural tree-holes have been attributed to the larger size of nest boxes compared with the average size of natural cavities (e. g. Nilsson, 1984; Robertson, Rendell, 1990). But among clutches used in the present analysis, early clutches predominated in broods from small cavities (known to be bigger in comparison to late clutches). Why were bigger eggs laid in small cavities? Is earlier laying only possible

explanation? It is difficult to answer this question based on the data from such small sample size. A larger sample size may allow to focus this question.

## REFERENCES

- Aparicio J.M. (1998): Individual optimization may explain differences in breeding time in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. - *J. Avian Biol.* 29: 121-128.
- van Balen J.H. (1984): The relationship between nest-box size, occupation and breeding parameters of the great tit *Parus major* and some other hole-nesting species. - *Ardea*. 72: 163-175.
- Brown L. (1976): *Birds of prey, their biology and ecology*. Hamlyn Publ. Group Ltd.
- Brown L. (1978): *British birds of prey*. Collins, Glasgow.
- Chylarecki P., Kuczyński L., Vogrin M., Tryjanowski P. (1997): Geographic variation in egg measurements of lapwing *Vanellus vanellus*. - *Acta Ornithol.* 32: 137-147.
- Cramp S. (1980): *Handbook of the Birds of Europe, the Middle east and North Africa. Vol. 2. Birds of Prey*. Oxford University Press.
- Dijkstra C., Vuursteen L., Daan S., Masman D. (1982): Clutch size and laying date in the kestrel *Falco tinnunculus*: effect of supplementary food. - *Ibis*. 124: 210-213.
- Glutz v. Blotzheim U.N. (ed.). (1971): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 4. Falconiformes*. Frankfurt/Main.
- Hasenclever H., Kostrzewa A.A., Kostrzewa R. (1989): Breeding biology of kestrels (*Falco tinnunculus*) in Eastern Westphalia (West Germany). - *J. Ornithol.* 130: 229-238.
- Kostrzewa R., Kostrzewa A. (1997): Der Bruterfolg des Turmfalken *Falco tinnunculus* in Deutschland: Ergebnisse 1985-1994. - *J. Ornithol.* 138: 73-82.
- Luniak M., Nowicki W., Pliit J. (2002): [Ornithological atlas of Warsaw]. (in Polish).
- Meijer T., Deerenberg C., Daan S., Dijkstra C. (1992): Egg-laying and photorefractoriness in the European Kestrel *Falco tinnunculus*. - *Ornis Scand.* 23: 405-410.
- Nikiforov S.E., Yaminski B.V., Shklyarov L.P. (1989): [Birds of Belarus]. Minsk. (in Russian).
- Nilsson S. G. (1984): Clutch size and breeding success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in natural tree-holes. - *Ibis*. 126: 407-410.
- Pikula J., Beklova M., Kubik V. (1984): The nidobiology of *Falco tinnunculus*. - *Acta Sc. Nat. Brno*. 18: 1-55.
- Pinowska B., Barkowska M., Pinowski J., Hahn K.-H., Lebedeva N. (2002): The effect of egg size on hatching rate in Tree Sparrow *Passer montanus* (study in Central Poland). - *Acta Ornithol.* 37: 7-14.
- Plesnik J. (1985): [Ecology of a urban population of the

- Kestrel (*Falco tinnunculus*). - Sitko J., Trpak P. (eds). Dravci 1985. Sbor. Ref. Celost. Konf. Prerov 14-16.11.1985. 161-192. (in Czech).
- Plesnik J., Dusik M. (1994): Reproductive output of the Kestrel *Falco tinnunculus* in relation to small mammal dynamics in intensively cultivated farmland. - Meyburg B.-U., Chancellor R. D. Raptor Conservation Today. WWGP/The Pica Press. 61-65.
- Ratcliffe D. (2000): The Peregrine Falcon. T. & A.D. Poyser.
- Rejt Ł. (2001a): Peregrine Falcon and Kestrel in urban environment – the case of Warsaw. - Gottschalk E., Barkow A., Muchlenberg M., Settele J. Naturschutz und Verhalten. UFZ-Bericht 2: 81-85.
- Rejt Ł. (2001b): [The synurbization of Kestrel *Falco tinnunculus* – a sketch of a new population]. - Indykiewicz P., Barczak T., Kaczorowski G. Bioróżnorodność i ekologia populacji zwierzęcych w środowiskach zurbanizowanych. NICE, Bydgoszcz. 221-228. (in Polish).
- Rendell W.B., Robertson R.J. (1993): Cavity size, clutch-size and the breeding ecology of Tree Swallow *Tachycineta bicolor*. - Ibis. 135: 305-310.
- Robertson R.J., Rendell W.B. (1990): A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nesting birds, the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*), in nest boxes and natural cavities. - Can. J. Zool. 68: 1052.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E. (1995): Density, nest spacing, breeding success and diet Kestrel, *Falco tinnunculus* urban population. - Ibis. 137: 47-52.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E. (1996): Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* urban, suburban and rural areas in Central Italy. - Acta Ornithol. 34: 53-58.
- Soler M., Soler J.J. (1996): Effects of experimental provisioning on reproduction in the Jackdaw *Colocephalus bairdii*, a semi-colonial species. - Ibis. 138: 383.
- Stewart L.M., Robertson R.J. (1999): The role of clutch size in the evolution of clutch size in Tree Swallow. - Auk. 116: 553-556.
- Village A. (1990): The Kestrel. T. & A.D. Poyser.
- Wiebe K.L., Bortolotti G.R. (1995): Egg size and clutch size in the reproductive investment of American Kestrels. - J. Zool. Lond. 237: 285-301.
- Zieliński P., Bańbura J. (1998): Egg size variation in Barn Swallow *Hirundo rustica*. - Acta Ornithol. 36: 191-196.
- Zubarovskiy V.M. (1977): [Fauna of Ukraine. V. Birds of Prey.] Kyiv. (in Ukrainian).

Державний агроекологічний університет (м. Житомир), Державний природознавчий музей НАН України (м. Львів), Державне управління екології і природних ресурсів в Житомирській області, Українське товариство охорони птахів, Поліський природний заповідник проводять II Міжнародну науково-практичну конференцію "Обліки птахів: підходи, методики, результати" 26-30.04.2004 р.

#### Тематика конференції:

- стан вивчення структури населення птахів різних біотопів;
- структура біотопів як місцеперебування птахів та їх класифікація;
- методика обліку лісових, біляводних, водоплавних, степових та птахів населених пунктів і агробіоценозів;
- особливості проведення обліків птахів на заповідних територіях;
- облік мисливських птахів;
- виявлення та облік червонокнижних та рідкісних видів;
- облік птахів-мігрантів;

• основи статистичної обробки результатів обліків;

• результати обліків, досвід та прогностично-типологічна організація населення птахів;

• орнітогеографічне районування картографія населення птахів;

• науковці та аматори: пошуки спільних підходів та можливостей у обліках птахів

• питання термінології облікових даних;

• вивчення обліків птахів у програмних навчальних закладах;

• обліки птахів за слідами життєдіяльності.

Робочі мови конференції – українська, російська, англійська.

#### Адреса оргкомітету:

Цицюра Володимир Костянтинович  
Державний агроекологічний університет  
факультет лісового господарства. Став  
бульвар, 7, м. Житомир, Україна, 1000.  
E-mail: A.Guziy@academy.zt.ua.

PLSKI JOURNAL OF ECOLOGY (1943-1944)	37	115-116	1987
---	----	---------	------

Regular quarterly journal issues

Author: RUFF, Robert RICHARDSON, RICHARDSON, Robert  
 Robert RUFF, RICHARDSON, Robert

Address: Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences,  
 Wilczak 25, 60-422 Poznań, Poland, e-mail: ruff@poczta.poznan.pl  
 Department of Zoology, Institute of Zoology, University of Wrocław,  
 Szczytna 5, 50-136 Wrocław, Poland  
 ruff@poczta.poznan.pl

## DOES EGG SEX RATIO IN URBAN KESTRELS (*FALCO TINNUNCULUS*) DEVIATE FROM PARITY?

**ABSTRACT.** I tested the hypothesis that urban kestrels (*Falco tinnunculus*) are not biased towards sex allocation gradients (from rural areas to urban) during their egg laying. Blood samples of 437 nestlings were collected on 175 nests. Sex of nestlings was determined using a multiple-PCR technique. Sex ratio among broods in Warsaw (100% male) was 5:5 and did not differ significantly from parity (50:50) among broods at the beginning and at the end of the breeding season. Proportion of males was significantly higher than in the middle of the season. Sex ratio was significantly different along the urbanization gradient. Proportion of males in broods in the center was reduced only 44% compared to the extreme case when males comprised 63% of chicks. Possible influence of laying date, local conditions as well as population size and location is discussed. For measuring the level of PCR in small amounts of blood (approximately 1 nm<sup>3</sup>) was collected from the brachial vein from 37 individuals (17 broods). All samples from a particular nest were pooled together to increase the probability of successful analysis. Among seven broods (pooled data for nests with complete and partial hatching) contamination of PCR in nestlings' blood was low (average level of PCR was 56.1 ppm, range 0-152.0). A trend toward decreasing proportion of males among broods with higher PCR-contamination was found to be insignificant. Probably level of

pollution is not as high as DNA. Blood depends on sex allocation strategy of nestling sex ratio.

**KEY WORDS:** Kestrel, Falco tinnunculus, egg sex ratio, parity, urbanization

### INTRODUCTION

The offspring sex ratio (proportion of males among total offspring) deviates from parity (e.g. Clutton-Brock 1991). However, using theory (Trivers, 1972) predicts that sex ratio have been severely skewed (e.g. Kvarnemo et al. 1997, Ewins et al. 1997). Life history, parental investment (Trivers and Willard 1973), local competition for resources between parent and offspring (Kvarnemo 1996), species life history traits (Ewins et al. 1996), and intrasexual competition for the nest site (Smallwood and Smallwood 1998) are among the most conspicuous hypotheses to explain the skewness of biased sex ratios. Clutton et al. (1997) explained the trends in sex ratio of the different fetus sex ratio of males and females. Since the sex ratio of body axes can be affected by different ecological conditions, the study of pos-

**ZALĄCZNIK II**



POLISH JOURNAL OF ECOLOGY (Pol. J. Ecol.)	53	1	105-111	2005
--	----	---	---------	------

Regular research contribution

Lukasz REJT<sup>1</sup>, Alicja Gryczyńska-SIEMIĄTKOWSKA<sup>2</sup>,  
Robert RUTKOWSKI<sup>1</sup>, Arleta MALEWSKA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences  
Wilcza 64, 00-679 Warsaw, Poland, e-mail: luka@miiz.waw.pl

<sup>2</sup>Department of Ecology, Institute of Zoology, University of Warsaw  
Banacha 2, 02-097 Warsaw, Poland

\*corresponding author

## DOES EGG SEX RATIO IN URBAN KESTRELS (*FALCO TINNUNCULUS*) DIFFER FROM PARITY?

**ABSTRACT:** Paper tests the hypothesis that urban kestrels (*Falco tinnunculus*) are sex biased connected with urbanization gradient (central zone vs suburbs), laying date and level of PCB-contamination. Blood samples of 158 nestlings were collected on FTA cards. Sex of nestlings was determined using a multiplex PCR technique. Egg sex ratio among kestrels in Warsaw (Poland) was 51% and did not differ significantly from parity ( $n = 34$  nests). Among broods at the beginning and at the end of the breeding season proportion of males was significantly higher than in the middle of the season. Sex ratio was significantly different along the urbanization gradient. Proportion of males in broods at the central zone reached only 44% contrary to the external zone where males composed 65% of chicks. Possibly influence of laying date, female condition as well as population size and isolation is discussed. For assessing the level of PCBs small amount of blood (approximately 1 mm<sup>3</sup>) was collected from the brachial vein from 83 individuals (17 nests). All samples from a particular nest were pooled together to increase the possibility of successful analysis. Among most broods (pooled data for nests with complete and partial hatching) contamination of PCBs in nestlings' blood was low (average level of PCBs was 55.1 ppm, range: 0-252.8). A trend toward decreasing proportion of males among broods with higher PCB-contamination was found to be insignificant. Probably level of

organic contamination in chicks' blood depends more on pollution existing in rural hunting areas and is not directly connected with nest site and its close vicinity.

**KEY WORDS:** Kestrel, *Falco tinnunculus*, egg sex ratio, primary sex ratio, urban area

### 1. INTRODUCTION

The offspring sex ratio (proportion of males) among birds seldom deviates from parity (e.g. Clutton-Brock 1986). However, among several species, from passerines to owls, biased sex ratios have been recently recorded (e.g. Komdeur *et al.* 1997, Ewen *et al.* 2002). Differential parental investment (Trivers and Willard 1973), local competition for resources between parent and offspring (Komdeur 1996), species life history traits (Daan *et al.* 1996), and intra-sexual competition for the nest site (Smallwood and Smallwood 1998) are among the most common hypotheses to explain the adaptiveness of biased sex ratios. Dijkstra *et al.* (1990) explained the trends in sex ratio of the different future reproductive output of males and females. Since the reproductive output of both sexes can be affected by different ecological conditions, the study of pos-

sible sex-ratio variation between populations in different environments has been of great importance (Tella *et al.* 1996a). Previous studies have found that the sex ratio varies according to sequence of laying or hatching order (Ankney 1982, Velando *et al.* 2002), clutch or brood size (Byholm *et al.* 2002, Verboven *et al.* 2002), laying date (e.g. Pen *et al.* 1999, Griggio *et al.* 2002, Velando *et al.* 2002) as well as environmental variables (e.g. Olsen and Cockburn 1991, Wiebe and Bortolotti 1992, Ewen *et al.* 2002), and age of both male (Risch and Brinkhof 2002) and female (Heg *et al.* 2000). For several species from periwinkle to turtles it has been found, that levels of polychlorinated biphenyls (PCBs) or heavy metals body contamination can affect offspring sex ratio (e.g. Bergeron *et al.* 1994, Crews *et al.* 1995, Park *et al.* 1999). It is also known that environmental chemicalization was responsible for decline the proportion of males among some human populations (Vartiainen *et al.* 1999). Animal populations inhabiting urbanized areas are extremely liable to contamination (e.g. Karolewski 1981, Gillbert 1989). Therefore the first hypothesis tested in this paper has been based on assumption that urban kestrels *Falco tinnunculus* are sex biased connected with contamination level.

As it has been obtained in several studies, also female body condition can affect sex of nestlings (e.g., Olsen and Cockburn 1991, Clout *et al.* 2002, Alonso-Alvarez and Velando 2003). Tella *et al.* (1996b) found in Lesser Kestrel *Falco naumanni* that urban pairs had a significantly lower productivity caused by longer distance to hunting areas in comparison with rural population. We decided to compare the nestlings sex ratio in two groups of urban kestrels – those ones nesting in central part of a town and the suburban ones. Warsaw kestrels hunt predominantly upon small rodents caught in outskirts (Romanowski 1996), therefore it is highly possible that pairs coming from the central part of the town, having longer distance to hunting areas are in worse body condition as compared to suburban pairs at the beginning of the breeding season.

As far as we know all studies concerning the sex ratio have been done among populations living in natural environments. There

is no data from urban habitat (Dhondt 1970). Most authors have discussed benefits from adjustment to urban life – availability of food, plenty of nest sites, lack of predators and competitors etc. (e.g. Andrzejewski *et al.* 1978, Gehlbach 1996). This study can assess possible negative effects of inhabiting this new environment.

## 2. MATERIAL AND METHODS

In 2002 and 2003 we collected blood samples from 158 kestrel nestlings (permission of Ethic Commission No. 157/2002) originating from 34 nests situated within Warsaw, central Poland (21°E5°23'N). Nests were classified as belonging to two zones (see Goszczyński *et al.* 1993): the central zone (within a radius of 10 km from central point of the city) and the external zone (over 10 km from city center).

Blood samples of all nestlings were collected on FTA cards (FTA Gene Guard System, Life Technologies). Control blood and feathers samples were also collected from one adult male and female kept in Warsaw Zoo.

Incubation among kestrels starts usually at the third egg and chicks hatch about 31 days later with a range of 26–34 days (Village 1990). In Warsaw available nests were inspected every day during laying to assess the exact laying date of each egg. Laying date of the first egg was calculated according to Village (1990) assuming a laying interval of two days. For 19 nests date of first egg laying has been obtained. In 2002 kestrels started laying in the last 10-day-period (decade) of March. In one nest eggs were laid extremely late – in the end of May. In 2003 kestrels started laying eggs in the second decade of April; the last pair initiated laying in the second decade of May.

Hatching order i.e. the first, the second and the last chick was established for 18, 12 and 17 nests, respectively.

Verboven *et al.* (2002) reported that particular females did not produce clutches with the same sex ratio every time they bred. Therefore, data collected in subsequent years at the same nest sites were pooled together in this study.

### 2.1. DNA isolation and molecular sex identification

DNA was isolated from FTA cards following manufactures protocol. In one case (dead nestling) DNA was extracted from muscles using GenElute Mammalian Genomic DNA Miniprep Kit (Sigma). DNA from feathers was extracted using QIAamp DNA Mini Kit (QIAGEN).

**Primers for multiplex PCR.** Sex of nestlings was determined using a multiplex PCR technique. Primers for PCR reaction were designed using Primer 3 (primer3\_www.cgi ver. 2.0) programme, based on kestrel sequences of intron A in chromo-helicase-DNA-binding protein1 gene on the Z chromosome (CHD1Z) and intron A in chromo-helicase-DNA-binding protein 1 gene on the W chromosome (CHD1W) deposited in GenBank (AF 364554 and AF 364553, Montell *et al.* 2001). One pair of primers (ZA1 and ZA2) was designed to amplify a 397bp fragment of CHD1Z intron A, and another pair (WA1 and WA2) to amplify a 202bp fragment of CHD1W intron A. Reliability of this method was verified using DNA from known-sex kestrels, on material isolated both from blood collected on FTA card and from feathers. Primers were found to amplify specific fragments of CHD genes that were visualized using electrophoresis of PCR products as two bands in female and one in male. Primer sequences were as follow: ZA1: 5'-GCCATGAAGCTTTGATCTTG-3'; ZA2: 5'-TCACCTGCCAAAACCATTTAT-3'; WA1: 5'-TCAAGAAGCCTTGTCTTTACC-3'; WA2: 5'-AGTTGCCAAAACAACCTCTGG-3'.

**Multiplex PCR condition.** A small section of the FTA card was placed in a 200 µl PCR tube. The 50µl PCR reaction mixture contained 25µl of REDTaq PCR ReadyMix (Sigma), 19µl of water, 10 pmol of ZA1, 10 pmol of ZA2 primers, 20 pmol of WA1 and 20 pmol of WA2 primers. The following PCR profile was used in a Techne Touchgene thermo cycler: initial denaturation – 3 min in 94°C; 35 cycles of 30s in 94°C, 45s in 50°C, 45s in 72°C; one cycle of 30s in 94°C, 1 min in 50°C, 5 min in 72°C.

**Electrophoresis and sex identification.** PCR products were separated in 1.5% agarose (Sigma) gel at 60V for approximately 40min

in a Tris-borate-EDTA buffer (0.445M Tris borate, 0.01M EDTA, pH 8.3). Each gel for each reaction contained a 100bp DNA Ladder (GeneRuler, Fermentas) as a size standard and a negative control without DNA. Agarose gels were stained with ethidium bromide and PCR products were visualised under ultraviolet light. Sex determination was based on the number of bands for a particular sample. Two bands (397 bp and 202 bp) indicated presence of W and Z chromosomes in individual's genome, thus female; one band (397 bp) indicated presence of Z chromosome only, thus male. Electrophoretical analysis was documented using a Kodak Electrophoresis Documentation and Analysis System (EDAS) 290.

**PCB level.** A small amount of blood (approximately 1 mm<sup>3</sup>) was collected from the brachial vein from 83 individuals (17 nests). All samples from a particular nest were pooled together to increase the possibility of successful analysis of the level of PCBs.

Samples were injected on a UNICAM 610 gas chromatograph equipped with a electron capture detector (ECD) and BPX-5 30m capillary column (0.25 µm ID). Argon (Praxair) was used as carrier and the make-up gas. The split-time was 2 min. and the injector temperature was 220°C. The temperature program was as follows: 80°C (hold 2 min.); 80–190°C (30°C/min.); 190–280°C (6°C/min.); 280°C (hold 1 min.); 280–310°C (6°C/min.); 310°C (hold 10 min.); total run time was 40 min. The detector-temperature was 320°C. The PCB-standard was made of Aroclor 1254 (concentration 10 ng/µl).

### 3. RESULTS

Egg sex ratio (i.e. proportion of males in broods where all chicks hatched reflecting sex ratio at egg laying) among kestrels in Warsaw was 51.4% (n = 109) and did not differ significantly from parity. The sex ratios in 2002 and 2003 did not significantly differ from each other and were 50% and 53%, respectively ( $\chi^2 = 0.118$ , df = 1,  $P = 0.732$ , n = 109). Among broods where at least one egg remained unhatched (n = 34) proportion of males reached 63% but difference from parity was not statistically significant ( $\chi^2 = 0.497$ , df = 1,  $P = 0.481$ , n = 34). Among broods where

at least one chick did not survive until fledging ( $n = 3$ ) females predominated (70%), but sample size was too small to make any sensible comparisons ( $\chi^2 = 1.67$ ,  $P = 0.197$ ,  $n = 12$ ) (Table 1).

Among most broods (pooled data for nests with complete and partial hatching) contamination of PCBs in nestlings' blood was low (average level of PCBs was 55.1 ppm, range: 0–252.8,  $n = 14$ ). Comparison between central (97.1 ppm, range: 0–252.8,  $n = 6$ ) and external (23.5 ppm, range: 0–107.2,  $n = 8$ ) zones showed that the difference was insignificant (U-test,  $U = 16.5$ ,  $P = 0.33$ ). The highest level of PCB contamination was found in three nest sites from the central zone (143.9 ppm, 170.3 ppm, and 252.8 ppm). We observed a trend toward decreasing proportion of males among broods with higher contamination, but it was not significant ( $r = -0.3206$ ,  $F = 1.3749$ ,  $n = 14$ ).

Sex ratio among broods in the two studied zones was significantly different. Propor-

tion of males in broods in the central zone reached only 44% compared to the external zone where males composed 65% of chicks ( $\chi^2 = 4.695$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.03$ ,  $n = 109$ ).

When all nests with 100% hatching were compared it was found that sex ratio changed thorough the course of the breeding season. Among broods at the beginning and at the end of the season proportion of males was significantly higher than in the middle of the season (Fig. 1). Among nests from the central part of the city such a trend was not observed ( $R^2 = 0.17$ ,  $P = 0.39$ ,  $n = 13$ ). Among nests from the external zone such trend was found ( $R^2 = 0.79$ ,  $P = 0.02$ ,  $n = 6$ ).

Males predominated among broods of 7 chicks, parity was found among 6-chicks broods; among broods of 5 chicks only 20% of chicks consisted of males ( $\chi^2 = 5.802$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.055$ ,  $n = 37$ ), but this pattern was found only for early clutches. For those laid later during the season there were no significant differences ( $\chi^2 = 0.914$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.633$ ,

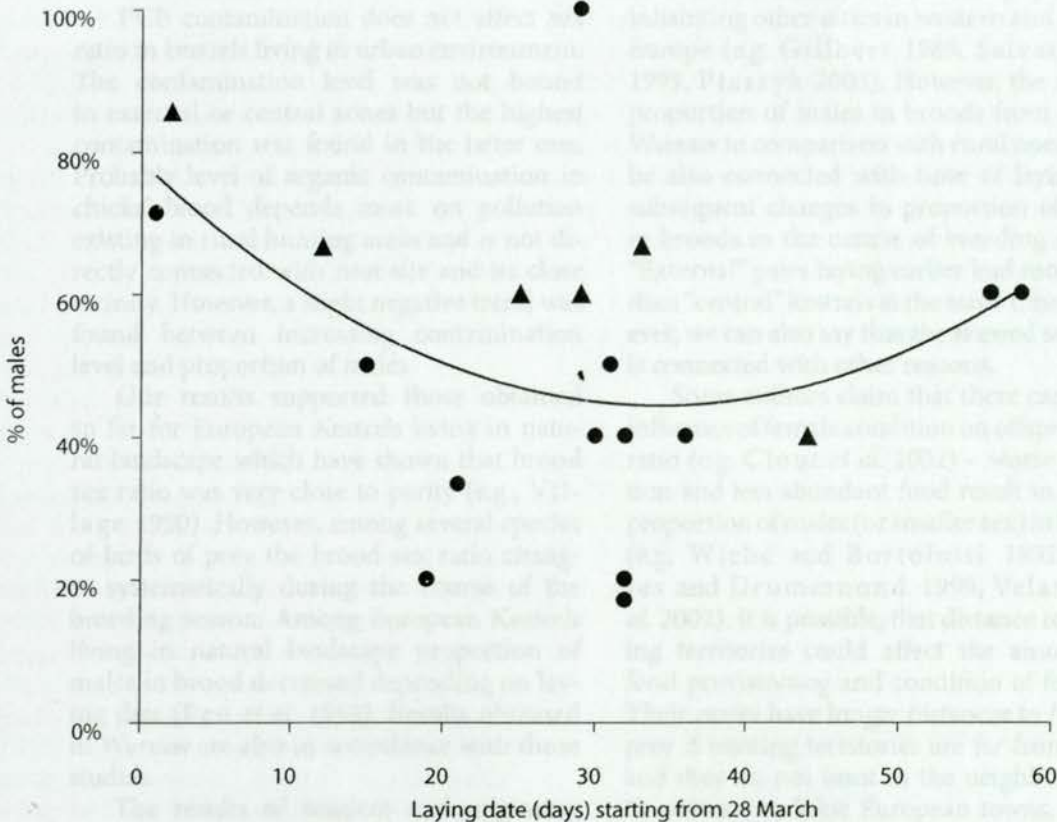


Fig. 1. Overall proportion of males among kestrels (*Falco tinnunculus*) broods in Warsaw during the laying period. First laying – 28 March. Triangles – external zone, dots – central zone.

Table. 1. Sex ratio (% of males) in Warsaw kestrels (*Falco tinnunculus*). 100%H – nests where all eggs hatched, <100%H – nests where at least one egg remained unhatched, D – nest with at least one nestling died, N – number of broods.

Year	100%H	<100%H	D
2002	50 (N = 20)	58 (N = 6)	33 (N = 3)
2003	53 (N = 14)	63 (N = 5)	-
$\chi^2$	$P = 0.73$	$P = 0.74$	

$n = 72$ ). Among first hatchlings there were only 22% males while among chicks hatched subsequently males composed 67% ( $\chi^2 = 6.039$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.049$ ,  $n = 47$ ). There were no differences in 2002 and 2003 in both, the last hatched ( $\chi^2 = 0.084$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.0772$ ,  $n = 17$ ) and the first hatched ( $\chi^2 = 1.286$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.257$ ,  $n = 18$ ) chicks.

#### 4. DISCUSSION

PCB contamination does not affect sex ratio in kestrels living in urban environment. The contamination level was not bound to external or central zones but the highest contamination was found in the latter one. Probably level of organic contamination in chicks' blood depends more on pollution existing in rural hunting areas and is not directly connected with nest site and its close vicinity. However, a slight negative trend was found between increasing contamination level and proportion of males.

Our results supported those obtained so far for European Kestrels living in natural landscape which have shown that brood sex ratio was very close to parity (e.g., Village 1990). However, among several species of birds of prey the brood sex ratio changes systematically during the course of the breeding season. Among European Kestrels living in natural landscape proportion of males in brood decreased depending on laying date (Pen *et al.* 1999). Results obtained in Warsaw are also in accordance with those studies.

The results of resident and migrating population of European and American Kestrels comparison showed that proportion of

males in resident populations of both species increased at the beginning of the breeding season. Such a phenomenon was not observed among migrating populations. Laaksonen (2003) suggested that the difference could be reflected in an advantage of early-fledged males in the competition for limited breeding sites in resident populations, while it would not be true for the migratory ones. Our results confirmed thesis that kestrels in Warsaw are resident, similar to populations inhabiting other cities in western and central Europe (e.g. Gillbert 1989, Salvati *et al.* 1999, Ptaszyk 2003). However, the smaller proportion of males in broods from central Warsaw in comparison with rural ones might be also connected with time of laying and subsequent changes in proportion of males in broods in the course of breeding season. "External" pairs laying earlier had more sons than "central" kestrels at the same time. However, we can also say that the skewed sex ratio is connected with other reasons.

Some authors claim that there can be an influence of female condition on offspring sex ratio (e.g. Clout *et al.* 2002) – worse condition and less abundant food result in higher proportion of males (or smaller sex) in broods (e.g. Wiebe and Bortolotti 1992, Torres and Drummond 1999, Velando *et al.* 2002). It is possible, that distance to hunting territories could affect the amount of food provisioning and condition of females. Their mates have longer distances to fly with prey if hunting territories are far from nests and they do not hunt in the neighborhood. In contrast to West European towns, where kestrels hunt upon the birds (e.g. Salvati *et al.* 1999), in Warsaw majority of kestrels

prey consists of voles taken mostly in outskirts (Romanowski 1980, Rejt 2001). It may be also the factor greatly affecting food provisioning both for female in pre-incubating period. As female condition, and thereby her capacity to produce high quality eggs, declined, she progressively skewed the sex ratio of her eggs toward smaller sex (Nager *et al.* 1999). In Warsaw among nestlings from central part of the city females predominated while males predominate in outskirts. Therefore, results obtained in Warsaw are different from expected – females from central Warsaw have more daughters, then were in better condition than females from external sites. It could be connected with numerous potential prey – birds available for kestrels nesting within center of the town: sparrows (*Passer* spp.), tits (*Parus* spp.) and swifts (*Apus apus*) (Rejt 2001). But it is highly improbable that bird prey, even if abundant, could improve the females condition more than the voles. Moreover, voles are the dominant prey group also among kestrels from the central part of the city (Romanowski 1996, Rejt 2001). Small passerine fledglings become available for Kestrels just after the first egg laying (beginning of May, Mackowicz *et al.* 1970), so it cannot affect the condition of females during laying.

Among European kestrel chicks females are ca. 20% heavier than males (e.g. Visser *et al.* 2000). Laaksonen (2003) claims that kestrel females are “most costly sex” to be reared. In central Warsaw situated farther from hunting territories a long gap between feedings could negatively affect the smaller sex – males. Males chicks can also suffer more when female joins her mate for hunting. Adult males do not feed chicks – in most cases left prey in the nest. Larger and more operative females can utilize it more than smaller and weaker males (Laaksonen 2003). An earlier analysis of within-brood food allocation indicated that when food is scarce and food items are small, bigger female chicks can monopolize prey deliveries by taking over the position closest to the providing parent (Fargallo *et al.* 2002). Larger females probably can also show an aggressive behavior towards smaller males when bad food conditions are noted, as it was observed among other species (see Velando *et al.* 2002). Badyaev *et al.* (2002)

reported that among House Finch (*Carpodacus mexicanus*) chicks which hatched as first larger sex predominated. In Warsaw a similar phenomenon was observed – most first hatched chicks were females. This fact could also heavily affect the survival of chicks. In such highly asynchronous species like kestrel chicks hatched first have undoubtedly better chances for survival (Gowaty 1991). It can significantly affect the sex proportion in population.

It is possible that the skewed sex ratio is connected with other reasons than discussed above. Some authors suggested that skewed sex ratio could be connected with population size (e.g. Hayashi and Nishida-Umehara 2000). Urban population can be isolated from other populations of the same species (Karolewski 1981) and it is well known that also inbred could also affect the sex ratio (review in Laikre 1996). Preliminary results on genetic heterogeneity and allelic segregations in Warsaw kestrels suggest that the isolation can be the real fact (Rejt *et al.* 2004). Therefore results obtained in this study can also indicate influence of these factors. It was also claimed that mating systems could affect the sex ratio of nestlings (e.g. Bednarz and Hayden 1991). Polygyny is a rare event among kestrels and occurs in only about 7% of pairs (Village 1990). However, it is known that high density and close breeding can affect the proportion of polygyny and polyandry (Wink and Dyrz 1999). Perhaps urban environment enhance the possibility of occurrence “abnormal” mating systems due to high number of close breeding pairs.

ACKNOWLEDGEMENTS A.G. was supported by University Grant No 1601/11/2003. Ms Patrycja Jagólkowska is thanked for valuable help during laboratory analysis. Mr Tomasz Ołędzki is thanked for language verification of the manuscript.

## 5. REFERENCES

- Alonso-Alvarez C., Velando A. 2003 – Female body condition and brood sex ratio in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans* – Ibis, 145: 220–226.
- Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. 1978 – Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius* I. Characteristics of

- populations in urbanization gradient – *Acta Theriol.*, 23: 341–358.
- Ankney C. D. 1982 – Sex ratio varies with egg sequence in Lesser Snow Geese – *Auk*, 99: 662–666.
- Badyaev A.V., Hill G. E., Beck M. L., Dervan A. A., Duckworth R. A., McGraw K. J., Nolan P. M., Whittingham L. A. 2002 – Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird – *Science*, 295: 316–318.
- Bednarz J. C., Hayden T. J. 1991 – Skewed brood sex ratio and sex-biased hatching sequence in Harris's Hawks – *Am. Nat.*, 137: 116–132.
- Bergeron J., Crews D., McLachlan J. A. 1994 – PCBs as environmental estrogens: turtle sex determination as a biomarker of environmental contamination – *Env. Health Perspect.*, 102: 780–781.
- Byholm P., Brommer J. E., Saurola P. 2002 – Scale and seasonal sex-ratio trends in northern goshawk *Accipiter gentilis* broods – *J. Avian Biol.*, 33: 399–406.
- Clout M. N., Elliot G. P., Robertson B. C. 2002 – Effects of supplementary feeding on the offspring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot – *Biol. Conserv.*, 107: 13–18.
- Clutton-Brock T. H. 1986 – Sex-ratio variation in birds – *Ibis*, 128: 317–329.
- Crews D., Bergeron J. M., MacLachlan J. A. 1995 – The role of estrogen in turtle sex determination and the effect of PCBs – *Environ. Health Perspect.*, 103: 73–77.
- Daan S., Dijkstra C., Weissing F. J. 1996 – An evolutionary explanation for seasonal trends in avian sex ratios – *Behav. Ecol.*, 7: 426–430.
- Dhondt 1970 – The sex ratio of nestling great tits – *Birds Study*, 17: 282–286.
- Dijkstra C., Daan S., Buker J. B. 1990 – Adaptive seasonal variation in the sex-ratio of Kestrel broods – *Funct. Ecol.*, 4: 143–147.
- Ewen J., Crozier R., Cassey Ph., Jones D., Robertson R., Clarke M. F. 2002 – Facultative control of offspring sex in the cooperatively breeding bell miner, *Manorina melanophrys*. – 23<sup>rd</sup> Int. Ornithol. Congress, Beijing, pp. 148.
- Fargallo J. A., laaksonen T., Pöyri V., Korpimäki E. 2002 – Inter-sexual differences in the immune response of Eurasian kestrel nestlings under food shortage – *Ecology Letters*, 5: 95–101.
- Gehlbach F. R. 1996 – Eastern Screech Owl in suburbia: a Model of raptor Urbanization (In: Raptors in human landscapes, Eds: Bird D. M., Varland D. E., Negro J. J.) – Academic Press, pp. 69–76.
- Gillbert O. L. 1989 – The ecology of urban habitats – Chapman & Hall.
- Goszczyński J., Jabłoński P., Lesiński G. 1993 – Variation in diet of Tawny Owl *Strix aluco* L. along an urbanization gradient – *Acta Ornithol.*, 27: 113–123.
- Gowaty P. A. 1991 – Facultative manipulation of sex ratios in birds. Rare or rarely observed? – *Current Ornithol.*, 8: 141–171.
- Griggio M., Hamerstrom F., Rosenfield R. N., Tavecchia G. 2002 – Seasonal variation in sex ratio of fledgling American Kestrels: a long term study – *Wilson Bull.*, 114: 474–478.
- Hayashi Y., Nishida-Umehara Ch. 2000 – Sex ratio among fledglings of Blakiston's Fish Owls – *Jpn. J. Ornithol.*, 49: 119–129.
- Heg D., Dingemanse N. J., Lessells C. M., Mateman A. C. 2000 – Parental correlates of offspring sex ratio in Eurasian Oystercatchers – *Auk*, 117: 980–986.
- Karolewski M. A. 1981 – Specyfika i status ekologiczny miasta [Specific character and ecological status of the town] – *Wiad. Ekol.*, 27: 3–35.
- Komdeur J. 1996 – Facultative sex ratio bias in the offspring of the Seychelles Warblers – *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*, 263: 661–666.
- Komdeur J., Daan S., Tinbergen J., Mateman Ch. 1997 – Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs – *Nature*, 385: 522–525.
- Laaksonen T. 2003 – Life history strategies of birds of prey in a variable environment – PhD. Thesis, Ann. Univ. Tur. Ser. AII, vol. 157, Turku.
- Laikre L. 1996 – Genetic processes in small populations – PhD thesis. Stockholm Univ.
- Mackowicz R., Pinowski J., Wieloch M. 1970 – Biomass production by House Sparrow (*Passer d. domesticus* L.) and Tree Sparrow (*Passer m. montanus* L.) population in Poland – *Ekol. Pol.*, 17: 466–501.
- Montell H., Fridolfsson A., Ellegren H. 2001 – Contrasting levels of nucleotide diversity on the avian Z and W sex chromosomes – *Mol. Biol. Evol.*, 18: 2010–2016.
- Nager R. G., Managhan P., Griffiths R., Houston D.C., Dawson R. 1999 – Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 570–573.
- Olsen P. D., Cockburn A. 1991 – Female-biased sex allocation in peregrine falcons and other raptors – *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28: 417–423.

- Park K. S., Song J.-I., Choe B. L., Kim J. 1999 – Amylase polymorphism of *Littoria brevicula* from polluted and unpolluted sites, Korea – *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 63: 633–638.
- Pen I., Weissing F. J., Daan S. 1999 – Seasonal sex ratio trend in the European Kestrel: an evolutionary stable strategy analysis – *Am. Nat.*, 153: 384–397.
- Ptaszyk J. 2003 – Ptaki Poznań [Birds of Poznań] – Wydawnictwo UAM, Poznań, pp. 101–105. (In Polish)
- Rejt Ł. 2001 – Peregrine Falcon and Kestrel in urban environment – the case of Warsaw (In: *Naturschutz und Verhalten*, Eds: Gottschalk E., Barkow A., Muehlenberg M., Settele J.) – *UFZ-Bericht 2*: 81–85.
- Rejt Ł., Rutkowski R., Gryczyńska-Sięmiątkowska A. 2004 – Genetic variability of urban Kestrels in Warsaw – preliminary data – *Zoologica Poloniae*, 49: 199–209.
- Risch M., Brinkhof M. W. G. 2002 – Sex ratios of Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) broods: the importance of age in males – *Ornis Fennica*, 79: 49–59.
- Romanowski J. 1996 – On the diet of urban Kestrels (*Falco tinnunculus*) in Warsaw – *Buteo*, 8: 123–130.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E. 1999 – Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in urban, suburban and rural areas in Central Italy – *Acta Ornithol.*, 34: 53–58.
- Smallwood P. D., Smallwood J. A. 1998 – Seasonal shifts in the sex ratios of fledgling American Kestrels (*Falco sparverius paulus*): the Early Bird Hypothesis – *Evol. Ecol.*, 12: 839–853.
- Tella J. L., Donazar J. A., Negro J. J., Hiraldo F. 1996a – Seasonal and interannual variations in the sex-ratio of Lesser Kestrel *Falco naumanni* broods – *Ibis*, 138: 342–345.
- Tella J. L., Hiraldo F., Donazar-Sancho J. A., Negro J. J. 1996b – Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrels – In: Bird D., Varland D., Negro J. J. *Raptors in human landscapes*. Academic Press, pp. 53–60.
- Torres R., Drummond H. 1999 – Variability male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males – *Oecologia*, 118: 16–22.
- Trivers R. L., Willard D. E. 1973 – Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring – *Science*, 179: 90–92.
- Vartiainen T., Kartovaara L., Tuomisto J. 1999 – Environmental chemicals and changes in sex ratio: analysis over 250 years in Finland – *Environ. Health Perspect.*, 107: 813–815.
- Velando A., Graves J., Ortega-Ruano J. E. 2002 – Sex ratio in relation to timing of breeding, and laying sequence in a dimorphic seabird – *Ibis*, 144: 9–16.
- Verboven N., Käkälä M., Orell M. 2002 – Absence of seasonal variation in great tit offspring sex ratios – *J. Avian. Biol.*, 33: 138–142.
- Village A. 1990 – *The Kestrel* – AD & T Poyser, London, 280 pp.
- Visser G. H., Pen I., Dijkstra C., Krijgsveld K., Donazar J. A., Korpimäki E., Daan S. 2000 – Energetics of sexually dimorphic European kestrel chicks along a latitudinal gradient (In: *Sex allocation in a life history context*, Ed. Pen I.) – Groeningen, pp. 207–218.
- Wiebe K. L., Bortolotti G. R. 1992 – Facultative sex ratio manipulation in American kestrels – *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30: 379–386.
- Wink M., Dyrz A. 1999 – Mating systems in birds: a review of molecular studies – *Acta Ornithol.*, 34: 91–109.

*Received after revising: May, 2005.*



## Does larger-hoarding affect the condition of chicks in urban kestrels?

Lukáš REJČEK

Department of Zoology, Faculty of Science, Masaryk University of Brno, 60200 Brno, Czech Republic  
e-mail: rejcek@sci.muni.cz

**Abstract.** How long do urban kestrels need to continuously exploit their food resources to increase the frequency and regularity of feeding during the early stage of the nesting period. Twelve kestrels were situated in various parts of the city were chosen to test whether hoarding could affect the chicks' condition. Five males with 20 nestlings were provided with food — one dead mouse per chick per day (F group) and 4 (all nestlings) were kept in a control group (NF). Nestlings were weighed daily, and the length of their parents was also measured when the chicks were 11 days old. 97% of the NF nests experienced a decrease in the number of nestlings but no significant weight loss in any of the F nests. However, no significant differences were found between the parent birds in body mass or tarsus length. A possible reason for the behaviour of the adults, which could be interpreted as the regulation of the frequency of prey delivery depending on its presence or absence in the nest.

**Key words:** Kestrel, *Falco tinnunculus*, food caching, chicks' growth

### Introduction

Among kestrels *Falco tinnunculus* L., 1758 inhabiting the open landscape, hunting birds and preying on micro-mammals (birds) which in part are eaten prey — in most cases on the ground (e.g., Lohrman, 1981; Gunkel, 1982; Páramo, 1977; Vrtiška, 1985). One obvious function of caching is to store prey that has been caught more frequently than is needed to satisfy hunger. Due to caching, kestrels may maintain or even during times of increased food availability as well as ensuring that food is available for an evening meal (most obviously in winter) (Vrtiška, 1985). Urban kestrels in C. Europe hunt mainly in the outskirts of towns and their sites comprise the bulk of their prey. They may be caught up to several kilometers from the nest (e.g., Páramo et al., 1984; Bockheim, 1986; Røed & Yoccoz, 2004). Sometimes it may be hard to deliver caught prey to the chicks, especially when long-distance flights are difficult to manage. Such a phenomenon was observed in the honey buzzard *Falco sarsator* (Felsch, 1893) in Spain, where the urban population had a higher rate of chick deaths caused by starvation in comparison with rural sites (Páramo et al., 1986). Adaptors food delivery is crucial during the nesting period to ensure the development of the young. REJČEK et al. (2005) found that the feeding frequency of urban kestrels during the first two weeks of the chicks' life without any prey delivery. They stated that larger-hoarding (i.e. the central

source of food in one location) by urban kestrels and its subsequent exploitation could significantly influence the frequency and regularity of feeding during the early stage of the nesting period. They also speculated that it might become a strong factor influencing the chicks' survival.

Despite the generally obvious survival value of food storage, few studies exist that have attempted to experimentally test the influence of food storage on various components of fitness (KALAMOV & SMITH, 1990; Vrtiška et al. 2000; Hol et al., 2004) with some of these studies' results were unclear (e.g. DOWDY & KAPLAN, 2001). The most recent study carried out on field kestrels was undertaken by MARGANIS et al. (2002) who found no significant effect of experimentally feeding on chicks' body mass.

The aim of this study was to investigate whether extra food in kestrels' nests affects chicks' growth during the early nesting phase, in which these chicks have been reported to be the largest due to lower digestion (KALAMOV & SMITH, 1990). This experiment should provide an answer to the question of whether urban kestrels' hoarding during could be significantly affected by hoarding behaviour.

### ZALĄCZNIK III

#### Material and methods

The study was conducted during 2002 in Brno, Czech Republic. Twelve kestrel nests situated in vari-

## Does larder-hoarding affect the condition of chicks in urban kestrels?

Lukasz REJT

Museum & Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Wilcza 64, PL-00679 Warsaw, Poland; e-mail: luka@miiz.waw.pl

**Abstract:** Hoarding by urban kestrels and its subsequent exploitation significantly increases the frequency and regularity of feeding during the early stage of the nestling period. Twelve kestrels' nests situated in various part of the city were chosen to test whether hoarding could affect the chicks' condition. Four nests (with 22 nestlings) were provided with food — one dead mouse per chick per day (F group) and 8 (43 nestlings) were used as a control group (NF). Nestlings were weighed daily, and the length of their tarsus was also measured when the oldest chick in the nest was 11 days old. 50% of the NF nests experienced a decrease in the number of nestlings but no nestlings were lost in any of the F nests. However, no significant differences were found between the groups either in body mass or tarsus length. A possible reason was the behaviour of the adults which could be interpreted as the regulation of the frequency of prey delivery depending on its presence or absence in the nest.

**Key words:** Kestrel, *Falco tinnunculus*, food caching, chicks' growth.

### Introduction

Among kestrels *Falco tinnunculus* (L., 1758) inhabiting the open landscape, hunting birds and incubating females often cache (hide) whole or partly eaten prey — in most cases on the ground (e.g., LEAVER, 1951; CLEGG, 1971; PARKER, 1977; VILLAGE, 1998). One obvious function of caching is to store prey that has been caught more frequently than is needed to satisfy hunger. Due to caching, kestrels may continue to hunt during times of increased food availability as well as ensuring that food is available for an evening meal (most obviously in winter) (VILLAGE, 1990). Urban kestrels in C Europe hunt mainly in the outskirts of towns and thus voles comprise the bulk of their prey. Prey may be caught up to several kilometres from the nest (e.g., PIKULA et al., 1984; ROMANOWSKI, 1996; RIEGERT & FUCHS, 2004). Sometimes it may be hard to deliver enough prey for the chicks, especially when long-distance flights are difficult to manage. Such a phenomenon was observed in the lesser kestrel *Falco naumanni* (Fleisch, 1818) in Spain, where the urban population had a higher ratio of chick deaths caused by starvation in comparison with rural sites (TELLA et al., 1996). Adequate food delivery is crucial during the nestling period to ensure the development of the young. REJT et al. (2000) found that the feeding frequency of urban kestrels during the first two weeks of the chicks' lives outnumbered prey deliveries. They stated that larder-hoarding (i.e. the concen-

tration of food in one location) by urban kestrels and its subsequent exploitation could significantly increase the frequency and regularity of feeding during the early stage of the nestling period. They also speculated that it might become a strong factor influencing the chicks' survival.

Despite the seemingly obvious survival value of food storing, few studies exist that have attempted to experimentally test the influence of food storing on various components of fitness (KÄLLANDER & SMITH, 1990; VALERA et al., 2001; HOI et al., 2004) while some of these studies' results were unclear (e.g., DEWEY & KENNEDY, 2001). The most recent study carried out on rural kestrels was undertaken by MASSEMIN et al. (2002) who found no significant effect of supplementary feeding on chicks body mass.

The aim of this study was to investigate whether extra food in kestrels' nests affects chicks' growth during the early nestling phase, at which time caches have been reported to be the largest due to lower demand (KÄLLANDER & SMITH, 1990). This experiment should provide an answer to the question of whether urban kestrels' breeding biology could be significantly affected by hoarding behaviour.

### Material and methods

The study was conducted during 2002 in Warsaw, Poland (52°13' N, 21°02' E). Twelve kestrel nests situated in var-

Table 1. Body mass (*m*) and tarsus length (*t*) (means  $\pm$  SD) of kestrel chicks.

	All chicks			Only 11-day old chicks		
	F	NFnl	NFl	F	NFnl	NFl
<i>m</i> (g)	125 $\pm$ 21.58	118.3 $\pm$ 32.95	110.5 $\pm$ 20.98	137.2 $\pm$ 12.8	142.3 $\pm$ 5.8	131.0 $\pm$ 7.81
<i>t</i> (mm)	38.8 $\pm$ 3.0	36.6 $\pm$ 6.3	37.7 $\pm$ 3.23	40.7 $\pm$ 1.0	40.8 $\pm$ 1.6 <sup>a</sup>	40.3 $\pm$ 1.04
<i>n</i>	22	18	8	12	8	3

Key: F – nests supplemented with food; NFnl – control group without chicks losses; NFl – nests from control group where at least one chick died during the experiment; *n* – number of chicks measured, <sup>a</sup>*n* = 7.

ious parts of the city were used in the experiment. Four of the nests were supplemented with food (F) and 8 were used as controls (NF). In the first group, there were on average (mean  $\pm$  SD) 5.5  $\pm$  1.3 chicks per nest (4, 5, 6 and 7), in the second – an average of 5.4  $\pm$  1.1 (2  $\times$  4, 2  $\times$  5, 3  $\times$  6 and 7). Differences in the average chicks' number were not significant (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 0.17$ ,  $P = 0.86$ ). The nests were chosen randomly, but both the fed and unfed groups were located in comparable urbanised environments and were also close to each other.

All nests from the F group and most from the NF group were visited every day between 8:00 a.m. and 12:00 p.m. This is the main reason for the lower number of nestlings included in the statistical analysis. Chicks were weighed daily to the nearest 1 g starting from the day after the first one hatching. When the oldest chick in a nest was 11 days old, the tarsus length of each nestling was measured to the nearest 0.1 mm. Dead dark-coloured mice – one per chick per day – were provided to the F nests. The average weight of the mouse (mean  $\pm$  SD) was 22.3  $\pm$  6.2 g. This corresponds to approximately half of the daily food requirement of kestrel nestlings (MASMAN et al., 1989). Food provisioning started the day after the first chick hatched. Both intact and partly eaten mice from previous feedings were removed every day, as were the remains of prey from NF nests. Two F nests were continuously monitored by video cameras to follow the fate of the supplemental food.

The experiment was terminated on the 11<sup>th</sup> day after the first chick's hatching to avoid inducing premature departure from the nest. Statistics were carried out using STATISTICA 4.0. software.

## Results

In four nests from the NF group, the number of chicks changed during the experiment due to nestling mortality. Thus, the average number of chicks in the NF group decreased to 4.9  $\pm$  1.5 ( $n = 8$ ). However, differences in the number of chicks between the F and NF were still non-significant (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 0.69$ ,  $P = 0.5$ ).

Differences in the mean body mass of chicks ( $\pm$  SD) from F (125.0  $\pm$  21.6 g) and NF groups (115.0  $\pm$  29.6 g; all nests – with and without chicks' losses) at day 11 were non-significant (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 0.85$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 26$ ,  $P = 0.4$ ). The measurement of daily differences in mean body mass showed that chicks from group F were always slightly heavier, but these differences were also not significant (Fig. 1). Comparisons were also made between nests where chick

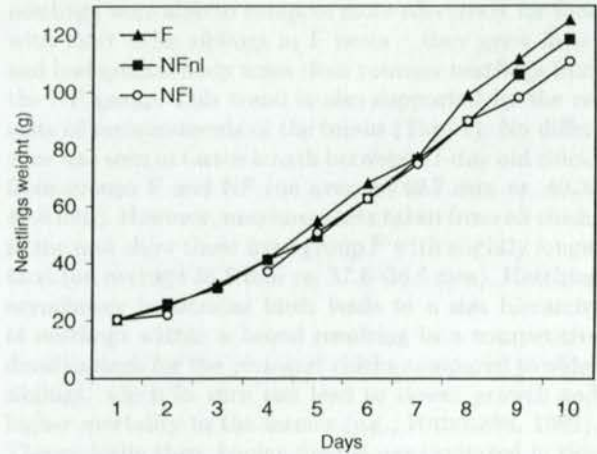


Fig. 1. Daily changes in nestlings' weight during experiment. F – nests supplemented with food, NFnl – control group without chicks losses, NFl – control group where at least one chick died during the experiment.

losses occurred with those where the number of chicks was unchanged (Tab. 1): F ( $n = 4$  nests, there were no F nests with chick losses), NF without losses (NFnl,  $n = 4$ ), NF with chick losses (NFl,  $n = 4$ ). These showed that body mass on the 11<sup>th</sup> day of the chicks' lives was not significantly different (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(2,n=48)} = 2.65$ ,  $P = 0.26$ ). Differences in the mean body mass of F and NFnl chicks at day 11 were not significant (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 0.08$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 18$ ,  $P = 0.93$ , Tab. 1). Differences between F and NFl were also non-significant, but suggested a tendency toward being lighter in the NFl (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 1.74$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 8$ ,  $P = 0.082$ , Tab. 1).

Slight but non-significant differences between F and NFnl were also found in tarsus length (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 0.72$ ,  $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 18$ ,  $P = 0.47$ , Tab. 1).

Among the oldest, i.e. 11-day-old chicks, those from NFnl nests were slightly heavier in comparison to the F group, but the difference was not significant (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 1.47$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 8$ ,  $P = 0.14$ , Tab. 1). When comparing NFl and NFnl, the mean body mass of the oldest chicks was slightly lower (Mann-Whitney *U*-test,  $Z = 2.04$ ,  $n_1 = 8$ ,  $n_2 = 3$ ,  $P = 0.04$ , Tab. 1). The tarsus length in F and NF was

Table 2. Changes in chicks body mass  $m$  (means  $\pm$  SD) in relation to brood size.

	F		NF		
	b	s	b	b <sup>a</sup>	s <sup>a</sup>
$m$ (g)	125.0 $\pm$ 23.03	125.0 $\pm$ 15.98	118.3 $\pm$ 32.95	110.6 $\pm$ 22.65	110.3 $\pm$ 22.68
$n$	18	4	18	5	3

Key: F – nests supplemented with food; NF – control group; b – nests with 5 or more nestlings; s – nests with less than 5 nestlings;  $n$  – number of nestlings measured; s<sup>a</sup> – nests where at least one chick died during the study.

similar (Mann-Whitney  $U$ -test,  $Z = 0.098$ ,  $n_1 = 12$ ,  $n_2 = 10$ ,  $P = 0.92$ ).

All nests in the study were also divided into four groups by brood size: fed with  $\geq 5$  chicks (Fb,  $n = 3$  nests), fed with  $< 5$  chicks (Fs,  $n = 1$ ), not fed with  $\geq 5$  chicks (NFb,  $n = 4$ ) and not fed with  $< 5$  chicks (NFs,  $n = 1$ ). The body mass of chicks from all groups at day 11 was compared (Tab. 2). There were no differences between the two F-groups. The mean body mass in NFb was higher than in NFs. However, differences between all the groups were non-significant (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3,n=48)} = 0.55$ ,  $P = 0.76$ ). Similar results were obtained if only nests with an unchanged number of nestlings were compared (Kruskal-Wallis ANOVA,  $H_{(3,n=48)} = 0.007$ ,  $P = 0.99$ ).

## Discussion

Indirect and some correlative evidence strongly suggests that hoarding food is important for the reproductive success of several species (KÄLLANDER & SMITH, 1990). It is known that caching increased feeding frequency during the early stage of the nestling period in raptors (HOLTHUIJZEN, 1990; REJT et al., 2000). Studies of mammals have shown that supplemental food (which could be defined as a special case of food caching) resulted in higher individual growth rates and increased survival of juveniles, among others (e.g., DESY & THOMPSON, 1983).

In the present experiment, chicks supplemented with food and those not fed differed slightly in body mass, but the differences were not statistically significant (Tabs 1, 2). Therefore, one cannot state without a doubt that extra food resulted in increased body weight and size of kestrel nestlings. However small differences observed on the 11<sup>th</sup> day of life of the nestlings may indicate a trend in this direction. This is also supported by the interim results. Over the 11 days, body mass of the chicks from the F group was greater than those from the NF group. The opposite situation was not observed (Fig. 1). The body mass of F nestlings was somewhat greater than NF only when analysing the nestlings' total weight taken together (an average of 125 g vs. 118.3 g for nests with an unchanged number of nestlings). The opposite situation was observed when only the weight of the oldest, 11-day old nestlings was compared (in nests with no losses in nestling number) (an average of 137.2 g vs. 142.3 g). This data may suggest that younger

nestlings were able to compete more effectively for food with their older siblings in F nests – they grew faster and had greater body mass than younger nestlings from the NF group. This trend is also supported by the results of measurements of the tarsus (Tab. 1). No difference was seen in tarsus length between 11-day old chicks from groups F and NF (on average 40.7 mm vs. 40.3–40.8 mm). However, measurements taken from all chicks in the nest show those from group F with slightly longer tarsi (on average 38.8 mm vs. 37.6–36.6 mm). Hatching asynchrony in altricial birds leads to a size hierarchy of nestlings within a brood resulting in a competitive disadvantage for the youngest chicks compared to older siblings, which in turn can lead to slower growth and higher mortality in the former (e.g., RICKLEFS, 1982). Theoretically then, having food stores (imitated in this experiment by the provision of extra food) could result in more even growth among all the nestlings in a clutch, resulting in greater body mass and size of the younger nestlings and, above all, a reduction in nestling loss. No nestlings were lost in any of the F nests, but 50% of the NF nests experienced a decrease in the number of nestlings during the 10-day duration of the experiment (average loss of 1 nestling, from 5.4 nestlings/nest to 4.9).

It was expected that the frequency of feedings of group F would be greater than that of group NF) and this would result in a greater and more regular provision of food to nestlings in group F (REJT et al., 2000). Due to the ongoing monitoring of two of the F nests, certain behaviours of the adults were observed which could be interpreted as the regulation of the frequency of prey delivery depending on its presence or absence in the nest. The female (and sometimes the male) removed some or all of the mice from the nest right after they had been placed there by the researcher. In subsequent hours, the male, and also the female, brought them back to the nest. Simply stated, when additional prey was present in the nest, the female did not harass the male to hunt (see also ESTES & MANNAN, 2003). The male, left alone by the female, did not hunt (or he was hunting, but the female did not take the prey from him to feed to the young). For a certain period of time, the mice provided during the experiment were the main source of food for group F young and they were fed prey caught by the adults themselves only after the store was exhausted. This is why the average frequency of feeding before providing the mice ( $0.73 \pm 0.12$  feedings/h)

and after providing the mice ( $0.87 \pm 0.14/h$ ) did not differ significantly (Mann-Whitney  $U$ -test,  $Z = 1.5$ ,  $n_1 = 7$ ,  $n_2 = 6$ ,  $P = 0.13$ ). A similar phenomenon was observed by MEIJER et al. (1988) during a pre-laying supplemental feeding experiment.

In studies done to date on birds, the availability of additional food affects several aspects of breeding biology (DIJKSTRA et al., 1982; MEIJER et al., 1988; BOUTIN, 1990; MEIJER & HALL, 1990; WIEBE & BORTOLOTTI, 1995; GEHLBACH & ROBERTS, 1997). It has been found, however, that the effects of extra food could be minimised or even cancelled out by parents' age, breeding density, food supply or weather (GEHLBACH & ROBERTS, 1997). The possible influence of these factors was not considered in this study. Nestlings' survival (i.e., level of losses) could be affected by breeding density, the urbanisation gradient, availability of natural food or its composition (e.g., energy content of different prey categories: mammals, birds or reptiles). Also, the parents' age could impact on the survival of chicks in particular nests. Because both the F and NF groups were in the same urbanisation gradient, the eventual influence of breeding density or food availability on the results of the experiment can be ruled out. Therefore, the presence or absence of additional food imitating caching was the exclusive cause of slight differences in body mass and tarsus length. The study lasted only one season, so it was not possible to assess longer term differences in store exploitation between years of different prey availability. Despite this it can be assumed that the presence of supplemental food could affect the survival rate of nestlings, the competitive success of the youngest chicks and the level of hunting activity of the parent birds.

The results obtained in this study suggest that unlike other species of raptors inhabiting the urban environment (e.g., TELLA et al., 1996), kestrels can prevent their chicks from starvation during the early stage of the nestling period. It means that conservation projects undertaken to keep these birds inside cities (by erecting nest boxes, for instance), far from hunting places do not affect negatively urban populations of this species.

#### Acknowledgements

Study was financially supported by Committee for Scientific Researches (KBN), grant No. 6P04F03421.

#### References

- BOUTIN, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Can. J. Zool.* **68**: 203–220.
- CLEGG, T.M. 1971. Kestrel hiding prey. *Scott. Birds* **6**: 276–277.
- DESY, E.A. & THOMPSON C.F. 1983. Effects of supplemental food on a *Microtus pennsylvanicus* population in Central Illinois. *J. Anim. Ecol.* **52**: 127–140.
- DEWEY, S.R. & KENNEDY P.L. 2001. Effects of supplemental food on parental-care strategies and juvenile survival of Northern Goshawks. *Auk* **118**: 352–365.
- DIJKSTRA, C., VURSTEEN, L., DAAN, C. & MASMAN, D. 1982. Clutch size and laying date in the kestrel *Falco tinnunculus*: effect of supplementary food. *Ibis* **24**: 210–213.
- ESTES, W.A. & MANNAN, R.W. 2003. Feeding behavior of Cooper's Hawks at urban and rural nests in southeastern Arizona. *Condor* **105**: 107–116.
- GEHLBACH, F.R. & ROBERTS, J.C. 1997. Experimental feeding of suburban Eastern Screech-Owl *Otus asio* has fewer effects on reproduction apart from non-experimental factors. *J. Avian Biol.* **28**: 38–46.
- HOI, H., KRISTIN, A., VALERA, F. & HOI, C. 2004. Clutch enlargement in Lesser Gray Shrikes (*Lanius minor*) in Slovakia when food is superabundant: A maladaptive response? *Auk* **121**: 557–564.
- HOLTHUIJZEN, A.M.A. 1990. Prey delivery, caching, and retrieval rates in nesting Prairie Falcons. *Condor* **92**: 475–484.
- KÄLLANDER, H. & SMITH, H.G. 1990. Food storing in birds. An evolutionary perspective. *Current Ornithol.* **7**: 147–207.
- LEAVER, D. 1951. Autumn behaviour of Kestrels. *Brit. Birds* **44**: 27–28.
- MASMAN, D., DIJKSTRA, C., DAAN, S. & BULT, A. 1989. Energetic limitation of avian parental effort: field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *J. Evol. Biol.* **2**: 435–455.
- MASSEMIN, S., KORPIMÄKI, E., PÖYRI, V. & ZORN, T. 2002. Influence of hatching order on growth rate and resting metabolism of kestrels nestlings. *J. Avian Biol.* **33**: 235–244.
- MEIJER, T., DAAN, S. & DIJKSTRA, C. 1988. Female condition and reproduction: effects of food manipulation in free-living and captive Kestrels. *Ardea* **76**: 141–154.
- MEIJER, T. & HALL, M. 1990. Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): the proximate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* **114**: 117–136.
- PARKER, A. 1977. Kestrels hiding food. *Brit. Birds* **70**: 339–340.
- PIKULA, J., BEKLOVA, M. & KUBIK, V. 1984. The nidobiology of *Falco tinnunculus*. *Acta Sci. Nat. Brno* **18**: 1–55.
- REJT, L., TURLEJSKI, K., BRONCHE, K. & TOPCZEWSKI, A.M. 2000. Can food caching increase frequency of feedings in urban kestrels *Falco tinnunculus*? *Acta Ornithol.* **35**: 217–221.
- RICKLEFS, R.E. 1982. Some consideration on sibling competition and avian growth rates. *Auk* **99**: 141–147.
- RIEGERT, J. & FUCHS, R. 2004. Insects in the diet of urban kestrels from central Europe: an alternative prey or constant component of the diet? *Ornis Fenn.* **81**: 23–32.
- ROMANOWSKI, J. 1996. On the diet of urban kestrels (*Falco tinnunculus*) in Warsaw. *Buteo* **8**: 123–130.
- TELLA, J.L., HIRALDO, F., DONAZAR-SANCHO, J.A. & NEGRO, J.J. 1996. Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel, pp. 53–60. In: BIRD, D.M., VARLAND, D.E. & NEGRO, J.J. (eds) *Raptors in urban landscapes*, Academic Press, London.
- VALERA, F., KRISTIN, A. & HOI, H. 2001. Why does the Lesser Grey Shrike (*Lanius minor*) seldom store food? Determinants of impaling in an uncommon storing species. *Behaviour* **138**: 1421–1436.
- VILLAGE, A. 1990. *The Kestrel*. T & A D Poyser, 430 pp.
- VILLAGE, A. 1998. *The Kestrel Falco tinnunculus*. BWP Update **2**: 121–136.
- WIEBE, K.L. & BORTOLOTTI, G.R. 1995. Egg size and clutch size in the reproductive investment of American kestrels. *J. Zool., Lond.* **237**: 285–301.

Received October 26, 2004

Accepted May 26, 2005



## Utilisation of unhatched eggs by urban Kestrels (*Falco tinnunculus*)

Využití nevyhlíhlých vajec u městských poštolek obecných (*Falco tinnunculus*)

REJT L.

Lukasz Rejt, Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Wilcza 64, 00-679 Warsaw, Poland, e-mail: luka@miiz.waw.pl

**ABSTRACT.** During three breeding seasons (2000-2002) observations were made on 15 Kestrel (*Falco tinnunculus*) nests containing unhatched eggs in Warsaw, Poland. In seven nests (47%) of the observed nests these eggs disappeared shortly after the last chick hatched. In one of the six kestrel nests continuously monitored by a video camera an unhatched egg was cached by parents and utilised for chicks' feeding within next 3 hours. The most likely explanation for egg-eating is connected probably with females' or chicks' energetic needs. It is possible that lack of energetic food may be the reason for the female to utilise such an unusual food item, especially in case of a high number of nestlings present in the nest.

### INTRODUCTION

Adult birds of most species consume eggshells after hatching or remove them from the nest area (e.g. CRAMP & SIMMONS 1980, ARNOLD 1992, SANDERCOCK 1996). However, the fate of unhatched eggs has been rarely investigated. This lack of information is mainly due to the difficulty of collecting sufficient data, especially if the nests and broods are checked only sporadically in the season. Given the high energetic content of eggs (DEEMING 2002) it seems likely that a female should benefit from utilising (i.e. eating) these eggs to save a valuable nutrients invested earlier in their production. On the other hand, females should avoid destroying their own eggs prematurely, when they could still hatch. The present study aimed to quantify the proportion of eaten eggs in a sample of Kestrel (*Falco tinnunculus*) broods and looked for factors associated with the decision whether and when to eat the unhatched eggs. It is highly possible that rearing larger broods females will utilise their eggs more frequently in comparison to those with smaller broods.

### MATERIAL AND METHODS

During a study on breeding ecology of an urban population of Kestrel in Warsaw, Poland (21°E, 52°23'N), conducted over three breeding seasons (2000-2002), unhatched eggs were found in 17 kestrel nests. Two of the nests were deserted after egg laying and were excluded from later analysis.

Between 2000 and 2002, six kestrel nests were continuously monitored (from egg laying to fledging) with STEP KPC-400 video cameras.

Kestrel diet was not studied detaily. However, data concerning this topic are available elsewhere (ROMANOWSKI 1996, REJT 2001).

## RESULTS

Among 15 broods taken into consideration, unhatched eggs disappeared within one week after the last chick hatched in 47% of nests (Table 1). In the remaining nests, unhatched eggs were left untouched in the nest until the chicks fledged. Average hatchling number was higher ( $4.10 \pm 1.21$ ) in nests where eggs disappeared quickly than in nests where eggs remained ( $3.1 \pm 1.36$ ), but the difference was indicative only (Mann - Whitney U - test,  $n_1 = 7$ ,  $n_2 = 8$ ,  $Z = 1.40$ ,  $P = 0.14$ ).

Among monitored nests in two of them hatching success was less than 100%, with unhatched eggs remaining among nestlings. In one of these nests, with six chicks, the female stored an unhatched egg within the nest niche three days after the last chick hatched. This occurred just after the chicks were fed with the remains of previously delivered prey. One hour later, the female fed the chicks with prey taken from the male and then stored its remains. After another two hours, she took the prey remains lying in the nest, went back for the stored egg and fed the chicks again with the egg and prey as well (Fig. 1). The whole egg - content and most of eggshell was eaten. The remains of the latter were left and trampled into bits during the female's subsequent visits. The time from egg storage to its utilisation was 3 hours and 27 min. In the other nest (with two chicks hatched) all 3 unhatched eggs were left intact. The former nest was situated in dense-built center of the city, while the latter above 8 km away, close to open areas.

**Table 1.** – The fate of eggs in Kestrels nests in Warsaw (2000-2002). D - group - nests where eggs disappeared shortly after hatching. R - group - nests where eggs remained untouched at least one week after the last chick hatching.

**Tab. 1** – Osud nevylihých vajec ve snůškách poštolek z Varšavy (2000-2002). D - group - hnízda, kde vejce zmizela krátce po líhnutí, R - group - hnízda, kde vejce zůstala netknutá nejméně po dobu jednoho týdne po vylihnutí posledního mláděte.

	N of nests	%	Eggs laid (mean $\pm$ SD)	Chicks hatched (mean $\pm$ SD)
D - group	7	47	5.4 ( $\pm$ 0.79)	4.1 ( $\pm$ 1.21)
R - group	8	53	5.1 ( $\pm$ 0.99)	3.1 ( $\pm$ 1.36)
Total	15	100		

## DISCUSSION

During the present study it was not possible to state with no doubt that addled or unhatched eggs, which disappeared from nests, were eaten or destroyed in another way. However, the short time between the last chick's hatching and egg disappearance in half of nests suggests that egg eating could have taken place. Of course, nests could be robbed by predators. Urban Kestrels often nest in close vicinity to Jackdaws (*Corvus monedula*), a common species in Warsaw (LUNIAK 1996). A study on Lesser Kestrels (*Falco naumanni*) showed that this corvid could affect the brood size of the former bird species (BILSMA et al. 1988). However, its influence is notable exclusively during egg laying and incubation (own data), so egg disappearance after hatching is not likely to result from predation by this species.



If Kestrels consume their own eggs, what is the advantage of this behaviour? As in other birds (e.g. ARNOLD 1992, SANDERCOCK 1996), the female Kestrel removes egg-shells after hatching and drops them under the nest or close by; she can also eat the egg-shells herself (e.g. CRAMP & SIMMONS 1980). For several other bird species such behaviour serves to make the nest not conspicuous (TINBERGEN et al. 1963). This could be important for Kestrels, as they often breed in open stick-nests in exposed terrain and risk brood predation by other birds. For example, the Carrion Crow (*Corvus corone*) often destroys the broods of Kestrels nesting in close proximity (KUZNETSOV 1998).

Kestrels (especially in urban areas), similar to Peregrine Falcons (*Falco peregrinus*) (RATCLIFFE 1980), do not seem to have a well-developed habit of eggshell disposal, either carrying them away or eating the remains (VILLAGE 1990). It is difficult to ascertain a specific behaviour with regard to the disposal of eggshells among the Kestrels observed in Warsaw. Continuously monitored females seemed to peck at shells for no obvious reason. Moreover, unhatched eggs are often covered by faeces and are hardly a visible signal for any predator. So, the most likely explanation for egg-eating is connected rather with the females' or the chicks' energetic needs. An egg is a valuable source of nutrients, which could be rapidly acquired through eating and which would supplement other food. On the other hand, the usually high proportion of uneaten eggs suggests that eggs may not be a useful food for Kestrels. The species normal diet of vertebrates may not predispose them to digest egg matter efficiently. Similar hypothesis was presented by SCOTT et al. (1992) for the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*), the seed- and invertebrate eating parasitic species.

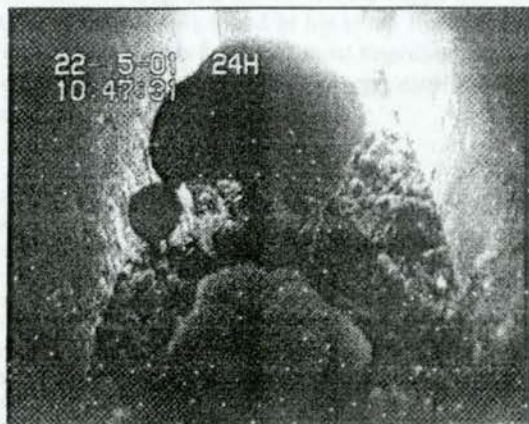


Fig.1 - The kestrel female manipulating an unhatched egg.  
Obr. 1 - Samice poštolky manipulující s nevyklíhlým vejcem.

The period of a few days after hatching is crucial for the chicks' survival. Urban Kestrels in Central Europe hunt mainly in the outskirts of towns. Voles comprise the bulk of their prey, and as noted by several authors, are sometimes captured several kilometres from the nest (e.g. PIKULA et al. 1984, ROMANOWSKI 1996). It cannot be excluded that it may be hard to deliver enough prey to the chicks, especially when long-distance

flights are particularly cost (e.g. due to large brood size, unfavourable weather conditions, or low female quality). Such a phenomenon was observed in the Lesser Kestrel, where urban populations had a higher ratio of chick mortality caused by starvation in comparison with rural sites (TELLA et al. 1996). It is possible, that different distance to hunting territories of both nests under study might be the reason for female to looking for additional food. Furthermore, the existence of food with varying energy contents in the kestrels' diet may indicate difficulty in consistently obtaining food with a high energetic content. In the first of the monitored Kestrel nests birds and reptiles comprised almost 10% of the vertebrate items delivered to the chicks. Remaining 90% was composed by voles (Author's unpubl. data). The diet composition for the nest in which the egg was fed to the chicks was not studied, but a possible lack of highly energetic food may have been the reason for the female to utilise also such an unusual food item, especially with a high number of nestlings present in the nest. Although notable difference in brood size in both groups (4.1 vs 3.1) was insignificant, the level of significance ( $P = 0.14$ ) shows a tendency towards a larger number of hatchlings in nests where eggs disappeared. In the broods with fewer nestlings the parents probably do not have to utilize additional food source to feed the chicks.

The egg-eating behaviour could be enhanced by parents' hunting efficiency. POTAPOV (1994) found for Peregrine Falcons that egg eating tended to occur in nests where the adults spent long time hunting. If the male spent more than 7 hours in a single hunt either the clutch or the nestlings were subsequently eaten by female.

The results presented here showed that almost half of unhatched eggs disappear. RATCLIFFE (1980) claimed that in Peregrines most often such eggs were broken and trampled to pieces. However, POTAPOV (1994) found in his study that almost 30% of Peregrine Falcon eggs were eaten, making this factor the most important causes of egg disappearance. The results of the present study suggest that egg eating could be more common among raptors than previously thought.

#### SOUHRN

V průběhu hnízdních sezón 2000-2002 byl u 15 párů poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) ve Varšavě sledován osud nevyfihlých vajec. V osmi hnízdech zůstala tato vejce netknutá až do vylítnutí mláďat. U sedmi hnízd (47%) tato vejce zmizela do jednoho týdne po vylíhnutí posledního mláďete. Na šesti hnízdech byla instalována videokamera. Záznamy z jednoho hnízda ukázaly, že samice uschovala nevyfihlé vejce a v následujících třech hodinách jím nakrmila mláďata. V hnízdech, kde vejce zmizela krátce po vylíhnutí ostatních mláďat byl průměrný počet vylíhlých mláďat vyšší (tab. 1), rozdíl ale nebyl statisticky významný (Mann - Whitney U - test,  $n_1 = 7$ ,  $n_2 = 8$ ,  $Z = 1.40$ ;  $P = 0.14$ ). Přestože bylo využití vajec dokumentováno jen v jednom hnízdě, v hnízdech kde vejce do týdne zmizela lze předpokládat stejné chování samice. Vzhledem ke značné nutriční hodnotě vajec je nejvíce pravděpodobné, že slouží jako doplňková potrava mláďat nebo jako částečná náhrada zbytečných investic samice. Toto využití nevyfihlých vajec u dravců by mělo být přičtením běžnější než se dosud předpokládalo.

#### REFERENCES

- ARNOLD, T. W. 1992: The adaptive significance of eggshell removal by nesting birds: testing the egg-capping hypothesis. - *Condor*, 94: 547-548.
- BIJLSMA, S., HAGEMEIJER, E. J. M., VERKLEY, G. J. M. & ZOLLINGER, R. 1988: Ecological aspects of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Extremadura (Spain). - *Rapport 285, Katholieke Univ. Nijmegen*.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K. E. L. [eds.] 1980: The Birds of Western Palearctic. Vol. 2. - *Oxford University Press, London*.
- DEEMING, D. C. 2002: Functional characteristics

- of eggs. In: Deeming D. C. [ed.]. Avian incubation. Behaviour, environment, and evolution. – *Oxford Univ. Press, New York*, pp. 28-42.
- KUZNETSOV, A. V. 1998: [Biocenological bond patterns in Common Kestrel and Hooded Crow]. *Sovremennaya – Ornitologiya* . 7:193-203 *In Russian*.
- LUNIAK, M. 1996: Inventory of the avifauna of Warsaw - species composition, abundance, and habitat distribution. – *Acta Ornithol.*, 31: 67-80.
- PIKULA, J., BEKLOVÁ, M. & KUBÍK, V. 1984: The nidobiology of *Falco tinnunculus*. – *Acta Sc. Nat. Brno*, 18: 1-55.
- POTAPOV, E. R. 1994: Time budget, organochlorines and productivity in the Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in the Kolyma Lowlands Region (Northeastern Siberia). – In: Meyburg, B.-U., and R. D. Chancellor [eds.]. – *Raptor Conservation Today*. B/WGBP/Pica Press.
- RATCLIFFE, D. 1980: The Peregrine Falcon. – *T & A D Poyser, London*.
- REJT, L. 2001: Peregrine Falcon and Kestrel in urban environment - the case of Warsaw. – In: Gottschalk, E., Barkow, A. and J. Settle, *Naturschutz und Verhalten*. – *UFZ - Bericht*, 2: 81-85.
- ROMANOWSKI, J. 1996: On the diet of urban Kestrels (*Falco tinnunculus*) in Warsaw. – *Buteo*, 8: 123-130.
- SANDERCOCK, B. R. 1996: Egg-capping and eggshell removal by Western and Semipalmated Sandpipers. – *Condor*, 98: 431-433.
- SCOTT, D. M., WEATHERHEAD, P. J. & ANKNEY, C. D. 1992: Egg-eating by female Brown-headed Cowbirds. – *Condor*, 94: 579-584.
- TELLA, J. L., HIRALDO, F., DONAZAR-SANCHO, J. A. & NEGRO, J. J. 1996: Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel. – In: Bird, D. M., Varland, D. E. & Negro, J. J., *Raptors in urban landscapes*. – *Academic Press*, pp. 53-60.
- TINBERGEN, N., BROEKHUYSEN, G. J., FEFKES, E., HOUGHTON, J. C. W., KRUIK, H. & SZULC, E. 1963: Egg shell removal by the Black-headed Gull, *Larus ridibundus* L.; a behaviour component of camouflage. – *Behaviour* 19: 74-117.
- VILLAGE, A. 1990: The Kestrel. – *T & A D Poyser, London*.

(Received 9.12.2003, accepted 15.9.2004)

Robert RUTKOWSKI<sup>1</sup>\*, Lukasz REJT<sup>2</sup>, Anna SZKUDLAK<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Wilcza 64, 01-677 Warsaw, Poland; e-mail: rutkowskir@pau.krakow.pl

<sup>2</sup> Newell Institute of Experimental Ecology, Polish Academy of Sciences, Piłsudskiego 29, 01-491 Warsaw, Poland

## ANALYSIS OF MICROSATELLITE POLYMORPHISM AND GENETIC DIFFERENTIATION IN URBAN AND RURAL KESTRELS *FALCO TINNUNCULUS* (L.)

**ABSTRACT.** The European Kestrel *Falco tinnunculus* (L.) is extensively observed in urban/industrial environments. Colonization of cities by the species was shown to be associated with changes in its ecology and breeding ecology. Such adaptations can lead to isolation of urban populations from rural birds. In this paper we investigated genetic differentiation between birds from centre of Warsaw (Centre Group), suburban area of the city (Suburban Group) and two rural areas (Rural Group). We analysed polymorphism of six microsatellites used in 54 loci. The results show moderate and significant differentiation between Centre and Rural groups and intermediate differentiation among Suburban and two other groups. Although our study is based on small number of individuals and only one rural sampling site, it suggested some level of isolation between city and rural environment. We assumed that observed differentiation might be the result of Urban Island system of agriculture and transience of forest population in Warsaw. We also suspect that suburban areas of the city form a zone of adaptation where genes from the city and non-urban populations are 'mixing'.

**KEY WORDS:** *Falco tinnunculus*, genetic differentiation, microsatellites, urbanization

### 1. INTRODUCTION

During 19<sup>th</sup> and 20<sup>th</sup> centuries, new landscapes have become the most changing areas on Earth (Lunnik 2006). They significantly differ from pre-urban ones, creating completely new type of environment with specific conditions. Moreover, the density of cities, suburban areas are growing very rapidly and due to spatial proximity of urban and suburban areas, the contribution of agriculture, increasingly intertwined with natural landscape (Mason et al. 1995; Kaye and Brakley 1998). In general, urban-industrial areas destroy diversity of the natural environment and decrease the richness of animal world, raising threat to the urban-based persistence of wild animals in cities and suburban landscapes has long been observed and it has become a widely studied phenomenon, especially in Europe and in North America (Ardyniowski et al. 1976; Gilbert 1978; Nelson and Pyle 1997; Lunnik 2004).

The European Kestrel *Falco tinnunculus* is a rare example of birds of prey commonly observed in urban-industrial environment (Cramp 1985). The species has been found at cities for over 150 years. In Warsaw, kestrels have been regularly observed since

**ZALĄCZNIK V**

Robert RUTKOWSKI<sup>1\*</sup>, Łukasz REJT<sup>1</sup>, Anna SZCZUKA<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Museum and Institute of Zoology Polish Academy of Sciences, Wilcza 64, 00-679 Warsaw, Poland,

\*e-mail: robertrut@miiz.waw.pl

<sup>2</sup> Nencki Institute of Experimental Biology Polish Academy of Sciences, Pasteura 3,  
02-093 Warsaw, Poland

## ANALYSIS OF MICROSATELLITE POLYMORPHISM AND GENETIC DIFFERENTIATION IN URBAN AND RURAL KESTRELS *FALCO TINNUNCULUS* (L.)

**ABSTRACT:** The European Kestrel *Falco tinnunculus* (L.) is commonly observed in urban-industrial environment. Colonization of cities by the species was shown to be interlinked with changes in its ecology and breeding biology. Such adaptations can lead to isolation of urban populations from rural birds. In this paper we investigated genetic differentiation between birds from centre of Warsaw (Centre Group), suburban area of the city (Suburban Group) and one rural area (Rural Group). We analyse polymorphism of six microsatellite loci in 56 kestrels. The results shown moderate and significant differentiation between Centre and Rural groups and intermediate differentiation among Suburban and two other groups. Although our study is based on small number of individuals and only one rural sampling site, it suggested some level of isolation between city and rural environment. We assumed that observed differentiation might be the result of Urban Island system of appearance and maintenance of kestrel population in Warsaw. We also suspect that suburban areas of the city form a 'zone of admixture', where genes from the city and non-urban populations are 'meeting'.

**KEY WORDS:** *Falco tinnunculus*, genetic differentiation, microsatellites, synurbization

### 1. INTRODUCTION

During 19<sup>th</sup> and 20<sup>th</sup> century urban landscapes have become the most changing areas on Earth (Luniak 2004). They significantly differ from non-urban ones, creating completely new type of environment with specific conditions. Moreover, in the majority of cities, suburban zones are growing very rapidly and due to spider-like configuration of sprawling, increasingly interdigitate with natural landscapes (Makse *et al.* 1995, Katz and Bradley 1999). In general, urban-industrial areas destroy diversity of the natural environment and decrease the richness of animal world existing there. On the other hand, presence of wild animals at cities and suburban landscapes has long been observed and it has become a widely studied phenomenon, especially in Europe and in North America (Andrzejewski *et al.* 1978, Gillbert 1989, Nilon and Pais 1997, Luniak 2004).

The European Kestrel *Falco tinnunculus* is a rare example of birds of prey commonly observed in urban-industrial environment (Cramp 1985). The species has been present at cities for over 150 years. In Warsaw, kestrels have been regularly observed since

1970s (Rejt 2001). The area of the city is inhabited by these birds in a continuous manner – they nest in the centre of Warsaw, where very dense building development dominates, as well as in suburban areas of the city, significantly less built-up, with numerous open spaces and more similar to natural environment inhabited by kestrels. Nowadays population size in the city is estimated at ca. 70 breeding pairs (Rejt 2001).

In Warsaw, as well as in some other cities (e.g. Salvati *et al.* 1999) the association between differences in type of habitat (urbanized vs. suburban) with ecology and breeding biology of the species has been observed. Birds from centre of the city exhibit some features, which are characteristic for synurbic populations (Gehlbach 1996) – they tend to be resident, re-occupate their nests and start breeding early, while individuals living in suburbs are more similar in terms of ecology and ethology to their conspecifics from non-urban areas (Ł. Rejt, unpublished). Such observations suggest that urban kestrels might have adapted to the specific environment of a city. It is unclear whether this adaptation affects gene flow between areas of cities which differ in landscape features, as well as between cities and rural areas. The study on urban foxes *Vulpes vulpes* in Zurich showed genetic differentiation between rural and urban populations, however authors concluded, that observed level of immigration should erode this differentiation in near future (Wandeler *et al.* 2003).

Preliminary genetic analysis of kestrel population in Warsaw suggested differentiation in microsatellite alleles distribution between groups of birds nesting at the centre of the city and at the suburbs (Rejt *et al.* 2004). Simultaneously, some indications of more intense gene flow between rural and suburb groups than between centre and rural groups were also observed (Rutkowski *et al.* 2005). Hence, it seems to be possible that kestrels from central area of Warsaw are genetically isolated, at least in part, from urban populations. To test the hypothesis we compared allelic frequencies in six microsatellite loci in samples from birds nesting in the centre of Warsaw, in suburban area of the city and in one non-urban population.

## 2. MATERIAL AND METHODS

### 2.1. Study area and sample collection

In 2002 and 2003 the blood samples were collected from kestrel nestlings at 14 nests localised in Warsaw, central Poland (21°E 5°23'N). Blood samples were collected and stored on FTA cards (Whatman BioScience). To avoid losses among chicks (both resulting from blood losses and escaping from nests) all manipulations were done between 10<sup>th</sup> and 15<sup>th</sup> day of their lives (according to Ethic Committee decision No 157/2002). From each nest two samples were randomly chosen for further analysis. Microsatellites are characterised by simple Mendelian manner of inheritance – each of the parents passes only one allele to each of the progeny. This means that two nestlings from one nest could be completely different in terms of microsatellite alleles in particular loci. Thus, we assumed that 'two' was the highest number of samples from one nest which, theoretically, made it possible to avoid bias of results due to sampling of related individuals. As a matter of fact, despite some inevitable genetic relation between samples, our approach resulted in mostly non-significant linkage disequilibrium (see Results). According to the ecological observation and previous genetic analysis (Rejt *et al.* 2004, Rutkowski *et al.*, 2005) nests were subdivided into two groups (Fig. 1): Centre Group – an area within the radius of 10 kilometres from the geographical centre-point of the city (28 samples); and Suburban Group – an area in the radius over 10 kilometres from the geographical centre-point of the city (14 samples). In 2003 blood samples were also collected from 14 nestlings from nests localised in rural environment – surroundings of Siedlce Town, about 90 km east from Warsaw (designated as Rural Group). As in the case of two former groups only two samples from each nest were randomly chosen for analysis.

### 2.2. DNA isolation and amplification of microsatellite markers

DNA from blood stored on FTA cards was extracted according to manufacturer protocol. Following isolation process, a little piece

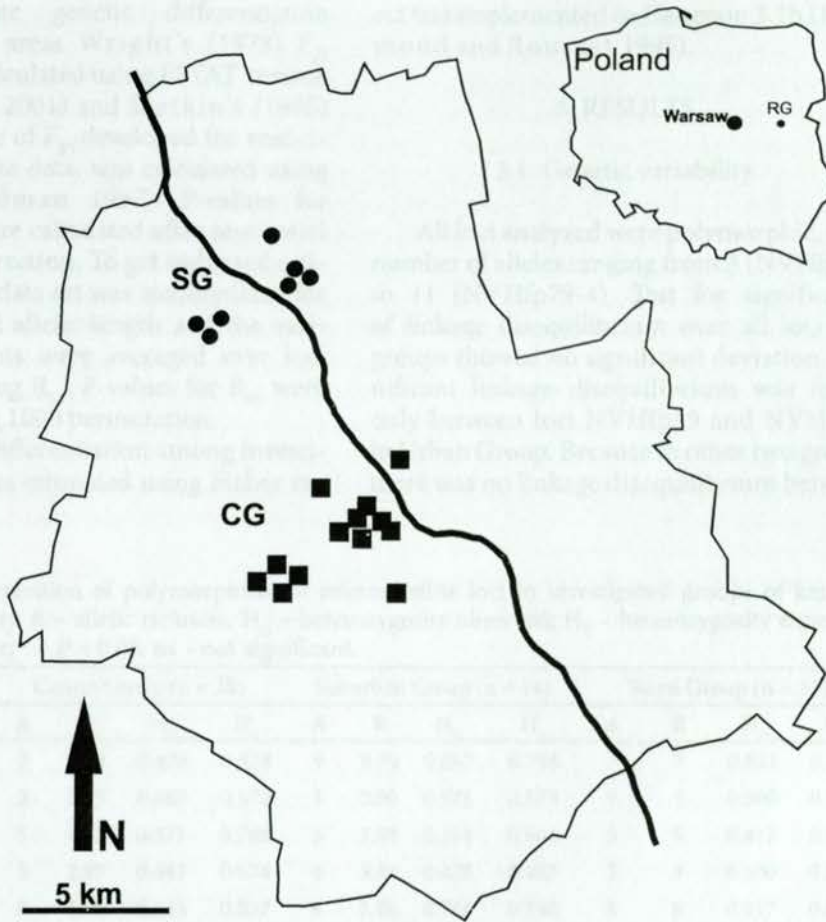


Fig. 1. Location of nests of kestrels under study in Warsaw. CG – Centre Group (squares), SG – Suburban Group (circles), RG – Rural Group.

of FTA card (*ca.* 2 mm in diameter) containing DNA, was placed into a tube with 25  $\mu$ l of PCR reaction-mix, containing 12.5  $\mu$ l of Red Taq Ready Mix (Sigma), 10 pmol of each primer and 10  $\mu$ l of water. Forward primers were fluorescently labelled on their 5' ends with one of the labels: Dye2, Dye3 or Dye4 (ProOligo). PCR conditions were as follows: 3 min. in 94°C; 34 cycles: 1 min. in 94°C; 45 s in 55°C, 45 s in 72°C; and one cycle: 1 min. in 94°C; 45 s in 55°C, 5 min. in 72°C. Six microsatellite markers described by Nesje *et al.* (2000) were amplified: NVHfp79-4; NVHfp13, NVHfp31, NVHfp5, NVHfp46-1 and NVHfp89. The length of amplified fragments was estimated using CEQ8000 Beckman Coulter automated sequencer. Data were analyzed using Beckman Coulter Fragment Analysis Software.

### 2.3. Statistical analysis

Genetic diversity within each investigated area was estimated as mean number of alleles per locus ( $A$ ), allelic richness ( $R$ ) (Petit *et al.* 1998), observed heterozygosity ( $H_O$ ) and unbiased expected heterozygosity ( $H_E$ ) (Nei and Roychoudhury 1974). Fixation index ( $F_{is}$ ) for each group was calculated and its significance was tested under 360 randomization and Bonferroni correction for multiple comparison. All above analysis were performed using GenALEX version 5.04 (Peakall and Smouse 2001) and FSTAT version 2.9.3 (Goudet 2001).

Genotypic linkage disequilibrium between all pairs of loci was evaluated using Genepop 3.1b (Raymond and Rousset 1995).

To estimate genetic differentiation among sample areas Wright's (1978)  $F_{ST}$  measure was calculated using FSTAT version 2.9.3 (Goudet 2001) and Slatkin's (1995)  $R_{ST}$ , an analogue of  $F_{ST}$  developed for analyzing microsatellite data, was calculated using RstCalc (Goodman 1997).  $P$ -values for pairways  $F_{ST}$  were calculated after sequential Bonferroni correction. To get unbiased estimate of  $R_{ST}$  the data set was standardized for sample size and allelic length and the variance components were averaged over loci before calculating  $R_{ST}$ .  $P$ -values for  $R_{ST}$  were calculated using 1000 permutation.

Genotypic differentiation among investigated groups was estimated using Fisher ex-

act test implemented in Genepop 3.1b (Raymond and Rousset 1995).

### 3. RESULTS

#### 3.1. Genetic variability

All loci analyzed were polymorphic, with number of alleles ranging from 3 (NVHfp89) to 11 (NVHfp79-4). Test for significance of linkage disequilibrium over all loci and groups showed no significant deviation. Significant linkage disequilibrium was found only between loci NVHfp89 and NVHfp31 in Urban Group. Because in other two groups there was no linkage disequilibrium between

Table 1. Characterisation of polymorphism of microsatellite loci in investigated groups of kestrels. A – allelic diversity, R – allelic richness,  $H_O$  – heterozygosity observed;  $H_E$  – heterozygosity expected;  $F_{is}$  – fixation index; \* –  $P = 0.05$ ; ns – not significant.

Locus	Centre Group (n = 28)				Suburban Group (n = 14)				Rural Group (n = 12)			
	A	R	$H_O$	$H_E$	A	R	$H_O$	$H_E$	A	R	$H_O$	$H_E$
NVHfp46-1	7	5.63	0.429	0.578	9	8.39	0.857	0.758	7	7	0.833	0.781
NVHfp89	3	2.95	0.607	0.570	3	3.00	0.571	0.579	3	3	0.500	0.531
NVHfp13	5	4.93	0.571	0.760	3	2.98	0.214	0.564	5	5	0.417	0.691
NVHfp31	3	2.97	0.643	0.574	4	3.84	0.429	0.487	3	3	0.500	0.538
NVHfp5	8	6.96	0.643	0.827	6	5.86	0.714	0.798	8	8	0.917	0.847
NVHfp46-1	4	3.43	0.250	0.633	6	5.84	0.643	0.735	4	4	0.250	0.587
Mean	5.00	4.48	0.524	0.657	5.17	4.99	0.571	0.653	5.00	5.00	0.569	0.662
$F_{is}$ (mean)		0.22* ( $P = 0.05$ )				0.16 ns				0.18 ns		

Table 2. Pairwise comparison of  $F_{ST}$  values for three groups of kestrels (below the diagonal; all values are significant after Bonferroni correction,  $P < 0.05$ ) and  $R_{ST}$  values (above the diagonal; ns – not significant).

	Centre	Suburban	Rural
City		0.018 ns	0.063 ( $P < 0.05$ )
Suburban	0.02		0.035 ns
Rural	0.05	0.01	

Table 3. Genotypic differentiation between pairs of investigated groups of kestrels, estimated using Fisher exact test.

Group-Group	$\chi^2$	d.f.	$P$ -value
Centre-Suburban	28.429	12	0.00468
Centre-Rural	41.866	12	0.00004
Suburban-Rural	27.391	12	0.00678



these two loci and there is no information of linkage of these loci from other studies (Nesje *et al.* 2000, Hille *et al.* 2003) we consider it unlikely that this pair of loci is physically linked. Comparison of genetic variability parameters based on microsatellite polymorphisms in each investigated group is presented in Table 1. The highest mean number of alleles per locus was observed in Suburban Group, but allelic richness (R) showed the highest value in Rural Group (however allelic richness is very similar in Suburbs and Rural groups – 4.99 and 5.00 respectively). Expected and observed heterozygosity reached similar values in all investigated environments. All  $F_{IS}$  were higher than zero, but statistically significant value was observed only in Centre Group.

### 3.2. Population differentiation

Moderate differentiation among the 3 groups was indicated by an overall  $F_{ST}$  value of 0.045 (Hartl and Clark 1997). The overall  $R_{ST}$  value of 0.036 ( $P = 0.045$ ) supported this observation. Pairwise comparison of  $F_{ST}$  revealed little differentiation between Centre and Suburban groups and between Suburban and Rural groups (Table 2). The moderate differentiation was observed between birds from Centre and Rural groups. Very similar values were obtained after  $R_{ST}$  analysis. Again, the highest differentiation was observed between Centre and Rural Group, but differentiation between Suburban and Rural birds was higher than in the case of  $F_{ST}$ , although permutation tests indicated that only the Centre and Rural difference was significant (Table 2).

Genotypic differentiation was significant for all pairwise comparisons (Table 3).

## 4. DISCUSSION

We investigated polymorphisms of six microsatellite loci in three groups of kestrels inhabiting different types of habitat: urban environment, suburban areas and rural environment. Despite low sample sizes, especially in the case of Suburban and Rural groups, our results seem to support the hypothesis of genetic differentiation between urban kestrels from Warsaw and suburban and rural

birds. We found significant and moderate genetic differentiation, as well as significant genotypic differentiation, between group of birds nesting in the center of the city and in rural areas. However absolute value of  $F_{ST}$  is not high (Wright 1978, Hartl and Clark 1997), even moderate differentiation between populations of birds separated only by a distance of 90 km can be surprising. Similar values of  $F_{ST}$  were found among some populations of kestrels from Cape Verde archipelago, where migration among islands seems to be restricted, probably due to avoidance of flying over open water or lower reproductive success of dispersing birds (Hille *et al.* 2003). For example, populations of kestrels from islands separated by a distance of 90–160 km exhibited differentiation of  $F_{ST} = 0.04–0.06$ . Kestrels are very mobile, the area between Warsaw and rural sample site is occupied by this species in a continuous manner, thus little differentiation should be observed if gene flow between them would be intensive. Moreover, Suburban Group, sampled in close proximity of the center of Warsaw, exhibited little ( $F_{ST}$ ) or not significant ( $R_{ST}$ ) genetic differentiation with Rural population. This indicates that observed differences are not connected with geographical arrangement of sample sites but rather with differences between urban and non-urban habitats. Different habitats demands different adaptations (Thompson 1998). As a matter of fact, in comparison with rural populations urban kestrels show higher rate of nest reoccupation, are more sedentary and start the breeding season earlier; they also lay more eggs and fledge more fledglings (e.g. Pikula *et al.* 1984, Plesnik 1990, Salvati *et al.* 1999). Changes in breeding biology could cause reproductive isolation between birds from the Centre and Rural populations and our observation confirmed that in the case of Warsaw, these adaptations are connected with the process of genetic differentiation. Similar results were obtained after analysis of genetic structure using microsatellite data of urban and rural populations of foxes (Wandeler *et al.* 2003). Authors found significant differentiation between urban and rural populations but tended to connect this fact with founder events and genetic drift rather than with reproductive isolation.

Their study was conducted fifteen years after the city has been colonized by foxes, this means only five to seven generations of these animals. In the case of kestrels in Warsaw, the genetic analysis were conducted after thirty years since city has been intensively colonized by kestrels, and this means about 30 generations. Thus, hypothesis that genetic differentiation between urban and non-urban kestrels is caused by reproductive isolation seems to be probable. Of course, founder event and genetic drift could be additional factors of differentiation.

In newly founded populations reduced level of genetic variation is usually observed (e.g. Hedrick *et al.* 2001). In our study difference in genetic variability between Centre Group, which could be treated as newly founded, and Suburban and Rural Groups is not obvious. Level of heterozygosity and allelic diversity are very similar in three investigated groups. However allelic richness, which allows comparison of allelic diversity among samples of different sizes (Goudet 2001) suggests slightly reduced genetic variability in Centre Group. Similarly, Wandeler *et al.* (2003) detected lower number of alleles in urban fox populations in comparison with rural populations, but populations from urban area were still relatively variable. Authors explained this by either multiple founder events or multiple rural to urban migration. It is very probable, that the same processes reduce differences in genetic variability between urban and rural environment in the case of kestrels from Warsaw. On the other hand, genetic differentiation between Centre and Suburban Group was small ( $F_{ST}$ ) or not significant ( $R_{ST}$ ). This indicated existence of quite intensive gene flow between this two areas. Thus, group from the center of the city could be enriched by immigrants from suburbs and this could prevent reduction of genetic variability. However, observations suggest (Ł. Rejt, unpubl.) that migration existed rather in the opposite direction – young birds tend to migrate from Centre into suburban area rather than from suburbs to the city. We presume that this direction of migration should also explain small, but still significant in the case of  $F_{ST}$  genetic differentiation between these two areas.

Moreover, differentiation between Suburban and Rural Groups is even smaller ( $F_{ST}$ ) or intermediate ( $R_{ST}$ ) than between Suburban and Centre. This suggests intensive gene flow between Suburban Group and Rural population. Suburban Group seems to be a 'zone of admixture', where genes from the city and non-urban populations are 'meeting'.

Although all investigated groups showed heterozygote deficiency,  $F_{is}$  value is significant only in case of Centre Group. This could be a result of sampling error – we sampled two nestlings from each of the nests, thus samples from particular nest are genetically related. This fact can bias estimation of observed heterozygosity and result in significant and higher than zero  $F_{is}$  value. On the other hand, deviation of heterozygosity from values expected from HWE in some kestrel populations was interlinked by Hille *et al.* (2003) with polygamy. The frequency of extra pair fertilizations among birds of prey increase with the growing density of breeding pairs (e.g. Korpimäki *et al.* 1996, Westneat and Sherman 1997, Mougeot 2000), and increased density of breeding pairs is thought to be one of the factors connected with synurbanization process (Andrzejewski *et al.* 1978, Gehlbach 1996, Luniak 2004). Thus, we cannot reject the hypothesis, that significant and greater than zero  $F_{is}$  value results from high frequency of extra pair fertilizations in Centre Group of kestrels from Warsaw.

Cities can be actively colonized by new species (Møller Nielsen 1990, Wandeler *et al.* 2003) or wild animals can be trapped into fragments of habitat due to rapid growth of urbanized areas (Harris 1984). There is no doubt that kestrels have been colonizing Warsaw actively. In the case of such kind of colonization two main hypothesis of appearance and maintenance of urban population have been considered (Gloor *et al.* 2001): Population Pressure Hypothesis (PPH), which treats urban areas as population sinks, and Urban Island Hypothesis (UIH), which assumes that urban populations can successfully adapt to specific urban environment. According to PPH, source and sink populations do not create pronounce genetic structure, even if

they are partially isolated and thus cannot be distinguished by analysis of F-statistics (Rousset 1999, Wandeler *et al.* 2003). Alternative hypothesis (UIH) postulates that breeding isolation have occurred between individuals inhabiting urban environment and non-urban environment, resulting, after some period of time, in pronounced genetic differentiation (Gloor *et al.* 2001). Ecological observations of kestrels from Warsaw seem to support Urban Island Hypothesis (Ł. Rejt, unpubl.). Moreover our genetic data suggests that kestrel population from Warsaw might have been the example of UIH if we treat Rural-Group as a source population. On the other hand, we tested only one rural population and observed differentiation could be a result of random process. Thus, reliable confirmation of genetic differentiation between urban and rural birds demands including more rural samples, located at different distances from the city area. It is also probable that Suburban group forms the source population for urban kestrels and intensive gene flow between the two areas results in low population's structuring. However our study puts some light on genetic variability and differentiation in kestrels population inhabiting Warsaw and its surroundings, we are obligated to conclude that precise characteristics of mutual relationships among city areas and rural populations requires further studies.

## 5. REFERENCES

- Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. 1978 - Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of population in urbanization gradient - *Acta Theriol.* 23: 341-358.
- Cramp S. 1985 - The birds of Western Palearctic. Vol. 4 - Oxford University Press, Oxford.
- Gehlbach F.R. 1996 - Eastern Screech Owls in suburbia: a Model of Raptor Urbanization (In: *Raptors in Human Landscapes*, Eds. D.M. Bird., D. Varland, J.J. Negro) - Academic Press, pp. 69-76.
- Gillbert O.L. 1989 - The Ecology of Urban Habitats - London-N. York. Chapman and Hall.
- Gloor S., Bontadina F., Hegglin D., Deplazes P., Breitenmoser U. 2001 - The rise of urban fox populations in Switzerland - *Mammal. Biol.* 66: 155-164.
- Goodman S.J. 1997 - RstCalc: a collection of computer programs for calculating estimates of genetic differentiation from microsatellite data and determining their significance - *Mol. Ecol.* 6: 881-885.
- Goudet J. 2001 - FSTAT V2.9.3, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. (available on: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>).
- Harris S. 1984 - Ecology of urban badgers *Meles meles* - distribution in Britain and habitat selection, persecution, food and damage in the city of Bristol - *Biological Conservation*, 28: 349-375.
- Hartl D.L., Clark A.G. 1997 - Principles of Population Genetics - 3<sup>rd</sup> ed. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA, 481 pp.
- Hedrick P.W., Gutierrez-Espeleta G.A., Lee R.N. 2001 - Founder effect in an island population of bighorn sheep - *Mol. Ecol.* 10: 851-857.
- Hille S.M., Nesje M., Segelbacher G. 2003 - Genetic structure of kestrel populations and colonization of the Cape Verde archipelago - *Mol. Ecol.* 12: 2145-2151.
- Katz B., Bradley J. 1999 - Urban affairs: divided we sprawl - *The Atlantic Monthly*, 284: 26-42.
- Korpimäki E., Lahti K., May C.A., Parkin D.T., Powell G.B., Tolonen P., Wetton J.H. 1996 - Copulatory behaviour and paternity determined by DNA fingerprinting in kestrels: effects of cyclic food abundance - *Animal Behav.* 51: 945-955.
- Luniak M. 2004. Synurbization - adaptation of animal wildlife to urban development. (In: *Proc. 4<sup>th</sup> Int. Symp. Urban Wildl. Conserv.*, Eds. W.W. Shaw., L.K. Harris, L. VanDruff) - Univ. Tucson, Arizona, pp. 50-55.
- Makse H.A., Havlin S., Stanley H.E. 1995 - Modelling urban growth patterns - *Nature*, 377: 608-612.
- Mougeot F. 2000 - Territorial intrusions and copulation patterns in red kites, *Milvus milvus*, in relation to breeding density - *Animal Behav.* 59: 633-642.
- Møller Nielsen S. 1990 - The food of rural and suburban woodland foxes *Vulpes vulpes*. Denmark - *Natura Jutlandica*, 23: 25-32.
- Nei M., Roychoudhury A. K. 1974 - Sampling variances of heterozygosity and genetic distance - *Genetics*, 76: 379-390.
- Nesje M., Roed K.H., Lifjeld J.T., Lindberg P., Steen O.F. 2000 - Genetic relationships in the peregrine falcon (*Falco*

- peregrinus*) analysed by microsatellite DNA markers – *Mol. Ecol.* 9: 53–60.
- Nilon C.H., Pais R.C. 1997 – Terrestrial vertebrates in urban ecosystems: developing hypothesis for the Gwynns Falls Watershed in Baltimore, Maryland – *Urban Ecosyst.* 1: 247–257.
- Paekal R., Smouse P.E. 2001 – GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. (available on: <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/>).
- Petit R.J., el Mousadik A., Pons O. 1998 – Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers – *Conserv. Biol.* 12: 844–855.
- Pikula J., Beklova M., Kubik V. 1984 – The nidobiology of *Falco tinnunculus* – *Acta Sc. Nat. Brno* 18: 1–55.
- Plesnik J. 1990 – Long-term study of some urban and extra-urban populations of the Kestrel (*Falco tinnunculus* L.) (In: Proc 11<sup>th</sup> Int. Conf. Bird Census Atlas Work, Eds. K. Statny, V. Bejcek) – Prague, pp. 453–458.
- Raymond M., Rousset F. 1995 – GENEPOP (v. 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism – *J. Heredity*, 86: 248–249.
- Rejt Ł. 2001 – Peregrine Falcon and Kestrel in urban environment – the case of Warsaw (In: *Naturschutz und Verhalten*, Eds. E. Gottschalk, A. Barkow, M. Muehlenberg, J. Settele) – UFZ-Bericht, 2, pp. 81–85.
- Rejt Ł., Rutkowski R., Gryczyńska-Sięmiątkowska A. 2004 – Genetic variability of urban Kestrels in Warsaw – preliminary data – *Zool. Pol.* 49: 199–209.
- Rousset F. 1999 – Genetic differentiation within and between two habitats – *Genetics*, 151: 397–407.
- Rutkowski R., Rejt Ł., Gryczyńska-Sięmiątkowska A., Jagołkowska P. 2005 – Urbanization gradient and genetic variability of birds – example of Kestrels in Warsaw – *Berkut*, 14: 130–136.
- Salvati L., Manganaro A., Fattorini S., Piatella E. 1999 – Population features of Kestrels *Falco tinnunculus* in urban, suburban and rural areas in Central Italy – *Acta Ornithol.* 34: 53–58.
- Slatkin M. 1995 – A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies – *Genetics*, 139: 457–462.
- Thompson J.N. 1998 – Rapid evolution as an ecological process – *TREE*, 13: 329–332.
- Wandeler P., Funk M., Lurgiader R., Gloor S., Breitenmoser U. 2003 – The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat – *Mol. Ecol.* 12: 647–656.
- Westneat D.F., Sherman P. 1997 – Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 205–215.
- Wright S. 1978 – Evolution and the genetics of populations. Vol. 4., Variability within and among natural populations – University of Chicago Press, Chicago, 469 pp.

(Received after revising May 2006)

Inst. Zool. PAN  
Biblioteka

K.35596