Ptaki Śląska 11 (1996): 5-38

Wojciech Grabiński

EKOLOGIA ROZRODU WRONY SIWEJ *CORVUS CORONE CORNIX* W ŚRODOWISKU STAWÓW RYBNYCH[1]

BREEDING ECOLOGY OF THE HOODED CROW *CORVUS CORONE CORNIX* IN A FISH-POND HABITAT

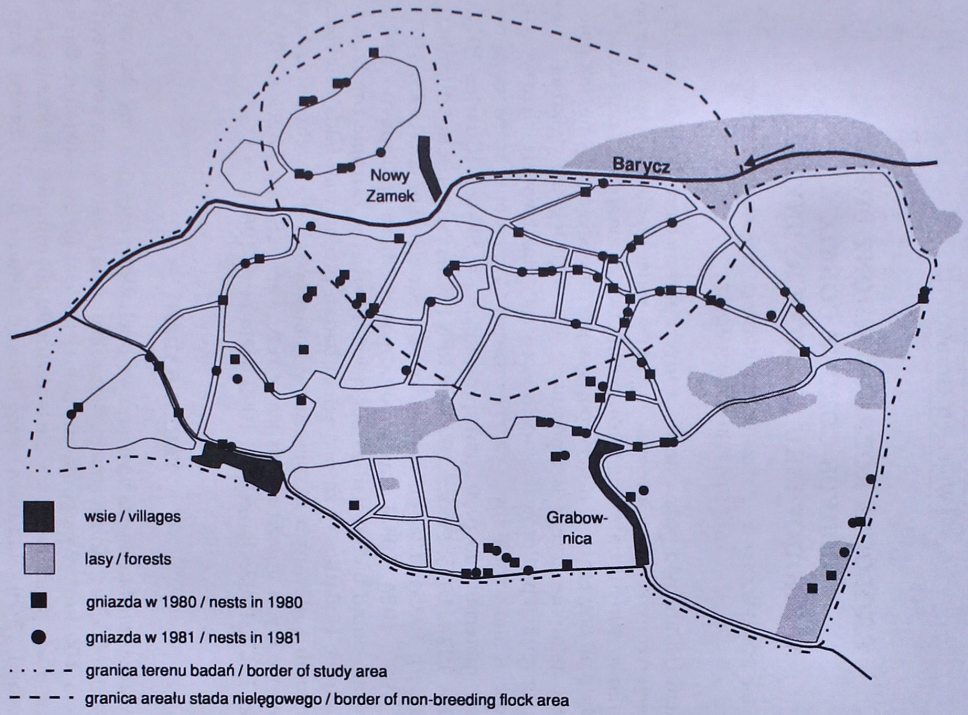
Celem badań było poznanie wybranych parametrów ekologii rozrodu populacji wrony żyjącej na terenie o zmniejszonej presji człowieka, ale ze stosunkowo silnym natężeniem drapieżnictwa, a następnie porównanie ich z danymi dotyczącymi innych populacji wron. Szczególny nacisk położono na ustalenie liczebności populacji, fenologii lęgów, wielkości zniesienia, produkcji podlotów oraz wielkości strat gniazdowych i ich przyczyn.

Badania nad wroną siwą i czarnowronem *C. c. corone*, które mogą dostarczyć materiału do porównań, prowadzono w Szkocji (Charles 1972; Yom-Tov 1974, 1975; Picozzi 1975), w RFN (Wittenberg 1968; Wittenberg i Sternberg 1985a, 1985b), w południowej Szwecji (Loman 1975, 1977, 1979, 1980, 1984, 1985) oraz w południowej Finlandii (Tenovuo 1963). Brakowało dotąd badań nad ekologią wrony siwej w Europie Środkowo-Wschodniej. Dodatkowo, za podjęciem badań przemawiał fakt, że wrona jest jednym z głównych drapieżników gniazdowych dla wielu gatunków ptaków wodnych gnieżdżących się w rezerwacie „Stawy Milickie" (Witkowski 1967, 1983; Jankowski 1985; Hejnowicz 1987).

TEREN BADAŃ

Powierzchnię badawczą wybrano we wschodniej części doliny Baryczy, w Kotlinie Milickiej. Kotlina ma kształt zbliżony do prostokąta o powierzchni około 100 km^2. Występują tu niskiej jakości gleby aluwialne. Są to głównie mady piaszczyste, ubogie w składniki pokarmowe i próchnicę (Tomaszewski 1948). Najniższą część Kotliny zajmuje duży i zwarty kompleks stawów, okolony łąkami i polami. Lasy występują tu w postaci paru kilkunastohektarowych fragmentów grądów i borów mieszanych.

[1] Na podstawie części rozprawy doktorskiej: Grabiński 1987, przygotował do druku A. Dyrcz.



Ryc. 1. Mapa terenu badań

Fig. 1. Map of the study area

Obszar, na którym prowadzono badania nad populacją lęgową wrony, liczył około 25 km² (ryc. 1). Ponad 70% jego powierzchni przypada na 31 stawów, których większość należy do rezerwatu „Stawy Milickie". Około 3% powierzchni zajmują lasy, resztę – łąki, pola i tereny zabudowane. Powierzchnia stawów wynosi od kilkudziesięciu do 240 ha. Ich brzegi porastają na ogół bujne szuwary (głównie trzcina), które tworzą też wyspy. Niektóre wyspy, mające stałe podłoże, są zadrzewione. Groble otaczające stawy mają szerokość od kilku do kilkunastu metrów i porośnięte są przez olchy, dęby, wierzby i brzozy. Na obrzeżach niektórych stawów zachowały się niewielkie smugi lub kępy olsu.

METODY BADAŃ

Ocenę liczebności populacji lęgowej oparto na wyszukiwaniu wszystkich gniazd. Położenie gniazd nanoszono na mapę w skali 1 : 10 000. Notowano gatunek drzewa, wysokość i umiejscowienie gniazda. Liczebność frakcji nielęgowej oceniano co roku między 20 a 25 kwietnia, kiedy ptaki frakcji lęgowej zajęte były wysiadywaniem bądź budową gniazd. Gniazda kontrolowano co 5-7 dni, celem ustalenia fenologii lęgu, wielkości zniesienia i losu lęgu. Zawartość większości gniazd była sprawdzana bezpośrednio, co wymagało wspinania się na drzewo. Przy kontroli gniazd niedostępnych posługiwano się lusterkiem umieszczonym na rurce aluminiowej o długości 3 m. W przypadku 30 gniazd poprzestano na obserwacjach z dołu, przez lornetkę. Łącznie przeprowadzono 1310 kontroli w 281 gniazdach. Przeciętnie gniazdo było kontrolowane 4-5 razy.

Na podstawie własnych doświadczeń i informacji z literatury (Wittenberg 1968; Mortensen 1973; Picozzi 1975a; Göransson i Loman 1976) próbowano zidentyfikować drapieżnika, który zniszczył gniazdo. Wygląd i stopień rozkładu białka jaj i mięśni piskląt, przy uwzględnieniu warunków pogodowych, pozwalał na bardziej dokładne określenie daty zniszczenia lęgu. Przy braku takich informacji (23% zniszczonych gniazd), jako datę zniszczenia lęgu przyjmowano środkowy dzień pomiędzy dniem ostatniej kontroli a datą kontroli, w czasie której stwierdzono jego zniszczenie.

Pisklęta znakowano w 25 dniu życia znaczkami skrzydłowymi wykonanymi z dwuwarstwowego PCV (czarne litery i cyfry na białym tle), które umożliwiały indywidualne rozpoznanie ptaka z większej odległości. Znaczek skrzydłowy o wymiarach 3 × 4 cm był przytwierdzany drutem z nierdzewnej stali, przeprowadzonym przez skórę pomiędzy kością łokciową i promieniową (Anderson 1963; Picozzi 1971). Ciężar znaczka wraz z drutem i podkładkami wynosił 3,5-4 g. Jego trwałość oblicza się na 7-10 lat (Wittenberg 1978). Przy użyciu lornetki 11 × 40 można było odczytać znaczek do odległości 100 m, a przez lunetę 40 × 70 do odległości 300-400 m.

Każdej wiosny prowadzono ocenę rozwoju ulistnienia olch i brzóz. Ustalano czas, w którym liście osiągały długość 2 cm; wtedy bowiem gniazda wron przesłonięte liśćmi zaczynały „znikać" w koronach drzew. Przy przedstawianiu zmienności sezonowej opisywanych zjawisk wykorzystano podział roku na pentady według międzynarodowego systemu (Busse 1973). Stosowano testy statystyczne opierając się na podręcznikach Blalocka (1977) i Sachsa (1978). Dane dotyczące temperatury i opadów uzyskano ze stacji meteorologicznej w Rudzie Milickiej.

WYNIKI

Liczebność populacji i jej zmiany. Wrony na terenie badań tworzyły dwie frakcje: lęgową i nielęgową. Można je było wyróżnić tylko w czasie, gdy frakcja lęgowa przystępowała do rozrodu. Liczebność całej populacji, najwyższa w pierwszym roku badań (168 ptaków), obniżała się stale w kolejnych sezonach. W roku 1985 cała populacja na początku sezonu lęgowego liczyła już tylko 74 ptaki (tab. 1). Obraz zmian liczebności był jednak różny dla obu grup. Podczas gdy liczba ptaków w stadzie nielęgowym, które w 1980 roku miało 58 osobników, malała w ciągu pierwszych trzech lat bardzo szybko (o 32-40% z sezonu na sezon), liczba par lęgowych w tym samym czasie utrzymywała się na wysokim, stosunkowo stałym poziomie 51-55 par. Wiosną 1983 r. liczebność stada nielęgowego znalazła się na najniższym od czterech lat poziomie – 15 ptaków i z niewielkimi zmianami (1-3 osobniki) utrzymała się do końca badań. Populacja lęgowa obniżyła swoją liczebność po raz pierwszy w roku 1983 i ponownie w 1984 (do 31 par), utrzymując ją na podobnym poziomie w ostat-

Tabela 1. Liczebność populacji wrony siwej na terenie badań w latach 1980-85
Table 1. Number of the Hooded Crow in the study area in years 1980-85

Frakcja populacji Fraction of population	Rok / Year					
	1980	1981	1982	1983	1984	1985
Liczebność populacji lęgowej (pary) Number of breeding pairs	55	51	55	36	31	30
Zagęszczenie (par/ km²) Density (pairs/ km²)	2,20	2,04	2,20	1,44	1,24	1,20
Liczba par gnieżdżących się na wyspach Number of pairs breeding on islands	5	6	6	6	2	3
Liczebność stada nielęgowego Number of non-breeding birds	58	35	24	15	18	14
Ogólna liczba ptaków Total number of birds	168	137	134	87	80	74

nim roku badań. W ciągu sześciu lat stwierdzono więc stały, choć nierównomierny spadek liczebności populacji, polegający na blisko dwukrotnym zmniejszeniu liczby par lęgowych i poprzedzającym to zjawisko czterokrotnym spadku liczby ptaków w stadzie nielęgowym (tab. 1).

W latach o wysokim zagęszczeniu populacji obserwowano duże zmiany w rozmieszczeniu gniazd między sezonami. Pewne obszary, na których znajdowano gniazda w jednym roku, były nie zajęte w następnym i odwrotnie (ryc. 1). Świadczą one o tym, że liczebność populacji nie była ograniczana brakiem miejsc dogodnych do zakładania gniazd. Stwierdzone zagęszczenia były więc prawdopodobnie znacznie niższe od możliwych do osiągnięcia przy tak dużej obfitości pokarmu, jaka występowała na terenie badań.

Usytuowanie gniazd. Spośród 281 gniazd, aż 77,1% umieszczonych było na dwóch najliczniej występujących w rezerwacie gatunkach: dębie szypułkowym *Quercus robur* i olszy czarnej *Alnus glutinosa* (tab. 2). Jednakże nie świadczy to o preferencji do tych gatunków. Aby ją określić, ustalono liczebność różnych gatunków drzew na wybranych 12 groblach i procent gniazd na nich zakładanych. Pominięto groble, na których występował tylko jeden gatunek drzewa, nie dając ptakom możliwości wyboru, oraz groble, na których były mniej niż cztery gniazda. Stwierdzono preferencję tylko w przypadku topoli (tab. 2). Mogło to być związane z faktem, że były to na ogół najwyższe drzewa z najwyżej położonymi gniazdami.

Zakres wysokości gniazda nad ziemią wahał się od 2,7 m (krzewiasta wierzba w trzcinach) do 25 m (topola). Średnie wysokości umieszczenia gniazda na różnych gatunkach drzew były zbliżone (tab. 3). Jedynie na topolach wrony budowały gniazda znacznie wyżej niż na pozostałych ga-

Tabela 2. Udział procentowy drzew gniazdowych i wskaźnik preferencji w wyborze drzewa
A – wszystkie gniazda w latach 1980-85, B – gniazda na 12 groblach o znanym udziale poszczególnych gatunków drzew (C), D – preferencja (proporcja B do C)

Table 2. Percentage of nest-tree species and preference for the tree species
A – all nests in years 1980-85, B – nests on 12 dikes with known proportion of tree species (C), D – preference (proportion of B to C)

	Dąb *Quercus*	Olcha *Alnus*	Brzoza *Betula*	Jesion *Fraxinus*	Wierzba *Salix*	Topola *Populus*	Inne Others	*N*
A	43,7	33,4	5,7	1,8	8,5	3,6	3,0	281
B	52,0	30,4	7,6	2,5	1,3	6,3	-	79
C	54,4	33,7	5,0	3,7	1,1	1,5	0,5	883
D	0,96	0,90	1,52	0,68	1,18	4,20	-	

Tabela 3. Wysokość gniazd nad ziemią na pięciu najczęściej zasiedlanych gatunkach drzew
Table 3. Nest heights in five the most often used nest-trees

Gatunek Species	$\bar{x}$	*N*	*SD*	Zakres Range
Quercus	13,0	43	3,01	6,0-21,0
Alnus	13,5	44	3,16	5,5-22,0
Salix	11,3	8	4,30	6,0-16,8
Betula	13,0	9	3,90	6,0-18,0
Populus	21,0	8	4,72	11,0-25,0

tunkach drzew ($p < 0,002$). Większość gniazd znajdowała się przy pniu i w szczytowej części drzewa (tab. 4).

Wrony gnieździły się na 15 wyspach znajdujących się na terenie badań – 28 gniazd, na groblach między stawami o łącznej długości 17,2 km – 108, na groblach między stawem i polem lub łąką o łącznej długości 10,6 km – 80, w alejach śródpolnych (7,6 km) – 59 gniazd. Środowiskiem bardzo wyraźnie unikanym były obrzeża lasów. Lasy zajmowały na terenie rezerwatu stosunkowo niewielką powierzchnię, ale ich mozaikowy charakter powodował, że linia styku z terenami otwartymi i stawami wynosiła aż 15 km. Znaleziono tu tylko 6 gniazd.

Minimalna odległość między gniazdami sąsiadujących par wynosiła 80 m, a maksymalna – 2050 m. Średnia odległość między gniazdami w badanej populacji wahała się od 340 m (1980) do 710 m (1983).

Fenologia okresu lęgowego. Od zniesienia pierwszego jaja do wylotu młodych z ostatniego gniazda upływało w różnych latach od 64 do 89 dni (tab. 5). Krótkie sezony lęgowe (64-65 dni) wynikały bądź z całkowitego niepowodzenia lęgów powtarzanych (1983), bądź z ich braku (1984).

Tabela 4. Usytuowanie gniazd wrony w obrębie korony drzew
Table 4. Location of nests of the Hooded Crow on a tree

Gatunek Species		Przy pniu / Near trunk			Na bocznej gałęzi / On branch			Razem Total
		Szczyt Top	Środek Middle	Dół Bottom	Szczyt Top	Środek Middle	Dół Bottom	
Quercus		18	30	18	18	22	15	121
Alnus		78	9	-	5	1	1	94
Salix		9	5	4	-	1	2	21
Betula		12	2	-	1	1	-	16
Populus		4	-	1	2	3	-	10
Inne / Others		3	3	2	3	2	1	14
Razem	*N*	124	49	25	29	30	19	276
Total	%	44,9	17,7	9,1	10,5	10,9	6,9	100,0

Wrony w dolinie Baryczy rozpoczynały budowę gniazd zwykle między 25 a 30 marca; tylko w 1981 r. zaobserwowano początek budowy gniazda już 20 marca. Niekiedy gniazda budowane były jeszcze w początkach maja (6 pierwszych lęgów i 12 powtarzanych). Od zbudowania ażurowej podstawy gniazda z kilkunastu gałązek do momentu zniesienia pierwszego jaja upływało przeważnie 9-12 dni ($\bar{x}$ = 10,7; min 6, max 18; N = 26).

Każdego roku ptaki budowały nowe gniazda, mimo że większość gniazd z poprzedniego roku, a nawet starszych, pozostawała na drzewach nie uszkodzona. Stwierdzono tylko trzy przypadki ponownego zajęcia ubiegłorocznego gniazda.

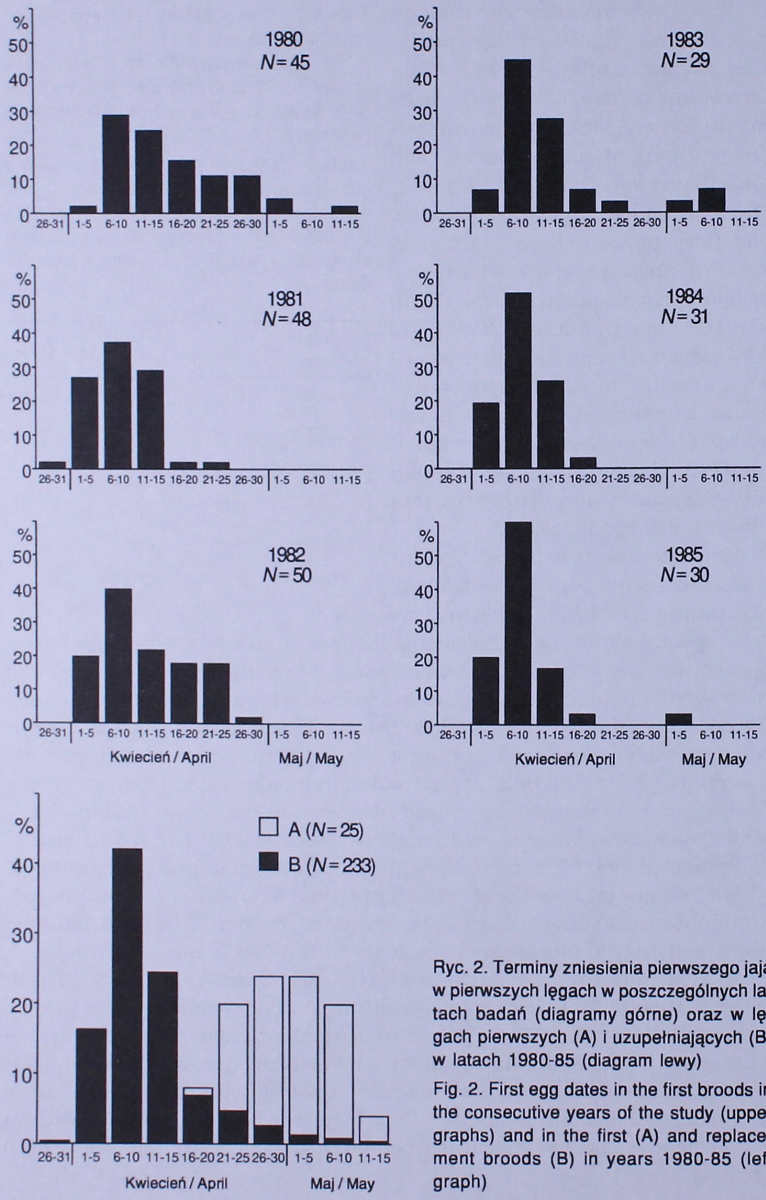
Pierwsze jaja pojawiały się w gniazdach wron na początku kwietnia (wyjątkowo 31 III 81). Najpóźniejszy lęg rozpoczął się 14 maja. Zniesienia majowe stanowiły 6% przypadków w opracowanym materiale. Szczyt liczby rozpoczynanych zniesień wypadał we wszystkich latach na drugą pentadę kwietnia, a między 1 a 15 kwietnia do lęgów przystępowało 83% par (ryc. 2). Liczba czynnych gniazd wzrastała szybko i osiągała maksimum w 3 lub 4 pentadzie sezonu lęgowego, następnie, jeszcze na długo przed wylotem młodych z gniazd, zaczynała opadać, na skutek przewagi gniazd niszczonych nad nowo zakładanymi. Młode opuszczały gniazda po 25 maja (wyjątkowo 21 V 81), a do 1 czerwca wylatywało ich 62%. Średnią datą wylotu dla 55 gniazd był 2 czerwca.

Tabela 5. Długość okresu lęgowego w kolejnych latach badań
A – najwcześniejsza data złożenia pierwszego jaja, B – data usamodzielnienia się ostatnich piskląt, C – długość okresu lęgowego (w dniach)

Table 5. Length of the breeding season in consecutive years of the study
A – the earliest date of first egg laying, B – the date of gaining independence by last nestlings, C – length of breeding season (in days)

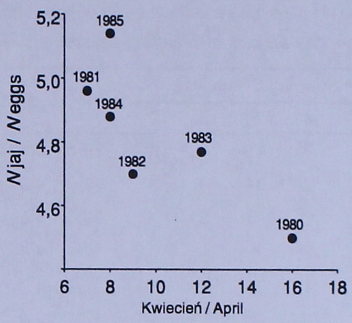
Rok Year	A	B	C
1980	5 IV	24 VI	81
1981	31 III	27 VI	89
1982	1 IV	24 VI	85
1983	5 IV	7 VI	64
1984	3 IV	6 VI	65
1985	2 IV	23 VI	83

Morfologia jaj i wielkość zniesienia. Jaja wron cechuje znaczna różnorodność rozmiarów i ubarwienia. Wymiary 39 jaj z 10 lęgów w badanej populacji były następujące: długość – 37,5-49,2 mm; szerokość – 27,4-31,3 mm. Średnie wartości obu parametrów: 41,80 × 29,44 mm (SD = 2,10 × 0,85). Wartości te są zbliżone do podawanych przez innych autorów (Makatsch 1976). Typowe ubarwienie: tło zielonkawoniebieskie z brązowymi plamami. Znajdywano też jaja o ciemnym, oliwkowopopielatym tle oraz, wyjątkowo, zniesienia jasnoniebieskie bez plamek. Ostatnie jajo najczęściej miało jaśniejsze tło i było mniejsze od pozostałych jaj w zniesieniu. Także w lęgach uzupełniających jaśniejsze jaja spotykano częściej.



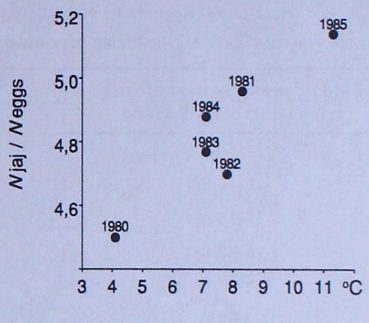
Ryc. 2. Terminy zniesienia pierwszego jaja w pierwszych lęgach w poszczególnych latach badań (diagramy górne) oraz w lęgach pierwszych (A) i uzupełniających (B) w latach 1980-85 (diagram lewy)

Fig. 2. First egg dates in the first broods in the consecutive years of the study (upper graphs) and in the first (A) and replacement broods (B) in years 1980-85 (left graph)



Ryc. 3. Zależność wielkości zniesienia od daty przystąpienia do lęgów (średnia data zniesienia)

Fig. 3. Relation between average laying date and average clutch size



Ryc. 4. Wpływ średniej dobowej temperatury pierwszej dekady kwietnia na wielkość zniesienia

Fig. 4. Influence of mean day temperature in the first ten day period of April on clutch size

Wielkość zniesienia ustalono w 158 lęgach i wahała się ona od 1 do 7 jaj. Zniesienia z 5 jajami stanowiły 45% (tab. 6). Jedynie w 1982 r. liczniejsze były lęgi z 4 jajami. Najmniejszą średnią wielkość zniesienia (4,50) zanotowano w roku 1980, a największą w 1985 (5,14). Różnica ta jest statystycznie istotna ($t = 2,78$; $p < 0,05$). Zaznaczyła się wyraźna zależność średniej wielkości zniesienia w danym roku od średniej daty przystępowania do znoszenia jaj (ryc. 3). Wcześniejsze przystępowanie do rozrodu wiązało się ze składaniem większej liczby jaj ($r = -0,817$; $p < 0,05$). Większa liczba jaj w zniesieniu składana była również w latach o wyższych średnich temperaturach dobowych pierwszej dekady kwietnia ($r = 0,926$; $p < 0,01$; ryc. 4). Średnia wielkość zniesień, największa na początku sezonu lęgowego, malała wraz z jego upływem (tab. 7).

Tabela 6. Wielkość zniesienia w lęgach wrony w poszczególnych latach badań

Table 6. Clutch size of the Hooded Crow in consecutive years of the study

Rok Year		Liczba jaj w zniesieniu / Clutch size							N	$\bar{x}$
		1	2	3	4	5	6	7		
1980		1	-	1	12	16	2	-	32	4,50
1981		-	-	2	4	14	7	-	27	4,96
1982		-	1	3	11	10	8	1	34	4,70
1983		-	-	3	2	9	4	-	18	4,77
1984		-	-	-	9	10	6	-	25	4,88
1985		-	-	-	4	12	5	1	22	5,14
Razem Total	N	1	1	9	42	71	32	2	158	4,80
	%	0,6	0,6	5,7	26,6	45	20,3	1,2	100	

Tabela 7. Rozkład wielkości zniesień rozpoczynanych w kolejnych pentadach sezonu lęgowego
Table 7. Distribution of clutch size in consecutive five day periods of breeding season

Data zniesienia pierwszego jaja Laying date of the first egg	Wielkość zniesienia / Clutch size							N	$\bar{x}$
	1	2	3	4	5	6	7		
1-5 IV	-	-	-	5	11	6	1	26	5,2
6-10 IV	1	-	4	13	34	16	1	69	4,9
11-15 IV	-	-	4	11	15	5	-	35	4,6
16-20 IV	-	1	-	3	4	1	-	9	4,4
21-25 IV	-	-	-	3	3	1	-	7	4,7
26-30 IV	-	-	-	2	3	-	-	5	4,6
1-5 V	-	-	-	1	1	-	-	2	4,5

Wrony gniazdujące na wyspach rokrocznie miały większe średnie zniesienia niż gniazdujące poza wyspami (tab. 8). Porównanie średnich wieloletnich, a także uwzględnienie stałości znaku różnicy we wszystkich kolejnych latach wskazuje, że różnice te były istotne statystycznie (test dla parami uporządkowanych wartości danych, $t = 4,5$, $p < 0,01$; Sachs 1978).

Lęgi powtarzane. Wrony mają jeden lęg w sezonie, ale w przypadku zniszczenia gniazda mogą przystąpić ponownie do lęgu. W badanej populacji średnio 21% par w sezonie przystępowała do lęgów uzupełniających, a udział tych par był wyższy w latach z większymi stratami (tab. 9). Nie stwierdzono powtarzania lęgu w przypadku zniszczenia gniazda z młodymi. W literaturze opisano tylko jeden taki przypadek (Wittenberg 1968). Wrony ponawiały lęgi, jeżeli utrata zawartości gniazda nastąpiła pomiędzy 1 a 13 dniem wysiadywania. Większość lęgów powtarzanych rozpoczynała się między 25 IV a 5 V, czyli 1-2 tygodnie po największym nasileniu zniszczeń gniazd z jajami. Składanie jaj następowało w 7-17 dni po zniszczeniu pierwszego lęgu ($\bar{x} = 12$, $N = 18$). W 9 przypadkach nie doszło do

Tabela 8. Wielkość zniesienia wron gniazdujących na wyspach i na stałym lądzie
Table 8. Clutch size of the Hooded Crow nesting on islands and the mainland

Rok Year	Wyspy / Islands			Ląd / Mainland		
	$\bar{x}$	N	SD	$\bar{x}$	N	SD
1980	4,8	5	0,45	4,4	26	0,99
1981	5,4	5	0,55	4,9	22	0,89
1982	4,8	6	0,75	4,7	28	1,19
1983	5,0	6	0,63	4,7	12	1,15
1984	5,0	2	1,41	4,9	23	0,74
1985	5,7	3	0,58	5,0	19	0,78
1980-85	5,1	27	0,67	4,8	131	0,97

złożenia jaj, pomimo zbudowania nowego gniazda przez parę, która utraciła lęg. Lęgi powtarzane zawierały od 2 do 4 jaj ($\bar{x}$ = 3,3, SD = 0,72, N = 15), tj. istotnie mniej od średniej wieloletniej dla lęgów zasadniczych (t = 5,93, $p < 0,001$). Gniazda lęgów powtarzanych były budowane od 30 do 340 m od gniazda z pierwszym zniesieniem ($\bar{x}$ = 189, SD = 104, N = 27). W przedziale 100-200 m zbudowanych zostało 56% tych gniazd.

Wysiadywanie i wykluwanie się jaj. Wysiadujące samice wron bardzo niechętnie opuszczały gniazdo. Tylko niewielka część odlatywała na widok kontrolującego; w większości przypadków płoszono je uderzeniami w pień drzewa. Ptaki rozpoczynały wysiadywanie po zniesieniu 1-3 jaj (tab. 10). Wielokrotnie jednak podczas kontroli gniazd z 1-2 jajami stwierdzono, że mimo obecności samicy na gnieździe, jaja były zimne lub letnie, a w 8 przypadkach natrafiono na samice „twardo" przesiadujące na pustych gniazdach, na 1-2 dni przed zniesieniem pierwszego jaja. Okres wysiadywania, liczony od zniesienia pierwszego jaja do wyklucia pierwszego pisklęcia, wahał się w zależności od wielkości zniesienia od 19 do 23 dni (tab. 11). Rozpoczynanie wysiadywania już w okresie niesienia powodowało, że pisklęta wy-

Tabela 9. Udział samic powtarzających lęgi

Table 9. Proportion of females with replacement broods

A – number of broods destroyed during incubation, B – percentage of females with replacement broods

Rok Year	Liczba gniazd zniszczonych na etapie jaj (A)	% samic powtarzających lęg (B)
1980	35	31,4
1981	27	22,2
1982	35	22,9
1983	18	5,6
1984	5	-
1985	8	12,5
1980-85	128	21,1

Tabela 10. Rozpoczynanie inkubacji

Table 10. Beginning of incubation

Liczba jaj Number of eggs	1	2	3
N kontrolowanych gniazd No. of checked nests	31	21	14
% zniesień wysiadywanych % of incubating clutches	71	81	100

Tabela 11. Liczba dni upływających od złożenia pierwszego jaja do wyklucia pierwszego pisklęcia w zależności od wielkości zniesienia

Table 11. Length of the egg stage (from laying of the first egg to hatching of the first nestling) in relation to clutch size

Wielkość zniesienia Clutch size	N	Liczba dni Number of days	Dni / Days				
			19	20	21	22	23
4	5	20,0	1	3	1		
5	9	20,8	1	2	4	2	
6	6	21,2		2	2	1	1
Razem / Total	20	20,7					

Tabela 12. Czas klucia w zależności od wielkości zniesienia

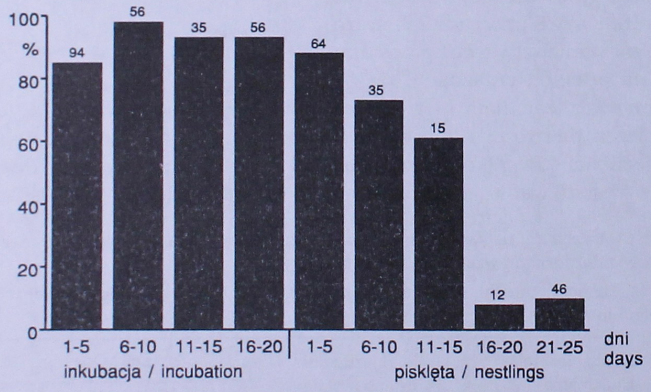
Table 12. Duration of hatching period in relation to clutch size

Wielkość zniesienia Clutch size	Dni klucia Hatching days	
	2	3
3	1	
4	1	1
5	1	6
6		2

kluwały się asynchronicznie. Klucie, od pęknięcia skorupy pierwszego jaja do wydobycia się ostatniego pisklęcia, trwało najczęściej 3 dni (tab. 12). W miarę rozwoju piskląt samica coraz mniej czasu spędzała na gnieździe (ryc. 5).

Wykluwalność w poszczególnych latach (bez uwzględniania lęgów, w których podczas inkubacji zginęły pojedyncze jaja) wahała się od 80 do 91%. Jedynie w roku 1980 była ona nieco niższa – 75,5%, ale różnice między sezonami nie były istotne statystycznie. Łącznie dla całego okresu badań wykluwalność wynosiła 84,1% (41 lęgów z 189 jajami). Najwyższą wykluwalność (90,5%) miały zniesienia z 5 jajami (tab. 14). Była ona istotnie wyższa niż w zniesieniach z 4 jajami ($\chi^2 = 4{,}613$, $p < 0{,}05$). W kilkunastu przypadkach stwierdzono niewyklucie się całych zniesień. Lęgi te stanowiły 6,0% wszystkich gniazd ($N = 281$), a 10,8% gniazd (tab. 15), które nie zostały zniszczone w czasie inkubacji ($N = 158$).

Pomierzono 10 nie wyklutych jaj ($\bar{x} = 39{,}92 \times 28{,}20$ mm) i 38 jaj, z których wykluły się młode ($\bar{x} = 41{,}92 \times 29{,}46$ mm). Te pierwsze były statystycznie istotnie mniejsze ($t_{dl} = 2{,}484$, $p < 0{,}02$; $t_{szer} = 3{,}544$, $p < 0{,}001$).



Ryc. 5. Frekwencja spotkań samic na gniazdach w zależności od zaawansowania wysiadywania i wieku piskląt. Liczby nad słupkami oznaczają liczbę kontroli, podczas których notowano obecność lub brak samicy na gnieździe

Fig. 5. Percentage of nest controls when females were observed on nests in relation to the breeding cycle advancing. Sample sizes (number of controls) are given above the bars

Tabela 13. Wykluwalność jaj w poszczególnych latach badań
Table 13. Hatchability in the consecutive years of study

Rok Year	Liczba gniazd No. of nests	Liczba jaj No. of eggs	Liczba wyklutych piskląt No. of hatched nestlings	Wykluwalność (%) Hatchability (%)
1980	11	49	37	75,5
1981	10	50	45	90,0
1982	4	15	12	80,0
1983	6	28	23	82,1
1984	5	24	21	87,5
1985	5	23	21	91,3
1980-85	41	189	159	84,1

Tabela 14. Zależność wykluwalności od wielkości zniesienia
Table 14. Hatchability in relation to clutch size

Wielkość zniesienia Clutch size	Liczba piskląt wyklutych Number of hatched nestlings						N	$\bar{x}$	Wykluwalność Hatchability (%)
	1	2	3	4	5	6			
3	1	1					2	1,50	50,0
4	1	4	2	8			15	3,13	78,3
5			2	6	13		21	4,52	90,5
6			1		1	1	3	4,66	77,8

Tabela 15. Rozkład wielkości zniesień w całości niewyklutych
Table 15. Distribution of completely unhatched clutches

	Wielkość zniesienia / Clutch size							Razem Total
	1	2	3	4	5	6	7	
Liczba zniesień Number of clutches	1	1	9	42	71	32	2	158
Liczba zniesień nie wyklutych Number of unhatched clutches	1	1	3	1	6	5	-	17
% zniesień nie wyklutych % of unhatched clutches	-	-	33,3	2,4	8,5	15,6	-	10,8

Straty w lęgach. Wzięto tu pod uwagę gniazda, w których zostało złożone przynajmniej jedno jajo i z których nie wyleciało ani jedno młode. Główną przyczyną strat było drapieżnictwo (tab. 16). Badane testem χ^2 różnice w stratach całkowitych między sezonami okazały się istotne pomiędzy latami: 1982 i 1985 ($p < 0,001$); 1980 i 1981, 1982 i 1984, 1983 i 1985 ($p < 0,05$); 1980 i 1985, 1981 i 1982 ($p < 0,01$).

Tabela 16. Przyczyny strat całkowitych w lęgach wrony
Table 16. Causes of total losses in broods of the Hooded Crow

Przyczyna straty Cause of failure	Rok / Year						Razem / Total	
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	%	*N*
Drapieżniki (łącznie) Predators (total)	96,2	81,6	89,3	100,0	81,8	77,8	89,4	193
Kuna / Marten	50,0	23,7	42,8	53,3	50,0	33,3	42,6	92
Wrona / Crow	30,8	18,4	25,0	20,0	9,1	5,6	22,7	49
Człowiek / Human	-	5,3	8,9	6,7	4,5	-	4,6	10
Jastrząb / Goshawk	1,9	-	3,6	3,3	-	-	1,8	4
Drapieżnik nie zidentyfikowany Unknown predator	13,5	26,3	8,9	16,7	18,2	38,9	17,6	38
Zniesienia nie wyklute Unhatched clutches	3,8	15,8	7,1	-	13,6	22,2	8,8	19
Gniazda zrzucone przez wiatr Nests thrown by wind	-	2,6	1,8	-	4,6	-	1,4	3
Gniazda opuszczone Deserted nests	-	-	1,8	-	-	-	0,4	1
Liczba zniszczonych gniazd Number of destroyed nests	52	38	56	30	22	18	100	216

Na podstawie znajdowanych śladów oceniono udział różnych drapieżników w stratach gniazdowych (tab. 16). Na badanym obszarze stwierdzono występowanie kuny leśnej *Martes martes* i kamionki *M. foina*. Liczebność obu gatunków oceniono łącznie na 4-6 osobników. W wielu miejscach spotykano te zwierzęta poruszające się po groblach, wyraźnie w poszukiwaniu pokarmu. Były to obserwacje zarówno dzienne, jak i nocne. Trzykrotnie widziano kuny odpoczywające w gniazdach wron. Wielokrotnie stwierdzono wykorzystywanie gniazd wronich na miejsca dłuższego przebywania. Pień drzewa nosił wówczas liczne ślady pazurów, znajdowano kał na gałęziach i w gnieździe. Nie zaobserwowano wprawdzie bezpośrednio rabowania gniazda przez kunę, ale pozostawione ślady pozwalają zaliczyć 92 gniazda do zniszczonych przez te drapieżniki. Lęgi, do których dostała się kuna, były zawsze niszczone w całości, chociaż często część piskląt pozostawała nie zjedzona.

Nie obserwowano bezpośrednio ataku wrony na lęg własnego gatunku, jednakże na podstawie śladów 49 gniazd uznano za zniszczone przez wronę. Pod takimi gniazdami znajdowano skorupy jaj rozbitych w sposób charakterystyczny dla tego gatunku (otwór na bocznej powierzchni jaja). Jaja były zjadane na gniazdach lub wynoszone pojedynczo i zjadane w pewnej odległości od rabowanego gniazda. W podobny sposób wrony

rabowały lęgi gatunków aktywnie broniących gniazd, jak łyska (Jankowski 1985 i obserwacje własne) oraz śmieszka (Hejnowicz 1987 i obserwacje własne). W tych przypadkach przeważnie tylko część lęgu była rabowana. Również człowiek na badanym terenie występował jako niszczyciel gniazd. W większości zniszczeń dokonywały dzieci z wiosek położonych w pobliżu rezerwatu, zrzucając gniazda wron z całą zawartością na ziemię. Były to działania sporadyczne i stanowiły ogółem 5% wszystkich zniszczeń dokonanych przez drapieżniki. Jastrząb *Accipiter gentilis* nie gnieździł się na terenie badań i był tu spotykany tylko w latach 1981, 1983 i 1984. Stwierdzono jeden przypadek zjedzenia przez jastrzębia młodych wron na gnieździe tuż przed ich wylotem. Trzykrotnie stwierdzono, że jastrząb zaatakował wysiadującą samicę, o czym świadczyły szczątki i pióra dorosłego ptaka na gnieździe lub w jego pobliżu. Inne potencjalne drapieżniki występujące na terenie badań wydają się nie wpływać na straty wśród lęgów wron. W dolinie Baryczy nie stwierdzono wron w pokarmie błotniaka stawowego *Circus aeruginosus* i myszołowa *Buteo buteo* (Witkowski 1989; A. Mrugasiewicz – inf. ustna). Gniazdujące w sąsiedztwie kruki *Corvus corax* nie pojawiały się w sezonie lęgowym nad stawami. Gniazda srok *Pica pica* (do 5 par w rezerwacie) były położone z dala od gniazd wron. Sroka jest raczej ofiarą dla wron niż ich drapieżnikiem (Baeyens 1981; Bossema i in. 1986). W żadnym ze zniszczonych gniazd nie stwierdzono śladów wskazujących na zniszczenie lęgu przez gronostaja *Mustela erminea* lub łasicę *M. nivalis* (mniejszy rozstaw kłów i pazurów niż u kun), chociaż oba te gatunki występują na terenie rezerwatu.

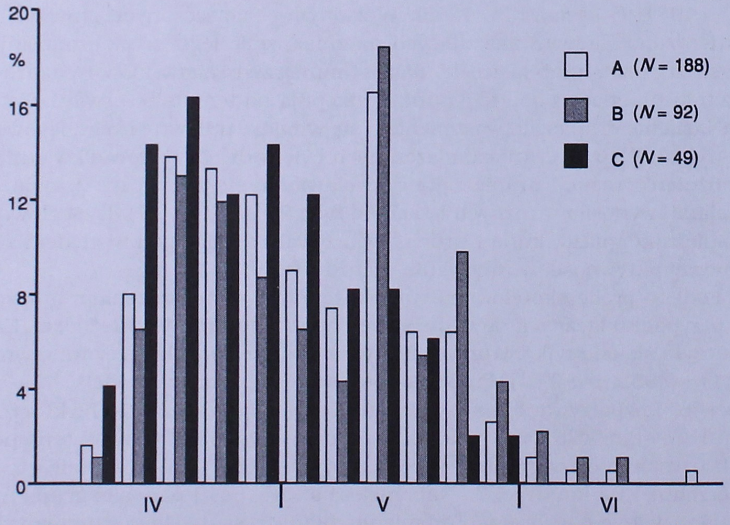
Nasilenie drapieżnictwa zmieniało się w miarę upływu okresu lęgowego (ryc. 6). Najwięcej gniazd niszczonych było w drugiej połowie kwietnia. Opóźnienie reakcji drapieżnika na pojawienie się zdobyczy, tj. gniazd z jajami, wynosiło w różnych latach od 9 do 21 dni (tab. 17). Dwa główne drapieżniki gniazd, kuna i wrona, wykazywały różnice pod względem sezonowej aktywności w rabowaniu gniazd (ryc. 6).

Podjęto próbę skorelowania wysokości strat z zagęszczeniem gniazd. W przypadku łącznych strat nie stwierdzono tego rodzaju zależności. Zaznaczyła się ona tylko w przypadku gniazd zniszczonych przez inne wrony ($r = 0{,}953$, $p < 0{,}01$). Próbowano też do tego problemu podejść w inny sposób. Rozpatrywano losy gniazd na małych powierzchniach, których centrum stanowiło dane gniazdo, a promień wynosił 570 m. W ten sposób uzyskano duży gradient zagęszczeń, od 1 do 7 gniazd w kole o powierzchni 1,02 km^2 (ryc. 7). Najmniejsze straty (64%) ponosiła grupa nie mająca w kole o wybranym promieniu żadnych sąsiadów. Grupy gniazd mających 4 i więcej sąsiadów ponosiły 90,6% strat, a mających mniej niż 4 sąsiadów – 72,6% ($\chi^2 = 4{,}753$, $p < 0{,}05$). Jest bardzo prawdopodobne, że

Tabela 17. Opóźnienie reakcji drapieżników na pojawienie się ofiar (jaj wronich)
A – rok, B – data zniesienia pierwszego jaja w sezonie, C – mediana, D – data zniszczenia pierwszego gniazda, E – liczba gniazd czynnych w dniu zniszczenia, F – liczba dni ekspozycji do dnia zniszczenia (gniazdodni), G – data zniszczenia ostatniego gniazda, H – liczba pozostałych gniazd, J – liczba dni ekspozycji pozostałych gniazd

Table 17. Predators' reaction on the appearance of prey (eggs of the Hooded Crow)
A – year, B – the earliest laying date in the season, C – median laying date, D – date of destroying of the first nest, E – number of active nests on the day of destroying of the first nest, F – number of days of exposure, H – number of remaining nests, J – number of exposure days of remaining nests

A	B	C	D	E	F	G	H	J
1980	5 IV	13 IV	17 IV	32	195	23 VI	-	-
1981	31 III	8 IV	9 IV	30	101	20 V	19	186
1982	1 IV	10 IV	10 IV	31	102	29 V	6	34
1983	4 IV	13 IV	17 IV	29	172	26 V	7	22
1984	3 IV	8 IV	12 IV	29	115	24 V	9	38
1985	2 IV	8 IV	22 IV	30	349	19 V	13	148



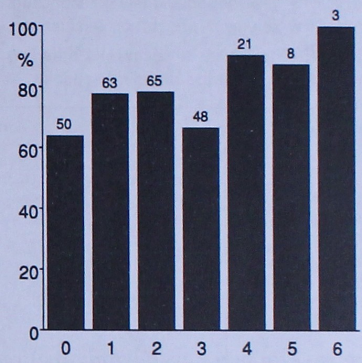
Ryc. 6. Rozkład gniazd zniszczonych przez wszystkie drapieżniki (A), kuny (B) i wrony (C) w kolejnych pentadach w latach 1980-85

Fig. 6. Distribution of nests destroyed by all predators (A), the Marten (B) and the Hooded Crow (C) in the consecutive five day periods in years 1980-85

przy wzroście zagęszczenia gniazd rosną straty powodowane przez sąsiadów, co odbija się na wzroście całości strat.

Pary gnieżdżące się na wyspach ponosiły zdecydowanie niższe straty niż pary gniazdujące w innych środowiskach (tab. 18) ($\chi^2 = 31{,}76$, $p < 0{,}001$). Taka sytuacja powtarzała się we wszystkich latach badań i związana była z brakiem drapieżników czworonożnych na wyspach.

W latach 1980, 1982, 1983 i 1985 straty powodowane przez drapieżniki w gniazdach z jajami i pisklętami były podobnej wielkości (różnice statystycznie nieistotne). W roku 1981 straty te były wyższe w gniazdach z jajami ($p < 0{,}02$), a w 1984 w gniazdach z pisklętami ($p < 0{,}01$). Biorąc pod uwagę różnicę w długości trwania obu faz (znoszenie i wysiadywanie jaj: 20-21 dni, okres pisklęcy 30-32 dni), gniazda z jajami były około 1,5 razy bardziej narażone na drapieżnictwo niż gniazda z pisklętami. 85,7% gniazd niszczonych przez wrony padało ich ofiarą na etapie jaj; dla kuny liczba ta wynosiła 55,4%.



Ryc. 7. Wysokość strat w zależności od lokalnego zagęszczenia (liczba sąsiadów w promieniu 570 m od gniazda)
Wielkość próby podano nad słupkami

Fig. 7. Losses in relation to local density (the number of neighbours within the radius of 570 m from the nest)
Sample sizes are given above the bars

Największe szanse na sukces miały wczesne lęgi (tab. 19). Jeżeli podzielić gniazda na te, w których pierwsze jajo zostało złożone przed 10 kwietnia, i późniejsze, to w pierwszej grupie straty wynosiły 65,0%, a w drugiej 87,8% ($\chi^2 = 16{,}37$, $p < 0{,}001$). Szczególnie wyraźnie różnica ta ujawniała

Tabela 18. Straty w zależności od położenia gniazda

Table 18. Losses in relation to nest location

Położenie gniazda Nest location	*N*	Straty całkowite (%) Total losses (%)	Drapieżnictwo (%) Predation (%)
Groble między stawami Dikes between ponds	108	81,5	79,8
Groble między stawem a polem Dikes between a pond and a field	80	80,0	78,1
Aleje drzew / Row of trees	59	79,7	79,0
Skraj lasu / Edge of forest	6	100,0	100,0
Wyspy / Islands	28	39,3	26,1

Tabela 19. Prawdopodobieństwo zakończenia lęgu sukcesem w zależności od daty założenia gniazda w kolejnych pentadach sezonu

Table 19. Probability of successful breeding in relation to the laying date in the consecutive five day periods of the breeding season

		Kwiecień / April						Maj / May		
		1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	1-5	6-10	11-15
Liczba gniazd Number of nests		39	98	57	18	16	13	9	7	3
Gniazda z sukcesem Successful nests	N	14	34	7	2	1	2	2	1	-
	%	35,9	34,7	12,3	11,1	6,2	15,4	22,1	14,3	-

się w sezonach o wydłużonym okresie składania jaj. Na przykład w roku 1983 z 15 gniazd założonych po 10 kwietnia nie wyleciał ani jeden młody, a w r. 1982 na 28 takich gniazd tylko jeden lęg zakończył się sukcesem.

Przy ocenie strat częściowych na etapie jaj (tab. 20) wzięto pod uwagę tylko lęgi o znanej wielkości zniesienia, zakończone sukcesem. Wśród 40,4% jaj, które w lęgach z sukcesem nie dały pisklęcia, były zarówno jaja zrabowane przez drapieżniki, jak i nie wyklute lub takie, w których pisklę zamarło w czasie klucia. Określenie proporcji tych różnych przyczyn nie było możliwe, ponieważ rodzice mogą usuwać nie wyklute lub uszkodzone jaja z gniazda (Yom-Tov 1976).

Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w stratach wśród gniazd usytuowanych na różnej wysokości nad ziemią, w różnych miejscach na drzewie, na różnych gatunkach drzew, a także wśród lęgów o różnej wielkości. Nie udało się też wykazać istotnej zależności między tempem rozwoju ulistnienia na drzewach w danym sezonie a stratami wśród gniazd.

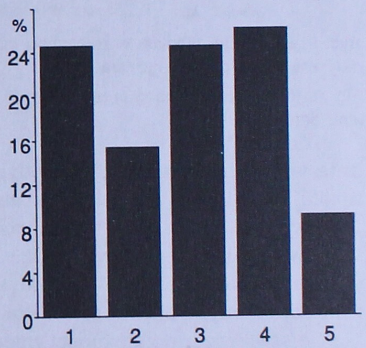
Tabela 20. Straty częściowe w gniazdach z sukcesem w latach 1980-85

Table 20. Partial losses in successful nests in years 1980-85

Rok Year	Liczba gniazd No. of nests	Liczba jaj No. of eggs	Liczba młodych No. of nestlings	% strat częściowych % of partial losses
1980	10	46	27	41,3
1981	15	73	52	28,8
1982	6	30	10	66,7
1983	5	27	18	33,3
1984	9	47	20	57,4
1985	9	44	32	27,3
1980-85	54	267	159	40,4

Produkcja młodych. Liczbę młodych, które opuściły gniazdo, ustalano w czasie ostatniej kontroli gniazda, tj. w 25 dniu ich życia. Produkcja piskląt w poszczególnych latach była bardzo różna (tab. 21). Liczba młodych na parę w pomyślnych latach 1981 i 1985 była istotnie wyższa niż w 1980 i 1982 ($p < 0,05$, U-test). Wpływ lęgów powtarzanych na podniesienie produkcji populacji był minimalny. Pisklęta z tych lęgów stanowiły zaledwie 3,3% ogólnej liczby młodych ($N = 182$), które opuściły pomyślnie gniazda w ciągu sześciu lat badań. Straty wśród lęgów uzupełniających były wysokie (85%) i produkcja wynosiła zaledwie 0,22 młodego na parę ($N = 27$). Co roku większość par kończyła sezon bez sukcesu rozrodczego. Samice, którym udało się wyprowadzić przynajmniej jednego młodego, stanowiły średnio 25,6% samic przystępujących do lęgów.

Pomimo że zniesienia z 6 i 7 jaj stanowiły 21,5% ogólnej liczby zniesień, największa liczba wyprodukowanych podlotów na gniazdo wynosiła 5 (ryc. 8). Stwierdzono bardzo istotną różnicę w produkcji młodych w zależności od daty przystąpienia do lęgu (ryc. 9). Samice zakładające gniazda między 1 a 10 kwietnia produkowały w sezonie średnio 1,0 młodego, podczas gdy samice rozpoczynające lęgi później tylko 0,31 ($U = 4,333$, $p < 0,001$). Śre-



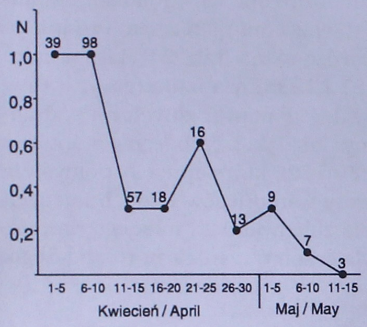
Ryc. 8. Liczba młodych opuszczających gniazdo w latach 1980-85 ($N = 65$)

Fig. 8. Number of fledglings in the Hooded Crow nests in 1980-85 ($N = 65$)

Tabela 21. Produkcja młodych

Table 21. Production of fledglings

Rok Year	Liczba młodych na parę w populacji Number of fledglings per breeding pair		Liczba młodych na parę z sukcesem Number of fledglings per successful pair		% par z sukcesem Proportion of successful pairs
	N	$\bar{x}$	N	$\bar{x}$	%
1980	51	0,53	10	2,70	19,6
1981	51	1,16	19	3,10	37,3
1982	55	0,24	7	1,86	12,7
1983	36	0,69	7	3,57	19,4
1984	31	0,65	9	2,22	29,0
1985	30	1,27	13	2,92	43,3
1980-85	254	0,72	65	2,80	25,6



Ryc. 9. Produkcja młodych w zależności od daty zniesienia pierwszego jaja

Fig. 9. Production of young in relation to laying date

Tabela 22. Efekty lęgów wrony w zależności od miejsca gniażdżenia

Table 22. Breeding success of the Hooded Crow in relation to the breeding place
A – mean number of young per breeding pair, B – mean number of young per successful pair, C – mainland, D – islands, *N* – number of pairs

	Liczba młodych na parę lęgową (A)		Liczba młodych na parę z młodymi (B)	
	N	$\bar{x}$	*N*	$\bar{x}$
Ląd (C)	226	0,58	48	2,73
Wyspy (D)	28	1,82	17	3,00

dnia wieloletnia produkcja młodych na parę gniazdującą na wyspie wynosiła 1,82 i była ponad trzykrotnie wyższa (tab. 22) od produkcji par „lądowych" (U-test, $U = 4{,}643$, $p < 0{,}001$). Teoretycznie przeciętna para wyprowadzająca przez wszystkie sześć lat badań lęgi na wyspie miała szansę wyprowadzić 10,9 podlota, a podejmując ryzyko gniazdowania w terenie dostępnym dla drapieżników lądowych tylko 3,5 podlota.

Nie stwierdzono zależności między produkcją młodych w lęgach udanych a opadami deszczu w okresie przebywania piskląt w gniazdach.

Dyspersja i śmiertelność młodych po wylocie z gniazda. W pierwszym tygodniu po opuszczeniu gniazda młode wrony latały bardzo słabo i najczęściej można je było spotkać na sąsiednich drzewach, nie dalej niż kilkadziesiąt metrów od gniazda. Jeszcze po dwóch tygodniach od wylotu nie latały tak sprawnie jak dorosłe ptaki. W około miesiąc po zakończeniu lęgów, w pierwszej połowie lipca, wszystkie rodziny opuszczały rezerwat i przyłączały się do stad polęgowych. W większości obserwowanych przypadków rodzeństwo przenosiło się do jednego stada. Stwierdzono jednak dwa przypadki, gdy młode ptaki z jednego gniazda poleciały do dwóch różnych stad przebywających około 8 km od siebie.

Ubytek pomiędzy liczbą piskląt, które opuściły gniazda, a liczbą rozpoznanych w lipcu i sierpniu w stadach polęgowych wynosił średnio dla wszystkich lat 61,8%. Do końca roku pozostało na badanym terenie średnio 24,2% młodych (tab. 23). W ciągu całego okresu badań natrafiono jedynie na 7 zwłok młodych ptaków (4,5% oznakowanych). Trzy z nich padły w czerwcu, dwa w lipcu, jeden w sierpniu i jeden około 12 miesięcy od wylotu z gniazda. Przyczyną śmierci w dwóch przypadkach było rozbi-

Tabela 23. Procent ptaków, oznakowanych jako młode, przebywających na terenie badań w kolejnych okresach życia

Table 23. Percentage of birds, marked as young, staying in the study area in the consecutive periods of life

Rok Year	N	Wiek osobnika (w latach) / Age of bird (in years)								
		1			2		3		4	
		VII-VIII	IX-XII	I-VI	VII-XII	I-VI	VII-XII	I-VI	VII-XII	I-VI
1980	22	36,4	13,6	13,6	13,6	9,0	4,5	4,5	-	-
1981	57	59,6	36,8	28,8	12,3	10,5	8,8	5,3	1,8	1,8
1982	12	8,3	8,3	8,3	8,3	8,3	8,3	8,3	-	-
1983	18	33,3	27,8	16,7	11,0	11,0	11,0	11,0	11,0	-
1984	20	25,0	10,0	10,0	5,0	-	-	-	-	-
1985	28	21,4	21,4	10,7	10,7	-	-	-	-	-
1980-85	157	38,2	24,2	15,9	10,8	8,5	6,9	6,4	2,7	1,0

cie się o przewody elektryczne, w jednym utopienie, a przyczyna śmierci pozostałych ptaków jest nieznana.

Wiosną 1984 r. w rezerwacie i jego okolicy przebywało zaledwie 7 ze 109 młodych oznakowanych w latach 1980-83. Sporadyczne obserwacje spoza terenu badań wskazują na możliwość znacznego rozpraszania się młodych w pierwszym roku życia. W połowie czerwca 1982 r. roczne ptaki spotkano 8 km na południe od rezerwatu (Krośnice) i 28 km na zachód (Radziądz), a w pierwszych dniach lipca trzy jednoroczne ptaki 105 km na zachód od rezerwatu (Bytom Odrzański).

Rozpraszanie się młodych wron było rozciągnięte w czasie. Opuszczały one strony rodzinne zaraz po usamodzielnieniu się, jeszcze przed włączeniem się do stada polęgowego lub po pewnym okresie przebywania w tym stadzie. Przykłady pierwszej możliwości są następujące: ptak oznaczony jako K6, obserwowany ostatni raz tuż po wylocie z gniazda (10 VI 81), pojawił się ponownie na terenie badań po 2 latach i 13 dniach (2-0-13, lata-miesiące-dni); Y8 widziany ostatni raz po wylocie z gniazda (10 VI 82) po 3-8-21; Z7 (16 VI 82) po 1-9-19. Przykłady drugiej możliwości: Z1 obserwowany ostatni raz 16 VII 83 w stadzie polęgowym we wsi Nowy Zamek został stwierdzony tam ponownie po 3-3-9; H6 – 25 VIII 81 w stadzie we wsi Potasznia, obserwowany ponownie w rezerwacie po 2-6-26. Ptak O2 oznakowany 23 V 81 w stadzie nielęgowym w Nowym Zamku i widziany tam ostatni raz 16 VII 81 był stwierdzony 18 IV 84 w Radziądzu (28 km na W od terenu badań). Prawie wszystkie młode ptaki opuszczały teren badań przed nadejściem zimy. 12, 14 i 29 I 1982 na wysypisku śmieci w Miliczu (5 km na W od rezerwatu) widziano młode wrony H3 i P1 z roku 1981 w stadzie 30 innych wron.

DYSKUSJA

Badana populacja wron malała liczebnie w okresie badań. Podobne tendencje nie były dotąd odnotowane u tego gatunku poza przypadkami, kiedy podejmowano specjalne wysiłki w celu redukcji populacji (Slagsvold 1978; Parker 1985a). Większość autorów, którzy zajmowali się wroną w zachodniej Europie i Skandynawii, podkreśla dużą stabilność liczebności frakcji lęgowej badanych przez siebie populacji (Tenovuo 1963; Wittenberg 1968; Picozzi 1975b; Tompa 1975; Loman 1980). Była ona na ogół utrzymywana dzięki istnieniu rezerwy populacyjnej w postaci stada nielęgowego (Wittenberg 1968; Charles 1972; Tompa 1975; Bohmer 1976a). Obecność takiej rezerwy ptaków dojrzałych płciowo, powstrzymywanych od rozrodu brakiem miejsc na gniazdo bądź zachowaniem terytorialnym par lęgowych, wykazały dotąd niezbicie doświadczenia przeprowadzone w Szkocji przez Charlesa (1972). Potwierdzają je też obserwacje nad znakowanymi populacjami wron w Niemczech (Wittenberg i Sternberg 1985b), gdzie stwierdzono przebywanie w stadzie nielęgowym ptaków 3-, 4-, a nawet 5-letnich. Podobne badania w Szwecji (przy niższym zagęszczeniu) wykazały obecność ptaków trzyletnich. Nie jest jednak pewne, czy ptaki trzyletnie są już zdolne do rozrodu. Wprawdzie Kalchreuter (1972b) udowodnił, że dwuletnie samce produkują już spermę, jednakże w badaniach Wittenberga i Sternberga (1985b) oraz Lomana (1985) na kilkaset znakowanych ptaków stwierdzono jedynie dwa przypadki przystąpienia do lęgu w drugim roku życia (w obu przypadkach z owdowiałymi, starszymi ptakami). W trzecim roku życia przystępowało do lęgów w obu badanych populacjach 23-25% osobników. W niniejszych badaniach nie określono struktury wiekowej stada nielęgowego. Wydaje się jednak bardzo prawdopodobne, że co najmniej od roku 1983, kiedy zaczęła spadać liczebność frakcji lęgowej, nie było już w nim rezerwy starszych ptaków, mogących ten spadek powstrzymać.

W badanych dotąd populacjach wron podstawowym czynnikiem wpływającym na liczebność populacji w następnym roku była na ogół produkcja młodych. W większości utrzymywała się ona w granicach od 1,7 do 2,6 na parę przystępującą do lęgu (Olstad 1935; Picozzi 1975b; Bohmer 1976b; Sondell 1976; Pettersson 1977; Loman 1980; Munkejord i in. 1985). Jednak nawet wówczas, gdy produkcja była niższa (1,2-1,4), zapewniała stabilność populacji i obecność stada nielęgowego, w którym obok ptaków niedojrzałych przebywały również zdolne do rozrodu (Wittenberg 1968; Charles 1972; Yom-Tov 1974). W niniejszych badaniach produkcja młodych wynosiła 0,24-1,27 na parę lęgową.

W dwóch badanych pod tym względem populacjach roczna śmiertelność ptaków lęgowych wynosiła 8% (Charles 1972; Loman 1985), a ptaków w stadzie nielęgowym – 27% (Loman 1985). Ocen śmiertelności

w pierwszym roku życia nie można opierać na ubywaniu oznakowanych ptaków z terenu badań, z powodu dużej dyspersji w tej grupie wiekowej (patrz wyżej, a także: Kalchreuter 1970; Holyoak 1971). Użyto więc danych Bussego (1969) opartych na wiadomościach powrotnych o obrączkowanych ptakach, który roczną śmiertelność ptaków jednorocznych ocenia na 62,4%. Zakładając dodatkowo, że większość wron przystępuje do rozrodu w 4 roku życia (Loman 1985; Wittenberger i Sternberg 1985b), możemy wyliczyć, że coroczny 8% ubytek ptaków lęgowych w populacji może być uzupełniony przy produkcji około 1,1 młodego na parę lęgową. Wartość ta jest wyższa od średniej wieloletniej (0,72) uzyskanej w niniejszych badaniach. Można więc przyjąć, że populacja milicka była w okresie badań populacją zależną, w której rozród nie pokrywał strat. Potwierdzają to całkowicie obserwacje młodych, znakowanych ptaków. Większość młodych ginęła, bądź opuszczała teren badań przed uzyskaniem dojrzałości płciowej, a żaden z tych, które pozostały, nie zagnieździł się. Tak więc cała wieloletnia produkcja populacji nie miała wpływu na liczebność frakcji lęgowej. W tej sytuacji należałoby oczekiwać napływu ptaków z zewnątrz. Imigracja niewątpliwie miała miejsce w roku 1982, kiedy liczebność populacji była wyższa od oczekiwanej, przy założeniu 8% śmiertelności rocznej ptaków lęgowych i 27% śmiertelności w stadzie nielęgowym, a także w 1984, kiedy liczba ptaków w stadzie nielęgowym była wyższa niż w roku 1983. Dopływ ptaków z zewnątrz okazał się jednak za słaby, by utrzymać liczebność populacji na stałym poziomie.

Rosnąca w miarę spadku populacji dostępność dogodnych do gniazdowania miejsc oraz wyjątkowa obfitość pokarmu w okresie lęgowym (dane własne) powinny sprzyjać napływowi wron z dalszych okolic. Fakt, że nic takiego nie nastąpiło, pozwala sformułować hipotezę, że niska produkcja młodych i obserwowany w latach 1980-85 spadek liczebności populacji wron dotyczył nie tylko terenu badań, ale znacznie większego obszaru. Potwierdzają to wyrywkowe badania przeprowadzone w latach 1982 i 1985 w krajobrazie rolniczym koło Smolca, 10 km na SW od Wrocławia (dane własne). W roku 1982 na powierzchni 21 km^2 gniazdowało tu 45 par wron (2,1 pary/km^2), a produkcja wynosiła 0,63 młodego na parę. Były to wartości zbliżone do milickich. W roku 1985 było tu już tylko 25 par lęgowych (1,2 pary/km^2), a więc nastąpił prawie dwukrotny spadek, podobnie jak w populacji milickiej.

Stale niska produkcja młodych powinna dawać efekt stopniowego obniżania liczebności populacji. Obserwowany między rokiem 1982 i 1983 gwałtowny spadek liczebności populacji lęgowej mógł być wywołany trzema czynnikami: emigracją części ptaków lęgowych, drastycznym załamaniem się produkcji młodych w latach 1978-79 lub znacznie wyższą od przeciętnej śmiertelnością dorosłych ptaków w okresie między sezonami

1982 i 1983. Pierwszą hipotezę można odrzucić biorąc pod uwagę wyniki badań stwierdzających, że terytorialne pary wron zajmują z roku na rok te same areały gniazdowe, modyfikując co najwyżej ich granice (Charles 1972; Grabowski 1983; Loman 1985; Wittenberg i Sternberg 1985b oraz obserwacje własne). Druga musiałaby zakładać gwałtowny wzrost nacisku drapieżnictwa na lęgi w latach 1978-79, co jest mało prawdopodobne, tym bardziej że liczebność populacji wron w rezerwacie w latach 1972-77 nie zmieniała się, utrzymując się na poziomie ~50 par (Witkowski 1983). Trzecia hipoteza ma na swoje poparcie fakt, że wrony, których pokarm w okresie pozalęgowym jest w dużym stopniu (zimą nawet do 88%) pochodzenia antropogennego (Margolin 1984), mogą ulegać masowym zatruciom. Na możliwość zatrucia niektórych osobników w populacji milickiej wskazuje znaczny procent nie wyklutych jaj, a nawet całych lęgów.

Wielkość zniesienia w badanej populacji wron różniła się pomiędzy latami i środowiskami oraz zaznaczał się jej spadek z upływem pory lęgowej. Zmiany wieloletnie były niewielkie (maksimum 0,64 jaja), podobnie jak w dziesięcioletnich badaniach Sondela (1976), gdzie wynosiły 0,65 jaja, i siedmioletnich badaniach Lomana (1980) – 0,7 jaja. W niniejszych badaniach przeciętna wielkość lęgów była tym wyższa, im wcześniejsza była średnia data rozpoczynania lęgów. Mogło to być wynikiem zmian w strukturze wiekowej samic. U wielu gatunków ptaków stwierdzono wzrost wielkości zniesienia z wiekiem samic (np. Coulson i White 1961; Klomp 1970; Yamagishi 1981; Baillie i Milne 1982), w tym również u sroki (Hogsted 1981b) i wrony (Loman 1984), a równocześnie wykazano, że starsze ptaki wcześniej przystępują do lęgów. Tak więc wzrost udziału starszych ptaków w populacji może być przyczyną wzrostu średniej wielkości lęgu i wcześniejszego składania jaj. Za istnieniem takiego mechanizmu w populacji milickiej przemawia fakt spadku jej liczebności, który najprawdopodobniej był wywołany brakiem dopływu młodych ptaków. Starzenie się populacji lęgowej mogło być przyczyną stałego wzrostu średniej wielkości zniesienia począwszy od roku 1981. Innym źródłem wyżej wspomnianej zależności między datą lęgu a wielkością zniesienia mogły być zmienne warunki pokarmowe wczesną wiosną w różnych latach. Jest to jednak mało prawdopodobne w badanej populacji, gdzie już od początku marca wrony miały pod dostatkiem pokarmu w postaci śniętych ryb (dane własne). I w końcu, wielkość zniesień w badanej populacji wron wykazywała istotną zależność od średniej temperatury dobowej pierwszej dekady kwietnia, okresu, w którym większość samic znosiła lub formowała jaja. Można to najprościej wyjaśnić bezpośrednim wpływem obniżenia temperatury na nieśność, jaki wykazano u kur. U ptaków tych spadek o każdy 1°C poniżej temperatury optymalnej zmniejszał produkcję jaj o 0,5% i zwiększał zapotrzebowanie na paszę o 1,5% (David 1982).

Mniejsze zniesienia w badanej populacji wron, w latach o niskiej średniej temperaturze kwietnia, byłyby bezpośrednią reakcją na większe straty energetyczne w czasie chłodów.

Różnice międzyśrodowiskowe w wielkości zniesienia tłumaczono, jak dotąd, czynnikiem pokarmowym (Loman 1977; Pettersson 1977). Stwierdzone w populacji milickiej większe zniesienia na wyspach niż poza nimi trudno jednak wyjaśnić w ten sposób. Obie bowiem grupy ptaków korzystały z tych samych źródeł pokarmu. Również interpretacja podana pierwotnie przez autora (Grabiński 1983) w świetle późniejszych badań jest mało prawdopodobna. Przypuszczał on, że wyspy, jako środowisko bezpieczniejsze, są zajmowane przez pary dominujące, a więc starsze, co byłoby bezpośrednią przyczyną większych zniesień. Hipoteza ta zakłada możliwość zmiany terytorium przez parę w miarę awansowania w hierarchii socjalnej i zasiedlanie wysp na drodze konkurencji. Jednakże badania nad znakowanymi populacjami czarnowrona w Szkocji (Charles 1972) i Niemczech (Wittenberg i Sternberg 1985b) oraz wrony siwej w południowej Szkocji (Loman 1985), wykazały, że wrony zajmują to samo terytorium z roku na rok. Ptaki dojrzewające płciowo łączą się w pary w stadzie nielęgowym, następnie wspólnie penetrują tereny lęgowe i zajmują terytorium (Charles 1972; Loman 1985; Wittenberg i Sternberg 1985a). Wybór ten jest prawdopodobnie dość przypadkowy, ponieważ para nie ma doświadczenia z gniazdowaniem i nie jest w stanie określić stopnia bezpieczeństwa miejsca, w którym umieści gniazdo. Za losowym wyborem przemawia też fakt, że nigdy nie było zajętych więcej niż sześć wysp jednocześnie, chociaż co najmniej 15 wysp w rezerwacie dawało możliwość gniazdowania, oraz że w latach, kiedy liczebność populacji obniżyła się, zmniejszyła się także liczba par na wyspach.

Różnica w wielkości zniesień w lęgach na wyspach i na „lądzie stałym" mogłaby wynikać z działającej stresująco obecności drapieżników w okresie poprzedzającym znoszenie jaj w tym drugim środowisku. Wyspy uniemożliwiały dostęp drapieżnikom czworonożnym, a równocześnie stanowiły doskonały punkt obserwacyjny, umożliwiający wykrycie nadlatującego drapieżnika z dużej odległości. W szpalerach drzew wzdłuż grobli możliwość zaskoczenia przez drapieżnika była znacznie większa. Negatywny wpływ stresu na płodność jest zjawiskiem dobrze poznanym u ssaków (Christian 1959; Christian i Davis 1964), ale stwierdzonym również u ptaków. U gniazdującego blisko ziemi drozdzika *Turdus iliacus* wykryto negatywną korelację między wielkością zniesienia a liczebnością gryzoni w poszczególnych latach, podczas gdy inne czynniki, jak pokarm, zagęszczenie populacji i warunki atmosferyczne, nie wpływały na roczne zmiany wielkości zniesienia (Arheimer 1978). Również u świstunki *Phylloscopus*

sibilatrix wykazano, że w latach o wysokiej liczebności drapieżników zniesienia były mniejsze (Wesołowski 1980).

Zanotowany w niniejszych badaniach spadek wielkości zniesienia w miarę upływu sezonu lęgowego stwierdzono też u wron w Niemczech, Szwajcarii i Szwecji (Wittenberg 1968; Glutz von Blotzheim 1973; Loman 1977; Pettersson 1977; Hund i Prinzinger 1981). W badanej populacji nie jest on duży, zaznacza się jednak istotna różnica między samicami niosącymi się do 10 kwietnia i później. Ponieważ ilość dostępnego pokarmu była znaczna i rosła przez cały kwiecień, maj i czerwiec, można odrzucić przypuszczenie o bezpośrednim czy pośrednim wpływie pokarmu. Natomiast prawdopodobne wydaje się, przez analogię do wrony siwej badanej w Szwecji (Loman 1984), występowanie różnic w porze przystępowania do lęgów i wielkości zniesień między ptakami gnieżdżącymi się pierwszy raz a starszymi. Zmniejszanie się średniej wielkości zniesienia w miarę upływu sezonu lęgowego byłoby spowodowane późniejszym przystępowaniem do lęgów ptaków młodych. W milickiej populacji wiek samic nie był jednak znany.

W większości prac dotyczących wrony udział jaj nie wyklutych wynosił od 6 do 12% (Olstad 1935; Tenovuo 1963; Wittenberg 1968; Bojko 1972; Lewin i Gubin 1978; Loman 1980). Według Koeniga (1982) liczba ta dla wielu monogamicznych gatunków ptaków z rzędu *Passeriformes* wynosi około 9%. Wyższe wartości podano dla wron z okolic Witebska na Białorusi – 18,3% (Dorofiejew i Zwiezdina 1972), za kołem podbiegunowym w Norwegii – 15,0% (Parker 1985) oraz w niniejszych badaniach – 15,9%. U wielu gatunków ptaków wykazano negatywny wpływ zatrucia organizmu samic pestycydami i metalami ciężkimi na wykluwalność znoszonych przez nie jaj (Jones i in. 1968; Peacall i in. 1973; Scott i in. 1975). Na milickiej populacji wrony nie przeprowadzono takich badań, ale nie znane w innych populacjach przypadki niewykluwania się całych lęgów mocno sugerują silne zatrucie części samic.

W porównaniu z innymi populacjami europejskimi wrony milickie ponosiły największe straty gniazdowe, a podobnie jak w innych populacjach główną przyczyną strat było drapieżnictwo. Drapieżnictwo (łącznie z kanibalizmem) wyeliminowało około 69% założonych gniazd. Jeżeli uwzględnić jeszcze straty częściowe, to czynnik ten niweczył około 75% potencjalnej produkcji badanej populacji.

Całkowite straty gniazdowe wśród milickich wron (średnia z 6 lat) wynosiły 76,9%. W pięciu innych populacjach obu podgatunków wrony wynosiły one jedynie 8-20% (Olstad 1935; Tompa 1975 – populacja śródleśna; Sondell 1976; Pettersson 1977; Parker 1985b); w sześciu dalszych populacjach: 20-40% (Dorofiejew i Zwiezdina 1972; Picozzi 1975b; Bohmer 1976b; Lewin i Gubin 1978; Loman 1980; Munkejord i in. 1985).

W trzech populacjach wynosiły więcej, a mianowicie: 55% (Yom-Tov 1974), 70% (Wittenberg 1968) i 74% (Tompa 1975 – populacja śródpolna). W porównaniu z mniejszymi i słabszymi gatunkami ptaków wrony nie mają wielu poważnych wrogów, co najprawdopodobniej jest podstawową przyczyną przeciętnie niskich strat gniazdowych u tego gatunku. Według Cody (1971) ptaki budujące gniazda otwarte ponoszą straty rzędu 43-70%, a niektóre mniejsze gatunki nawet powyżej 80% (Ricklefs 1969). Jaka jest przyczyna tak wielkiego zróżnicowania strat między różnymi populacjami wron? Najprawdopodobniej są to różnice w składzie gatunkowym i liczebności drapieżników. W grupie populacji ponoszących bardzo niskie (8-20%) i średnie straty autorzy upatrywali ich przyczynę głównie w kanibalizmie wron ze stada nielęgowego, rzadziej w działaniu człowieka. Nie wymieniają oni kun jako potencjalnych drapieżników gniazd. Wydaje się, że nieobecność lub rzadkość tego bardzo skutecznego drapieżcy była główną przyczyną niewielkich strat ponoszonych przez wrony spoza populacji milickiej. Jako wyjątek można wymienić śródpolną populację szwajcarską, gdzie farmerzy celowo i systematycznie niszczyli gniazda wron i straty były bardzo wysokie, mimo braku kun (Tompa 1975). W badanej populacji co najmniej 47,7% strat wśród gniazd powodowały kuny (32,7% strat całkowitych), a prawdopodobnie ich udział był jeszcze wyższy, obejmując część strat spowodowanych przez niezidentyfikowane drapieżniki. Duży kompleks stawów nie jest środowiskiem charakterystycznym ani dla ofiary (wrona), ani dla drapieżnika (kuna). Wąskie szpalery drzew, i to wyłącznie liściastych, na pewno ułatwiają kunie znajdywanie gniazd. Stwierdzona na terenie rezerwatu liczba kun (4-6) była taka sama jak podawana przez Goszczyńskiego (1985) dla 21 km^2 krajobrazu rolniczego z małymi laskami w centralnej Polsce. Jednakże zagęszczenie w przeliczeniu na obszar, jaki mogą penetrować, było trzykrotnie wyższe. W badaniach Lomana (1979) i Mollera (1981) gniazda budowane na drzewach liściastych ponosiły dwukrotnie wyższe straty niż umieszczane w gęstych koronach świerków i sosen. Młode kuny rodzą się w końcu marca i początku kwietnia (Ocetkiewicz 1973). Zapotrzebowanie pokarmowe samicy w okresie laktacji zwiększa się dwukrotnie (Sargeant 1978). Po 45 dniach karmienia mlekiem, około połowy maja, młode przechodzą na pokarm zwierzęcy (Ocetkiewicz 1973) i zjadają go w ilości odpowiadającej 80% zapotrzebowania dziennego dorosłej kuny (Ryszkowski i in. 1973). Te cechy biologii rozrodu kuny mogły mieć wpływ na zmiany sezonowe presji kun na lęgi wron.

Kanibalizm, polegający na rabowaniu zawartości gniazd przedstawicieli własnego gatunku, jest raczej rzadki u ptaków. Stosunkowo często występuje tylko u mew *Laridae*, zwłaszcza większych gatunków (Harris 1964; Brown 1967); na przykład w kolonii mewy srebrzystej *Larus argen-*

tatus w ten sposób ginęło 23% piskląt (Parsons 1971). Poza tym znany jest u kilku gatunków fregat, rybitw i u wydrzyka wielkiego *Stercorarius skua* (Ashmole 1963; Schreiber i Ashmole 1970; Diamond 1975; Furness 1981). U krukowatych kanibalizm występuje tylko u obu podgatunków wrony (Goodwin 1976). Większość autorów zajmujących się tym gatunkiem przypuszcza, że kanibalami są wrony ze stada nielęgowego. Jedynie Pettersson (1977) pisze, że nie znalazł potwierdzenia tego faktu, a Tenovuo (1963) stwierdził, że kanibalami były inne pary wron. Wyniki niniejszych badań podpierają ten ostatni pogląd z następujących powodów: (1) W ciągu trzech lat badań liczebność stada nielęgowego spadała, a straty gniazdowe wywołane przez wrony nie zmieniały się. (2) Wykazano istotną korelację pomiędzy zagęszczeniem par lęgowych a wysokością strat powstałych na skutek kanibalizmu. (3) Straty spowodowane przez kanibalizm malały wraz ze wzrostem odległości między gniazdami. (4) Żadne z 50 gniazd położonych w odległości większej niż 560 m od najbliższego sąsiada nie zostało zniszczone na skutek kanibalizmu. (5) Straty gniazdowe spowodowane przez wrony wykryto również w roku 1982 na powierzchni badawczej pod Wrocławiem, gdzie nie stwierdzono stada nielęgowego (dane własne). Nie można oczywiście wykluczyć, że część strat mogła być spowodowana przez wrony nielęgowe.

Populacje, w których stwierdzono lub podejrzewano kanibalizm ze strony stada nielęgowego, badane były w krajobrazie rolniczym i charakteryzowały się stosunkowo wysokim zagęszczeniem par lęgowych (Wittenberg 1968; Charles 1972; Yom-Tov 1974; Tompa 1975; Böhmer 1976b; Loman 1980). W tej sytuacji w skład stada wchodziły też pary ptaków dojrzałych płciowo, które nie mogły znaleźć terytorium gniazdowego. Wrony ze stada, nękając pary lęgowe i niszcząc im lęgi, zwiększały swoje szanse na zdobycie terytorium (Charles 1972; Yom-Tov 1974). Odpowiedzią na to zagrożenie może być, stwierdzony u terytorialnych par, wyższy stopień agresji wobec osobników ze stada niż wobec sąsiadów (Spray 1978). W przypadku gdy są wolne terytoria i stado nielęgowe jest nieliczne, składa się ono najprawdopodobniej wyłącznie z osobników niedojrzałych płciowo, które jeszcze nie poszukują terytorium lęgowego. Dotyczyło to silnie rozrzedzonych populacji skandynawskich (Tenovuo 1963; Pettersson 1977) i populacji milickiej, w której liczebność stada nielęgowego gwałtownie malała.

Ptak rabując gniazdo sąsiada, poza pewną korzyścią wynikającą z uzyskania dodatkowej porcji pokarmu, powoduje najczęściej opuszczenie terytorium przez sąsiednią parę, co zmniejsza szansę zniszczenia własnego gniazda na skutek kanibalizmu sąsiada. W parkach Moskwy i dawnego Leningradu zagęszczenie populacji wron jest bardzo wysokie (do kilkudziesięciu par na 1 km^2) i gniazda są położone w odległości kilkunastu

lub kilkudziesięciu metrów od siebie. Powoduje to takie natężenie agresywnych interakcji między blisko gniazdującymi parami, że większość gniazd zostaje zrabowana przez wrony (Grabowski 1983 i 1984; Hrabryj 1984; Wachruszew 1984).

LITERATURA

Anderson A. 1963. Patagial tags for waterfowl. J. Wildl. Mgmt. 27: 284-288.

Arheimer O. 1978. Number of clutches and clutch-size of the Redwing *Turdus iliacus* in subalpine meadow birch forest at Ammarnäs in Swedish Lapland. Anser, Supplement 3: 15-30.

Ashmole N.P. 1963. The biology of the Widewake or Sooty Tern *Sterna fuscata* on Ascension Island. Ibis 103: 297-364.

Baeyens G. 1981. Magpie breeding success and Carrion Crow interference. Ardea 69: 125-139.

Baillie S.R., Milne H. 1982. Time influence of female age on breeding in the eider *Somateria mollissima*. Bird Study 29: 55-66.

Blalock H.M. 1977. Statystyka dla socjologów. PWN. Warszawa.

Böhmer A. 1976 a. Zur Struktur der Schweizerischen Rabenkrähenpopulation *Corvus corone corone*. Mit einer Diskussion der Methodik von Populationsberechnungen. Ornith. Beob. 73: 109-136.

Böhmer A. 1976 b. Bruterfolg einer kleinen Rabenkrähenpopulation. Ornith. Beob. 73: 136-140.

Bojko N.S. 1972. Razmnożenie sieroj worony na kolskom połuostrowie. (Kandałakszskij goszapowiednik). VIII Pribałtijskaja Ornit. Konferencja. Talin. ss: 18-20.

Bossema I., Roel A., Baeyens G. 1986. Adaptations to interspecific competition in five corvid species in the Netherlands. Ardea 74: 199-210.

Brown D. 1975. A test of randomness of nest spacing. Wildfowl 26: 102-103.

Brown R.G.B. 1967. Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed Gulls *Larus argentatus* and *L. fuscus*. Ibis 109: 502-515.

Busse P. 1969. Results of ringing of European *Corvidae*. Acta Orn. 11: 264-328.

Busse P. 1973. Przedstawienie dynamiki wędrówek ptaków. Not. Orn. 14: 68-75.

Charles J. 1972. Territorial behaviour and the limitation of population size in the crow, *Corvus corone* and *Corvus cornix*. Ph. D. thesis, Aberdeen University.

Christian J.J. 1959. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. J. Mammal. 31: 247-259.

Christian J.J., Davis D.E. 1964. Endocrines, behaviour and population. Science 146: 1550-1560.

Cody M.L. 1971. Ecological aspects of reproduction. [W:] Farner D.S., King I.R. (eds.). Avian Biology 1: 461-512.

Coulson J.C., White E. 1961. An analysis of the factors influencing the clutch size of the Kittiwake. Proc. Zool. Soc. London 136: 207-217.

David A. 1982. How environment effect the bird performance. Poultry Sci. 2: 68.

Diamond A.W. 1975. Biology and behaviour of frigatebirds *Fregata spp.* on Aldabra Atoll. Ibis 117: 302-323.

Dorofiejew A.M., Zwiezdina L.F. 1972. Ekologia sieroj worony w Biełorusskom Poozierie. Żiwotnyj mir Biełorusskowo Poozieria 2: 25-38. Mińsk.

Furness R.W. 1981. The impact of predation by Great Skuas *Catharacta skua* on other seabird populations at a Shetland colony. Ibis 123: 534-539.

Glutz von Blotzheim U.N. 1973. Die Brutvögel der Schweiz. Luzern.

Goodwin D. 1976. Crows of the world. Brit. Mus. Publ. London.

Göransson G., Loman J. 1976. Predation on simulated pheasants nests. Anser 15: 195-200.

Goszczyński J. 1985. Wpływ strukturalnego zróżnicowania krajobrazu ekologicznego na przebieg interakcji drapieżnik–ofiara. Rozprawy Naukowe i Monografie SGGW-AR, Warszawa, s. 1-80.

Grabiński W. 1983. Ekologia rozrodu wrony siwej *Corvus corone cornix* na stawach milickich. Dolina Baryczy 2: 19-28.

Grabiński W. 1987. Ekologia rozrodu wrony siwej *Corvus corone cornix* na stawach milickich. Rozprawa doktorska. Zakład Ekologii Ptaków UWr.

Grabowski W.I. 1983. Socjalnaja struktura populacji sernych woron *Corvus cornix* na Leninskich Gorach w Moskwie. Zool. Żurn. 62: 389-398.

Grabowski W.I. 1984. Worona w antropogennom landszaftie – adaptacja ili preadaptacja. Ekologia, biocenoticzeskoje i choziajstwiennoje znaczenije wranowych ptic. Moskwa, s. 54-56.

Harris M.P. 1964. Aspects of breeding biology of the gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus*. Ibis 106: 432-456.

Hejnowicz E. 1987. Ekologia rozrodu śmieszki *Larus ridibundus* na stawach milickich. Ptaki Śląska 5: 1-14.

Högsted G. 1981 b. Should there be a positive or negative correlation between survival of adults in a bird population and their clutch size? Am. Nat. 118: 568-571.

Holyoak D. 1971. Movements and mortality of *Corvidae*. Bird Study 18: 97-106.

Hrabryj W. M. 1984. Dinamika czislennosti i biocenoticzeskoje razmieszczenije wranowych w Leningradie. Ekologia, biocenoticzeskoje i choziajstwiennoje znaczenije wranowych ptic. Moskwa.

Hund K., Prinzinger R. 1981. Notes on the breeding biology of the Magpie *Pica pica*, the Carrion Crow *Corvus c. corone* and the Jackdaw *Corvus monedula* in Württemberg. Ecol. Birds 3: 261-265.

Jankowski W. 1985. Biologia i ekologia rozrodu łyski *Fulica atra* na różnych typach stawów rybnych. Rozprawa doktorska. Zakład Ekologii Ptaków UWr.

Jones F.J.S., Summers D.B. 1968. Relation between DDT in diets of laying birds and viability of the their eggs. Nature 217: 1162-1163.

Kalchreuter H. 1970. Ringfundergebnisse bei der Rabenkrähe *Corvus corone corone*. Vogelwarte 25: 245-255.

Koenig W.D. 1982. Ecological and social factors affecting hatchability of eggs. Auk. 99: 526-536.

Lewin A.S., Gubin B.M. 1978. Biołogija seroj worony w nizowjach Urała. Trudy Inst. Zoołogi 38: 95-98.

Loman J. 1975. Nest distribution in a population of the Hooded Crow *Corvus cornix*. Orn. Scand. 6: 169-178.

Loman J. 1977. Factors affecting clutch and brood size in the crow *Corvus cornix*. Oikos 29: 249-301.

Loman J. 1979. Nest tree selection and vulnerability to predation among Hooded Crows *Corvus corone cornix*. Ibis 121: 204-207.

Loman J. 1980. Reproduction in a population of the Hooded Crow *Corvus cornix*. Holarctic Ecology 3: 26-35.

Loman J. 1984. Breeding success in relation to parent size and experience in a population of the Hooded Crow. Ornis Scand. 15: 183-187.

Loman J. 1985. Social organization in a population of the Hooded Crow. Ardea 73: 61-75.

Makatsch W. 1976. Die Eier der Vögel Europas. Neuman Verlag, Leipzig–Radebeul.

Moller A.P. 1981. Nest site selection of Hooded Crows *Corvus corone cornix* in Denmark. Dansk orn. Tidsskr. 75: 69-78.

Mortensen H.P. 1973. Kragefugle, oeg og muslinger. Feltornithologen 15: 92-95.

Munkejord A., Hauge F., Folkedal S., Kvinnesland A. 1985. Nest density, breeding habitat and reproductive output in a population of the Hooded Crow, *Corvus corone cornix* on Karmoy, SW Norway. Fauna norv. Cinclus 8: 1-8.

Ocetkiewicz J. 1973. Wyniki hodowli klatkowej kuny leśnej *Martes martes*. PWRiL, Warszawa.
Olstad O. 1935. Undersokelser over krakens fortplantningsforhold. Vid. Akad. Skr. 1 Mat. Nat. Kl. 3: 1-48.
Parker H. 1985 a. Effect of culling on population size in Hooded Crows *Corvus corone cornix*. Ornis Scand. 16: 299-304.
Parker H. 1985 b. Breeding performance and aspects of habitat selection in sub-arctic Hooded Crows *Corvus corone cornix*. Fauna norv. Cinclus 8: 100-105.
Parsons J. 1971. Canibalism in Herring Gulls. Brit. Birds 64: 528-537.
Peacall D.B., Peacall M.L. 1970. Effect of polychlorinated biphenyl on the reproduction on artificially and naturally incubated dove eggs. J. appl. Ecol. 10: 863-868.
Pettersson A. 1977. Breeding success and weight of nestlings in the Hooded Crow *Corvus corone cornix* at Kvismaren, central Sweden, in 1971-1976. Vår Fagelvärld 36: 161-173.
Picozzi N. 1971. Wing tags for raports. Ring 68/69: 169-170.
Picozzi N. 1975 a. Crow predation on marked nests. J. Wildl. Manage. 39: 151-155.
Picozzi N. 1975 b. A study of the carrion/hooded crow in north-east Scotland. Brit. Birds 68: 409-419.
Ricklefs R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. Smith. Contrib. Zool. 9: 1-48.
Sachs L. 1978. Angewandte Statistik. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York.
Sargeant A.B. 1978. Red fox prey demands and implications to prairie duck production. J. Wildl. Manage. 42: 520-527.
Schreiber R.W., Ashmole N.P. 1970. Sea-bird breeding season on Christmas Island, Pacific Ocean. Ibis 112: 363-394.
Scott M.L., Zimmermann J.R., Marinski S., Mullenhoff P.A. 1975. Effects of PCBs, DDT and mercury compounds upon egg production, hatchability and shell quality in japanese quail. Poultry Sci. 54: 350-368.
Slagsvold T. 1978. Is it possible to reduce a dense Hooded Crow *Corvus corone cornix* population in a woodland area and what does it cost? Cinclus 1: 37-47.
Sondell J. 1976. Population development in the Hooded Crow *Corvus corone cornix* at Kvismaren, Närke, in 1964-1973. Var Fagelvärld 35: 113-121.
Spray Ch. J. 1978. Territorial behaviour of the Carrion Crow, *Corvus corone* L., in relation to food supply: An experimental study. Ph. D. thesis, Aberdeen University.
Tenovuo R. 1963. Zur brutzeilichen Biologie der Nebelkrähe *Corvus corone cornix* in äusseren Schärenhof Finnlands. An. Zool. Soc. "Vanamo" 25: 1-147.
Tomaszewski J. 1948. Stosunki glebowe w leśno-stawowym obszarze Milicza. Czasopismo Geograficzne 19: 169-185.
Tompa F.S. 1975. A preliminary investigation of the carrion crow *Corvus corone* problem in Switzerland. Ornithologische Beob. 72: 181-198.
Wachruszew A.A. 1984. Miežgodowaja i sezonnaja dinamika czislennosti i ekologia seroj worony w Moskwie. [W]: Ekologia biocenoticzeskoje ichoziajstwiennoje znaczenije wranowych ptic. Moskwa.
Wesołowski T. 1980. Zachowanie terytorialne i ekologia populacji świstunki leśnej *Phylloscopus sbilatrix* Bechst. 1793 w warunkach Białowieskiego Parku Narodowego. Rozprawa doktorska. Zakład Ekologii Ptaków UWr.
Witkowski J. 1967. Badania nad lęgowym zespołem ptaków stawów rybnych w Miliczu. Rozprawa doktorska. Zakład Ekologii Ptaków UWr.
Witkowski J. 1989. Breeding biology and ecology of marsh harrier *Circus aeruginosus* in Barycz valley, Poland. Acta Orn. 25: 223-320.
Wittenberg J. 1968. Freilanduntersuchungen zu Brutbiologie und Varhalten der Rabenkrähe *Corvus c. corone*. Zool. Jb. Syst. Bd. 95: 16-146.
Wittenberg J. 1978. Neue Ergebnisse über markierte Rabenkrähen. Niedersächs. Jäger 23: 131.

Wittenberg J., Sternberg H. 1985 a. Dispersion of Carrion Crows *Corvus c. corone* during their first years of life up to territory formation. Acta XVIII Int. Ornith. Congr. Moskwa 1982. T. 2: 1191.

Wittenberg J., Sternberg H. 1985 b. Settling and start of reproduction as a several years process in Carrion Crows *Corvus c. corone* at high population density. Acta XVIII Int. Ornith. Congr. Moskwa 1982. T. 2: 1191-1192.

Yamagishi S. 1981. Effect of parents age class on breeding success of the Meadow Bunting *Emberiza cioides* (Aves: *Emberizidae*). Jap. J. Ecol. 31: 117-119.

Yom-Tov Y. 1974. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the crow *Corvus corone*. Anim. Ecol. 43: 479-498.

Yom-Tov Y. 1975. Synchronization of breeding and intraspecific interference in the Carrion Crow. Auk 92: 778-785.

Yom-Tov Y. 1976. Recognition of egss and young by the Carrion Crow *Corvus corone*. Behaviour 59: 247-251.

SUMMARY

The study was carried out in 1980-85 in the eastern part of Barycz River Valley, the area (25 km^2) of a relatively low human pressure but a high level of predation. It was aimed at describing several parameters of breeding ecology of the Hooded Crow. Thirty one fish ponds represented more than 70% of the area (Fig. 1); some of them were situated within the reserve "Stawy Milickie". Dikes, up to a few dozen meters wide, were overgrown mainly with alders, oaks, willows and birches. About 3% of the area was covered with forests and the remaining part with meadows, fields and urban areas. In order to assess the size of breeding population, every effort was made to locate all nests. Each year, the number of non-breeding individuals was estimated from 20 to 25 April. To obtain data on the breeding phenology, clutch size and its fate, nests were controlled every 5-7 days. Contents of the majority of nests were checked by the observer. Difficult-to-reach nests were checked using a mirror attached to 3 m long stick. In total 1310 controls of 281 nests were conducted. On average, nests were checked 4-5 times.

The population size was the highest in the first year of the study when 55 breeding pairs and 58 non-breeding individuals were recorded, and thereafter steadily declined (Tab. 1). In 1985 the population consisted of only 74 individuals, including 30 breeding pairs. A decrease in the number of breeding pairs followed a decline in the number of non-breeding birds. The most likely, the population size was not limited by the number of potential breeding places; in years with the high density of pairs the important changes in nest localities were recorded between seasons (Fig. 1). Of 281 nests, 77.1% were located on oaks *Quercus robur* and alders *Alnus glutinosa*, the most common tree species in the area (Tab. 2). Nests were placed from 2.7 (willow bush) to 25 m (the poplar) above the ground. The average height of nests above the ground was similar for different tree species (Tab. 3). Only on poplars did crows build their nests significantly higher in comparison with other nest-trees ($p < 0.002$). The majority of nests were located at the trunk and in the upper part of a tree (Tab. 4). The minimum distance between nests of neighbouring pairs was 80 m and the maximum 2050 m. The average distance between nests ranged from 340 m (1980) to 710 m (1983). Generally, crows started nest building between 25-30 March. The latest nests were built in early May (6 first clutches and 12 replacement ones). On average, 9-12 days passed from building of a nest basis to laying of the first egg ($\bar{x} = 10.7$; min = 6, max = 18, $N = 26$). Every year birds built new nests. Three cases of occupying an old, last years' nest were recorded.

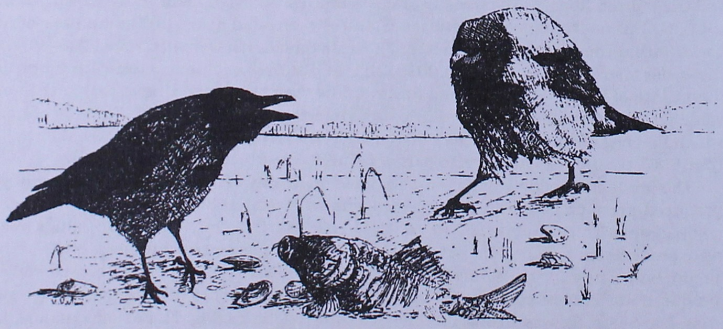
Breeding seasons (from laying of the first egg till fledging of the last young) lasted 64-89 days (Tab. 5). Short seasons (64-65 days) resulted from total failures (1983) or absence (1984) of replacement clutches. First eggs were laid in early April (exceptionally 31 III 81), the latest

ones on 14 May. Clutches laid in May accounted for 6%. The peak of egg-laying fell always between 6 and 10 May. Between 1 and 15 April 83% females started their first clutches (Fig. 2). The young left nests after 25 May (exceptionally 21 V 81); before 1 June 62% nestlings fledged ($\bar{x}$ = 2 June, N = 55 nests). Clutches contained 1-7 eggs. Most clutches (45%) comprised 5 eggs (Tab. 6); only in 1982 the most common were clutches of four eggs. The smallest average clutch size (4.5) was recorded in 1980 and the largest one (5.14) in 1985 (t = 2.78, $p < 0.05$). Early breeders laid more eggs (r = –0.817; $p < 0.05$; Fig. 3). Clutch size correlated also with the average daily temperatures in early April (r = 0.926; $p < 0.01$; Fig. 4). The mean size of clutches declined in the season (Tab. 7). Crows on islands had larger clutches than those nesting elsewhere (Tab. 8). On average, 21% of pairs laid replacement clutches; their proportion was larger in years with higher losses of clutches (Tab. 9). In the case of brood failure, no replacement clutches were observed. Crows renested when clutch failure had taken place between 1 and 13 day of incubation. Replacement clutches were laid 7-17 days after a loss of the first clutch ($\bar{x}$ = 12, N = 18). They comprised 2-4 eggs ($\bar{x}$ = 3.3, N = 15, SD = 0.72) and were significantly smaller than first clutches (t = 5.93, $p < 0.001$). The distance between nests with first and replacement clutches ranged from 30 to 340 m ($\bar{x}$ = 189 m, SD = 104, N = 27). 56% of second nests were build within 100-200 m from the first nest. Incubation started after laying of 1-3 eggs (Tab. 10). The incubation period (from laying of the first egg till hatching of the first nestling) ranged from 19 to 23 days (Tab. 11). On average, hatching lasted 3 days (Tab. 12). The percentage of time that females spent on nests decreased with nestling age (Fig. 5).

The percentage of hatched eggs varied from 75.5% to 91% between years – Tab. 13 (average 84.1%; 41 clutches with 189 eggs); differences were not significant. The highest value was recorded for clutches of 5 eggs (Tab. 14); it was significantly higher than that for clutches of 4 eggs (χ^2 = 4.613, $p < 0.05$). Nests in which no egg hatched accounted for 6.0% of all nests (N = 281) and 10.8% of nests that were not destroyed during incubation (Tab. 15). The main reason for nesting failures was predation (Table 16). The most important predators were the Marten (43%) and the Crow (23%). The predation pressure changed over the season (Fig. 6). Most nests were destroyed in the second half of April. The peak of predation pressure fell 9-12 days after egg laying (Tab. 17). The seasonal activity differed between the Crow and the Marten (Fig. 6). The density of nests influenced losses caused by crows (r = 0.953, $p < 0.01$) but not total nesting failures. Failures correlated also with the number of neighbours within the radius of 570 m (Fig. 7). Nests on islands were destroyed less often than those elsewhere (χ^2 = 31.76, $p < 0.001$; Tab. 18). Failures of clutches were 1.5 times higher than those of broods. 87% of nests destroyed by crows contained eggs; the corresponding value for the Marten was 55.4%. Early nests survived better (Tab. 19). Failures of nests in which first egg had been laid before 10 April accounted for 65%, of those started later 87.8% (χ^2=16.37, $p < 0.001$). On average, partial failures constituted 40.4% (Tab. 20).

The production of fledglings was estimated on 25 day of their life. The number of young produced per a pair in advantageous seasons 1981 and 1985 was significantly higher in comparison with 1980 and 1982 ($p < 0.05$, U-test; Tab. 21). Only 3.3% of fledglings (N = 182) were produced in replacement broods. About 85% of replacement clutches were lost and the production of nestlings was only 0.2 young per a pair (N = 27). The proportion of females that produced at least one young accounted for 25.6%. The number of fledglings, which ranged from 1 to 5 (Fig. 8), was strongly influenced by laying dates (Fig. 9). Females building nests between 1 and 10 April produced on average one young in a season whereas those starting later only 0.31 young (U = 4.333, $p < 0.001$). The average production of fledglings per a pair nesting on islands accounted for 1.82 (Tab. 22); it was over three times as high as the production of pairs from "mainland" (U-test, U = 4.643, $p < 0.001$).

In the first half of July all families left the reserve and joined post-breeding flocks. Generally, siblings stayed together in the same flock. In two cases the young from one nest joined two different flocks, about 8 km apart. The post-fledging mortality (the difference

between the number of fledglings and the number of young recognised in post-fledging flocks in July and August) accounted for 61.8%. About 24.2% of young stayed within the study area to the end of the year (Tab. 23). In spring 1984, only 7 of 109 young, that had been ringed in 1980-83, were found in the reserve and its neighbourhood. Records outside the study area suggest a considerable dispersal of the young in the first year of their life. In mid June 1982 yearlings were observed 8 km to the south of the reserve (Krośnice) and 28 km to the west (Radziądz) whereas in early July three birds were recorded 105 km to the west (Bytom Odrzański).

Adres do korespondencji:
Zakład Ekologii Ptaków UWr.
Sienkiewicza 21
50-335 Wrocław, Poland