

JAKUB SZYMKOWIAK, NATALIA KRÓLIKOWSKA

*Zakład Biologii i Ekologii Ptaków  
Instytut Biologii Środowiska, Wydział Biologii  
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu  
Umultowska 89, 61-614 Poznań  
E-mail: jszym@amu.edu.pl  
krolikowska.natalia@gmail.com*

## MECHANIZMY AGREGOWANIA TERYTORIÓW LĘGOWYCH PRZEZ PTAKI ŚPIEWAJĄCE\*

### WSTĘP

W procesie wybiórczości środowiskowej ptaki rozróżniają i oceniają potencjalne miejsca lęgowe oraz wybierają najbardziej optymalne z aktualnie dostępnych. Prowadzi to do zróżnicowanego rozmieszczenia osobników w czasie i przestrzeni. Wiele gatunków ptaków wodnych, jak np. mewy (Laridae), rurkonose (Procellariiformes) i pełnopłetwe (Pelecaniformes), tworzy kolonie lęgowe, w których pary gniazdują bardzo blisko siebie, broniąc niewielkich terytoriów. Niekiedy terytorium, znajdujące się np. na półce skalnej, może mieć powierzchnię mniejszą niż 1m<sup>2</sup> i jest wykorzystywane wyłącznie jako miejsce ulokowania gniazda. W przypadku innych gatunków ptaków, jak np. u przedstawicieli większości szponiastych (Acciptriformes), pary utrzymują terytoria, których powierzchnia może liczyć nawet kilka-kilkanaście km<sup>2</sup>. Efektem tego jest znacznie rozproszone rozmieszczenie poszczególnych par lęgowych (FULLER 2012).

Niektóre gatunki ptaków śpiewających (Oscines) również mogą tworzyć kolonie lęgowe, jak np. dymówki (*Hirundo rustica*), lub gniazdować w znacznym rozproszeniu, co jest charakterystyczne np. dla grubodziobów (*Coccothraustes coccothraustes*). Jednakże, często wzorzec rozmieszczenia terytoriów u ptaków śpiewających przyjmuje charakter wewnątrz- lub międzygatunkowych agregacji. Agregacje są formą pośrednią między kolo-

nią lęgową, a gniazdowaniem rozproszonym (FULLER 2012). Dotychczas badacze definiowali agregacje na wiele sposobów (HERREMANS 1993, PERRY i ANDERSEN 2003, TAROF i RATCLIFFE 2004, FULLER 2012). W niniejszej pracy, każdorazowo pisząc o agregacji, mamy na myśli względnie trwałą (tj. utrzymywaną przynajmniej przez większą część sezonu lęgowego) koncentrację osobników, których granice terytoriów położone są w bliskiej odległości od siebie lub, w niektórych przypadkach, wręcz do siebie przylegają. Ponadto, osobniki tworzą wyraźne zgrupowania terytoriów, pomimo że w pobliżu dostępne są miejsca alternatywne, które odpowiadają ich preferencjom siedliskowym i nie są zajęte przez inne osobniki (FULLER 2012).

Agregacje mogą mieć charakter lęgowy (np. agregacje terytoriów), jak i nielęgowy (np. agregacje żerujących osobników), a ich członkami mogą być osobniki zarówno tego samego, jak i różnych gatunków. Tworzenie różnego rodzaju agregacji opisano na przykładzie wielu grup zwierząt, w tym owadów, ryb, ptaków i ssaków (np. GOODALE i współaut. 2010). W niniejszej pracy skupiamy się na wewnątrz- i międzygatunkowych agregacjach terytoriów lęgowych obserwowanych u ptaków śpiewających. Formowanie tego typu przestrzennych agregacji stwierdzono między innymi u dzierzby siwej (*Lanius ludovicianus*), świstunki leśnej (*Phylloscopus sibil-*

\*Praca została sfinansowana ze Środków Narodowego Centrum Nauki 2012/07/N/NZ8/00129.

trix) oraz świstunki żółtawej (*Phylloscopus inornatus*) (PERRY i ANDERSEN 2003, TAROF i RATCLIFFE 2004, SRIDHAR i współaut. 2009).

Dotychczas badacze zaproponowali wiele hipotez tłumaczących powstawanie przestrzennych agregacji terytoriów u ptaków śpiewających (TAROF i RATCLIFFE 2004, FULLER 2012). Hipotezy te podzieliliśmy na 4 grupy, jako kryterium przyjmując mechanizm prowadzący do powstania i utrzymywania agregacji (por. TAROF i RATCLIFFE 2004). W ten sposób wyróżniliśmy grupę hipotez związanych z nierównomiernym rozmieszczeniem zasobów, zgodnie z którymi agregacje są efektem osiedlania się osobników w gradien-

cie zmienności, np. źródeł pokarmu. Jako drugą grupę hipotez przedstawiamy te związane z wymianą informacji socjalnych, zgodnie z którymi zgrupowania terytoriów powstają jako efekt wewnątrz- lub międzygatunkowej wymiany informacji o jakości siedlisk między osobnikami. Zgodnie z hipotezami związanymi z doбором płciowym, powstawanie agregacji związane jest ze zwiększaniem szans na znalezienie partnera do rozrodu lub dążeniem do uzyskiwania łatwego dostępu do kopulacji pozapartnerskich. Ostatnią grupę hipotez stanowią te, traktujące o roli gniazdowania w agregacji jako strategii antydrapieżniczej.

## MECHANIZMY PROWADZĄCE DO AGREGOWANIA TERYTORIÓW

### NIERÓWNOMIERNE ROZMIESZCZENIE ZASOBÓW

Dla wyjaśnienia mechanizmów determinujących rozmieszczenie osobników w przestrzeni FRETWELL i LUCAS (1970) zaproponowali model rozmieszczenia idealnie swobodnego (ang. ideal free distribution, IFD), na podstawie którego FRETWELL (1972) wysunął następnie koncepcję rozmieszczenia idealnie despotycznego (ang. ideal despotic distribution, IDD). Zgodnie z koncepcją rozmieszczenia idealnie swobodnego, każdy osobnik dąży do zasiedlenia najbardziej odpowiedniego siedliska, zapewniającego bogate źródła zasobów i warunki do rozrodu. Według modelu IFD wszystkie osobniki charakteryzują się jednakowymi zdolnościami konkurencyjnymi, wiedzą, które siedliska pozwolą na maksymalizację ich dostosowania i mają swobodny dostęp do każdego płata siedliskowego (MASZCZYK 2008). Dlatego w środowiskach, w których zasoby rozmieszczone są nierównomiernie, siedliska najwyższej jakości skupiać będą więcej osobników, niż te gorszej jakości, tak że wszystkie jednostki będą miały jednakowy dostęp do zasobów (CALSBEEK i SINERVO 2002). Zgodnie z koncepcją rozmieszczenia idealnie despotycznego osobniki charakteryzują się odmiennymi zdolnościami konkurencyjnymi, co skutkuje zróżnicowaniem szans na zasiedlenie najbardziej odpowiedniego środowiska. Osobniki nie mają swobodnego dostępu do wszystkich zasobów (CALSBEEK i SINERVO 2002). Konkuruje o możliwość osiedlenia się w danym płacie, a siedliska najlepszej jakości zostaną zajęte przez najsilniejszych (NOCERA i współaut. 2009).

U wielu gatunków ptaków wzorzec rozmieszczenia terytoriów poszczególnych osobników odpowiada rozmieszczeniu zasobów w środowisku. Nawet w środowiskach homogenicznych pod względem struktury, zasoby, np. obfitość pokarmu, mogą wykazywać przestrzenne zróżnicowanie, które nie odzwierciedla zróżnicowania struktury siedliska (FULLER 2012). Jeśli zasoby rozmieszczone są nieregularnie, skupiskowo, wówczas osobniki mogą grupować się wokół nich, formując przestrzenne agregacje terytoriów. Powstawanie agregacji w odpowiedzi na heterogeniczne występowanie zasobów w środowisku zaproponowano dla wyjaśnienia wzorców rozmieszczenia np. świstunek (*Phylloscopus spp.*) i zniczka (*Regulus regulus*) (TAROF i RATCLIFFE 2004). Grupowanie terytoriów w gradiencie zasobów stwierdzono również u lasówki niebieskiej (*Dendroica cerulea*) (ROTH i ISLAM 2007) i kasztanowatej (*Dendroica castanea*), których rozmieszczenie związane było z obecnością gąsienic dwóch gatunków motyli nocnych, *Choristoneura fumiferana* oraz *Malacosoma disstria* (TAROF i RATCLIFFE 2004). Zgodnie z modelem rozmieszczenia idealnie swobodnego, ptaki będą agregować terytoria do momentu, w którym osiągnięty zostanie poziom pojemności siedliska. Po jego przekroczeniu, dalsze osiedlanie się w pobliżu innych osobników będzie skutkowało niższym dostosowaniem *per capita*, stąd nowoprzybyłe osobniki będą unikały dołączania do takich agregacji. Zatem maksymalna wielkość agregacji w danym obszarze powinna być proporcjonalna do wielkości płata najbardziej odpowiedniego siedliska oraz jego zasobności. Według mo-

delu rozmieszczenia idealnie despotycznego możliwość agregowania terytoriów ograniczona jest, prócz pojemności siedliska, zdolnościami konkurencyjnymi osobników. Po osiedleniu się osobników dominujących w siedliskach najwyższej jakości, jednostki słabsze zepchnięte zostaną w siedliska mniej korzystne/suboptymalne. W ten sposób mogą powstać agregacje dominujących (np. starszych, bardziej doświadczonych) osobników w siedliskach najwyższej jakości, a osobniki podporządkowane (np. młodsze, mniej doświadczone) zajmować będą siedliska suboptymalne (CALSBEEK i SINERVO 2002, MASZCZYK 2008).

Choć nierównomierne rozmieszczenie zasobów może tłumaczyć agregowanie terytoriów u ptaków, wiele badań nie znajduje potwierdzenia dla tej hipotezy. Przykładem mogą być studia nad pasówką śpiewną (*Melospiza melodia*), lasówką szaro-żółtą (*Dendroica kirtlandii*) czy łuszczykiem lazurowym (*Passerina amoena*), w przypadku których rozmieszczenie terytoriów poszczególnych osobników nie mogło być wyjaśnione nieregularnym występowaniem zasobów w środowisku (TAROF i RATCLIFFE 2004, MARIETTE i GRIFFITH 2012). Badacze zaproponowali zatem hipotezy alternatywne, tłumaczące powstawanie przestrzennych agregacji terytoriów u ptaków śpiewających.

#### AGREGACJE JAKO EFEKT WYKORZYSTYWANIA INFORMACJI SOCJALNYCH

Zgodnie z zaproponowaną przez WARDA i ZAHAVIEGO (1973) hipotezą centrów informacyjnych (ang. information-center hypothesis), osobniki grupują się w celu uzyskiwania informacji o lokalizacji pokarmu od innych osobników. Początkowo hipoteza ta została zaproponowana w kontekście ekologii żerowania, jednakże dziś wiele badań wskazuje na to, że informacje socjalne są wykorzystywane również w wielu innych kontekstach, w tym w procesie wybiórczości siedliskowej, co prowadzi do powstawania wewnątrz- i międzygatunkowych agregacji terytoriów (DALL i współaut. 2005, MORAND-FERRON i współaut. 2010). Osobniki niektórych gatunków ptaków (np. migrantów długodystansowych) mają silnie ograniczone możliwości inwestowania dużych nakładów czasu i energii na zdobywanie informacji o jakości potencjalnych siedlisk lęgowych. Stąd, zamiast bezpośredniego próbkowania wielu płatów siedliskowych, przy podejmowaniu decyzji o osiedleniu się mogą używać strategii alter-

natywnych, w tym opartych na informacji socjalnej (patrz SZYMKOWIAK 2013). Jedną z nich jest korzystanie z tzw. wskazówek wewnątrzgatunkowych (ang. conspecific cues) (STAMPS 1988, 1991; DANCHIN i współaut. 2004). Zagęszczenie osobników w danym siedlisku zwykle jest funkcją jego jakości (FULLER 2012). Ponadto, osobniki tego samego gatunku współdzielą swoje nisze ekologiczne, w związku z czym są uzależnione od takich samych zasobów i takie same czynniki środowiskowe (np. takie same drapieżniki i pasożyty) wpływają na ich dostosowanie. Stąd, obecność innych osobników własnego gatunku w danym siedlisku może być wskazówką świadczącą o jego jakości. Jeśli osobniki podejmują decyzje w oparciu o wskazówki wewnątrzgatunkowe, osiedlają się w pobliżu innych osobników, pomimo iż niedaleko pozostają siedliska niezajmowane. Taka strategia wyboru miejsc lęgowych prowadzi do powstawania wewnątrzgatunkowych agregacji terytoriów i została nazwana „wewnątrzgatunkowym przyciąganiem” (ang. conspecific attraction) (STAMPS 1987, 1988, 1991). Ze strategii tej korzystają np. ryżojady (*Delichonyx oryzivorus*) i bagienniki żółtobrewy (*Passerculus sandwichensis*), związane z łąkami i preriami gatunki migrujące, których tereny lęgowe obejmują głównie środkowe obszary Ameryki Północnej (NOCERA i współaut. 2009). Mechanizm agregowania terytoriów wskutek wykorzystywania przez osobniki wskazówek wewnątrzgatunkowych opisano również między innymi na przykładzie australijskiej populacji zeberki (*Taeniopygia guttata*) (MARIETTE i GRIFFITH 2012).

W procesie wybiórczości środowiskowej, ptaki mogą korzystać również z innego typu informacji socjalnej – wskazówek międzygatunkowych (ang. heterospecific cues) (MÖNKKÖNEN i współaut. 1990, 1997, 1999). Jeśli dwa gatunki współdzielą swoje nisze ekologiczne w znacznym stopniu, wtedy obecność w siedlisku jednego z nich może być wskazówką przy podejmowaniu decyzji o osiedleniu się dla drugiego. Im bardziej ich nisze się nakładają, tym bardziej są one uzależnione od podobnych zasobów, które w podobnym stopniu wpływają na ich dostosowanie. Zatem, najbardziej wartościowym wskaźnikiem jakości siedliska może być obecność w nim najsilniejszych konkurentów (MÖNKKÖNEN i współaut. 1990, MÖNKKÖNEN i FORSMAN 2002, PAREJO i współaut. 2005, SEPPÄNEN i współaut. 2007, FORSMAN i współaut. 2008). Osobniki,

które korzystają ze wskazówek międzygatunkowych w procesie wybiórczości środowiskowej osiedlają się w pobliżu osobników innych gatunków o podobnych niszach ekologicznych. Taka strategia wybierania siedlisk została nazwana przez MÖNKKÖNENA i współaut. (1990) „międzygatunkowym przyciąganiem” (ang. heterospecific attraction) i może prowadzić do formowania międzygatunkowych agregacji terytoriów. Dotychczas wykorzystywanie zagęszczenia lokalnej populacji konkurenta jako wskazówki, świadczącej o jakości siedliska, w którym gatunek ten wy-

stępuje, opisano u wielu gatunków ptaków śpiewających (MÖNKKÖNEN i FORSMAN 2002). Źródłem informacji są najczęściej rezydenci, głównie sikory, np. bogatka (*Parus major*), czarnogłówek (*Poecile montanus*) i modraszka (*Cyanistes caeruleus*), a „użytkownikami” informacji socjalnej gatunki migrujące, np. zięba (*Fringilla coelebs*), dzwonec (*Chloris chloris*), czy kapturka (*Sylvia atricapilla*) (np. MÖNKKÖNEN i współaut. 1990, TIMONEN i współaut. 1994, THOMSON i współaut. 2003, FORSMAN i współaut. 2009).

#### HIPOTEZY ZWIĄZANE Z DOBOREM PŁCIOWYM

Agregacje terytoriów mogą powstawać również jako efekt działania doboru płciowego. U ptaków, u których rozród poprzedzają grupowe toki (ang. lek mating), np. u batalionów (*Philomachus pugnax*) lub cietrzewi (*Tetrao tetrix*), samce gromadzą się na tokowiskach, aby konkurować o względy samic. Na tokowisku każdy samiec broni niewielkiego terytorium godowego, które nie zawiera żadnych zasobów (KREBS i DAVIES 2001). Często jest to płat nagiej ziemi, który służy tylko i wyłącznie jako arena do eksponowania walorów samca przed samicami. W ten sposób na tokowiskach tworzą się czasowe agregacje małych terytoriów, które przestają istnieć po uformowaniu się par lęgowych lub po kopulacji, jeśli pary lęgowe w typowym znaczeniu nie są zawiązywane. Taki rodzaj zalotów nie jest powszechny w świecie ptaków i dotychczas został opisany zaledwie u kilkudziesięciu gatunków (KREBS i DAVIES 2001). Tradycyjnie kojarzony jest głównie z przedstawicielami rodziny kurowatych (Phasianidae), np. wspomnianym cietrzewiem lub głuszcem (*Tetrao urogallus*), lub ptakami siewkowymi (Charadriiformes). Jednakże, zgodnie z hipotezą WAGNERA (1997), podobny mechanizm może prowadzić do powstawania trwałych, tzn. utrzymujących się przez cały sezon lęgowy agregacji terytoriów również u ptaków śpiewających, tworząc tzw. ukryte tokowiska (ang. hidden leks). Ptaki te zazwyczaj posiadają terytoria uniwersalne, tzn. takie, które zawierają wszystkie niezbędne dla przeżycia i rozrodu zasoby. Terytoria te mają znacznie większą powierzchnię od tych obserwowanych na „klasycznych” tokowiskach, a poszczególne samce rozmieszczone są w wyraźnie większej odległości od siebie. Stąd, tokowiska ptaków śpiewających

nazywane są „ukrytymi”, a agregacje odnoszą się do znacznie większej skali przestrzennej (FLETCHER i MILLER 2006). Zgodnie z hipotezą WAGNERA (1997), formowanie się tego typu agregacji wynika z dążenia samic do uzyskania łatwego dostępu do kopulacji pozapartnerskich. Obecnie rozważa się dwa główne modele prowadzące do ewolucji takich agregacji. Według tzw. modelu preferencji samic, samice preferują samce, których terytoria są zagregowane, aby zredukować wydatki czasowe i energetyczne potrzebne na dokonywanie oceny poszczególnych osobników (TAROF i współaut. 2005). Ponadto, bliskie sąsiedztwo wielu samców znacznie ułatwia im dostęp do kopulacji pozapartnerskich (TAROF i współaut. 2005). Samce spoza agregacji nie są wybierane przez samice, przez co ich sukces rozrodczy *per capita* zmniejsza się. Stąd, dobór faworyzuje osobniki gniazdujące w sąsiedztwie innych, a mechanizm ten prowadzi do powstawania agregacji terytorialnych samców. Prawdopodobnie, zgodnie z tym modelem formują się agregacje terytoriów np. u wąsatki (*Panurus biarmicus*) (HOI i HOI-LEITNER 1997). Model alternatywny zakłada, że samice skupiają się wokół samców o wyjątkowej atrakcyjności (ang. hotshot males), których terytoria stanowią centra późniejszych agregacji (TAROF i współaut. 2005). Obecność samic powoduje, że wokół samca centralnego swoje terytoria agregują inne samce. Osobniki te są preferowane jako partnerzy socjalni, podczas gdy samce centralne są źródłem kopulacji pozapartnerskich dla samic (TAROF i współaut. 2005). Powstałe w ten sposób agregacje terytoriów można zaobserwować np. u łuszczyka lazurowego (FLETCHER i MILLER 2006).

Powstawanie agregacji terytoriów może być tłumaczone jako efekt działania doboru płciowego również u gatunków, u których kopulacje pozapartnerskie są zjawiskiem rzadkim. Zgodnie z efektem Allee'go, istnieje pewna krytyczna wartość minimalna zagęszczenia populacji, poniżej której współczynnik reprodukcji i szanse przetrwania osobników znacznie maleją (ALLEE 1951). Wśród kilku mechanizmów, które mogą generować efekt Allee'go, MØLLER i DANCHIN (2008) wyróżniają trudności w znalezieniu partnera do rozrodu. Trudności te mogą być powodowane np. zbyt dużym rozproszeniem osobników wynikającym z niskiego zagęszczenia lokalnej populacji. Samice mogą więc preferować samce gniazdujące w agregacjach, ponieważ osobni-

ki te są łatwiejsze do zlokalizowania, nie muszą przy tym odnosić korzyści z uzyskiwania dostępu do kopulacji pozapartnerskich. Stąd, zgodnie z hipotezą wyboru partnerów społecznych (ang. social mate-choice hypothesis), samce powinny agregować terytoria, aby być lepiej zauważalnymi, zwiększając przez to swoje szanse na znalezienie partnerki (TAROF i RATCLIFFE 2004). Ponadto, obserwowanie zachowań rozrodczych innych osobników może wywierać efekt stymulujący (ang. social facilitation hypothesis) (TAROF i RATCLIFFE 2004). Wskutek tego, sąsiedzi skracają dystans między swoimi terytoriami, co ułatwia im wzajemną obserwację i prowadzi do powstawania przestrzennych agregacji.

### STRATEGIE ANTYDRAPIEŻNICZE

Wydawać by się mogło, że osiedlanie się w pobliżu innych osobników, zarówno własnego, jak i innych gatunków o zbliżonych niszach ekologicznych nie jest opłacalne, ze względu na koszty konkurencji o zasoby oraz większe ryzyko zauważenia przez drapieżnika grupy osobników w porównaniu z jednostką. Jednakże agregowanie terytoriów może być korzystne z uwagi na bezpośrednie mechanizmy antydrapieżnicze wykształcane w zgrupowaniu i w związku z tym zwiększoną ochronę osobników i ich gniazd. Każda jednostka dąży do maksymalizacji swoich szans na zakończoną sukcesem reprodukcję. Wówczas szczególnego znaczenia nabiera możliwość ograniczenia strat powodowanych drapieżnictwem. Stąd, znaczne ryzyko drapieżnictwa może indukować tworzenie agregacji nawet przez potencjalnych konkurentów (FORSMAN i współaut. 1998).

Dotychczas zaproponowano kilka hipotez tłumaczących powstawanie agregacji terytoriów jako rodzaj strategii antydrapieżniczej. Opisany przez HAMILTONA (1971) efekt samolubnego stada (ang. selfish herd effect) polega na zmniejszaniu ryzyka drapieżnictwa w zależności od lokalizacji osobnika względem pozostałych członków grupy – skrajne gniazda są bardziej narażone na zniszczenie niż te położone w centrum agregacji (CLARK i ROBERTSON 1979, SRIDHAR i współaut. 2009). Wówczas osobniki powinny dążyć do grupowania się jak najbliżej centralnych terytoriów, by znaleźć się jak najdalej od skraju agregacji, gdzie presja drapieżnicza jest największa. Ze względu na egoistyczne dążenie

do minimalizowania własnych strat przez poszczególne osobniki, strategia ta została określona jako „samolubna”. Szereg pokrewnych hipotez tłumaczy skłonność ptaków do agregowania się obniżeniem zdolności drapieżnika do wybrania pojedynczej ofiary poprzez efekt dezorientacji (ang. confusion effect) (NEILL i CULLEN 1974) oraz zmniejszeniem prawdopodobieństwa bycia wyselekcjonowanym. Prawdopodobieństwo to zredukowane jest wskutek efektu „zasypania” drapieżnika (ang. swamping effect) (CLARK i ROBERTSON 1979), obserwowanego na przykład u lasówki złotawej (*Dendroica petechia*), czy efektu „rozmycia” (ang. dilution effect) (FOSTER i TREHERNE 1981), stwierdzonego np. u stadniaków rdzawołbistych (*Pomatostomus ruficeps*) (SRIDHAR i współaut. 2009, SORATO i współaut. 2012). Hipotezy te przewidują, że im większa liczba sąsiadów, tym ryzyko bycia ofiarą *per capita* spada, stąd faworyzowane przez dobór naturalny są osobniki gniazdujące w agregacjach.

Przyłączanie się do agregacji jest korzystne również ze względu na efekt „wielu par oczu” (ang. many-eyes effect) (PULLIAM 1973) i związaną z tym możliwość obniżenia czujności (ang. reduced vigilance) przez pojedynczego osobnika (FORSMAN i MÖNKKÖNEN 2001, SRIDHAR i współaut. 2009). Hipoteza ta określona została także jako „efekt dostrzegania” (ang. detection effect) (np. DEHN 1990) lub efekt „wspólnego dostrzegania” (ang. collective detection effect) (LIMA 1995). Liczne zgrupowanie ptaków jest w stanie wcześniej zlokalizować drapieżnika, co jednocześnie

pozwała członkom agregacji na ograniczenie nakładów czasu i energii na obserwację otoczenia, a zaoszczędzony czas ptaki mogą poświęcić na żerowanie czy poszukiwanie partnera do rozrodu. Zmniejszanie ilości czasu poświęcanego na czujne rozglądanie się wraz ze wzrostem liczebności agregacji zaobserwowano u wielu gatunków, np. u kowalika karolińskiego (*Sitta carolinensis*) (NOLEN i LUCAS 2009).

Kolejnym mechanizmem grupowej obrony przed drapieżnikiem jest wykształcenie tzw. systemu alarmowego (ang. alarm-call system) (np. PERRY i współaut. 2008, TAROF i RATCLIFFE 2004). Chór intensywnie nawołujących ptaków może zdezorientować drapieżnika, jednocześnie informując pozostałych członków grupy o jego obecności. W ten sposób drapieżnik pozbawiony jest efektu zaskoczenia, co niejednokrotnie zmusza go do odwrotu. Strategia ta została zaobserwowana np. u epoletników krasnoskrzydłych (TAROF i RATCLIFFE 2004). System alarmowy może także mobilizować ptaki w agregacji do grupowego ataku (ang. mobbing) na drapieżnika,

przy czym w agregacjach wielogatunkowych, decyzja o przyłączeniu się do napastującej grupy zależy między innymi od stopnia ryzyka i preferencji łowcy (FORSMAN i MÖNKKÖNEN 2001). Gatunki znajdujące się pod wyższą presją drapieżniczą będą dołączały do napastującego stada mniej chętnie. Niektóre gatunki, ze względu na pewne cechy budowy fizycznej lub wykształcone mechanizmy aktywnej obrony przed drapieżnikami, są bardziej efektywne w ich pacyfikowaniu. Inne gatunki mogą korzystać z pewnego rodzaju „parasola ochronnego”, agregując swoje terytoria w ich pobliżu. Stąd, np. lasówki złotawe chętnie gniazdują w bezpośrednim sąsiedztwie intensywnie alarmujących epoletników krasnoskrzydłych czy przedrzeźniaczy ciemnych (*Dumetella carolinensis*), odnosząc w ich otoczeniu wyższy sukces lęgowy. Innym przykładem mogą być jery (*Fringilla montifringilla*) i drożdżiki (*Turdus iliacus*), osiedlające się w koloniach agresywnych kwiczołów (*Turdus pilaris*) (BOURSKI i FORSTMEIER 2000, MÖNKKÖNEN i FORSMAN 2002).

#### PODSUMOWANIE

W naturalnych populacjach ptaki formują wiele różnorodnych wzorców rozmieszczenia przestrzennego. U gatunków tworzących kolonie lęgowe, np. głuptaków (*Sulidae*) osobniki gniazdują w bliskiej odległości od siebie, broniąc jedynie niewielkich terytoriów. Inne gatunki gniazdują w wyraźnym rozproszeniu, jak np. sowy (Strigiformes), u których dystans między najbliższymi sąsiadami może być bardzo duży (FULLER 2012). Agregacje terytoriów są pewnymi formami pośrednimi między tymi dwoma skrajnymi wzorcami rozmieszczenia osobników w przestrzeni (FULLER 2012). Jako agregacje możemy uznawać względnie trwałe (tj. utrzymywane przez większą część sezonu lęgowego) koncentracje osobników, których granice terytoriów położone są blisko siebie lub do siebie przylegają. Ponadto, terytoria te tworzą wyraźne, przestrzenne zgrupowania, pomimo że znajdujące się w pobliżu odpowiednie siedliska pozostają niezajęte. W przypadku ptaków śpiewających, agregacje dotyczą terytoriów uniwersalnych, tzn. takich, które zawierają wszelkie niezbędne do przeżycia i rozrodu zasoby, co odróżnia ten wzorzec rozmieszczenia przestrzennego od kolonii lęgowych i tokowisk.

Hipotezy wyjaśniające agregowanie terytoriów przez ptaki śpiewające można podzielić na 4 grupy. Pierwsza z nich obejmuje hipotezy związane z heterogenicznością środowiska, zgodnie z którymi agregacje powstają na skutek grupowania się osobników wokół nierównomiernie rozmieszczonych zasobów. Drugą grupę hipotez stanowią te związane z wymianą informacji socjalnych. Wskazują one, że agregacje terytoriów mogą być efektem wykorzystywania przez osobniki innych osobników jako wskaźników jakości siedlisk w procesie wybiórczości środowiskowej. Trzecia grupa to hipotezy związane z doborem płciowym, zgodnie z którymi osobniki agregują terytoria, aby zwiększać swoje szanse na reprodukcję lub uzyskiwać łatwy dostęp do kopulacji pozapartnerskich. Ostatnią grupę hipotez tłumaczących powstawanie agregacji terytoriów u ptaków śpiewających tworzą hipotezy związane ze strategiami antydrapieżniczymi. Zgodnie z nimi agregacje powstają ze względu na korzyść jaką gniazdujące blisko siebie osobniki odnoszą w kontakcie z drapieżnikami, w porównaniu do osobników gniazdujących w rozproszeniu.

Dotychczas zaproponowano wiele różnych hipotez wyjaśniających powstawanie

przestrzennych agregacji terytoriów u ptaków śpiewających (TAROF i RATCLIFFE 2004, FULLER 2012). Choć hipotezy te różnią się wyraźnie w swoich założeniach, w rzeczywistości niezwykle trudnym może okazać się określenie podstawowego mechanizmu, który doprowadził do powstania agregacji. Łatwo bowiem można wyobrazić sobie scenariusz, w którym osobniki potencjalnie agregują się, np. wskutek działania wewnątrzgatunkowego przyciągania, i jednocześnie zapewniają sobie w ten sposób lepszą ochronę przed atakami drapieżników ze względu na łatwiejsze dostrzeżenie zagrożenia przez grupę niż pojedyncze osobniki. Analogicznie, samce mogą agregować terytoria, aby być lepiej zauważalnymi i przez to zwiększać swoje szanse na znalezienie partnerki. Równocześnie samice preferujące tego typu samce mogą korzystać z bliskości wielu z nich, aby ułatwić sobie dostęp do kopulacji pozapartnerskich. Stąd rozstrzygnięcie czy agregacja powstała na skutek tendencji samców do zwiększania swojej zauważalności (hipoteza wyboru partnerów socjalnych), czy preferencji samic związanej z łatwym dostępem do kopulacji pozapartnerskich (hipoteza ukrytych tokowisk) może nie być łatwe.

Prawdopodobnie różne hipotezy tłumaczące powstawanie agregacji, choć różniące się założeniami, w naturze nie muszą wzajemnie się wykluczać (por. TAROF i RATCLIFFE 2004). Obserwowane wzorce rozmieszczenia osobników czy par lęgowych są efektem ich odpowiedzi na wspólne działanie wielu czynników ekologicznych (FULLER 2012). Zatem prawdopodobnie również powstawanie i

utrzymywanie przestrzennych agregacji terytoriów może być efektem równoległego działania kilku mechanizmów. Jednakże, dotychczas nie testowano jednocześnie więcej niż jednej z potencjalnych przyczyn mogących prowadzić do powstania agregacji terytoriów lęgowych u ptaków śpiewających. U ptaków spoza podrzędu śpiewających, jedynie TAROF i RATCLIFFE (2004) tłumacząc mechanizm agregowania terytoriów u empidonki siwej (*Empidonax minimus*), rozważali jednocześnie wpływ heterogeniczności środowiska i strategii antydrapieżniczych na rozmieszczenie par lęgowych. Również niewiele wiemy na temat kosztów jakie ponoszą osobniki gniazdujące w agregacji, gdyż dotychczas badacze skupiali się w głównej mierze na związanych z tym zyskach (por. AHLERING i współaut. 2010). Jedynie FORSMAN i współaut. (2002, 2007) wykazali, że muchołówki żałobne (*Ficedula hypoleuca*) agregujące terytoria wokół terytoriów bogatek, których używają jako źródła informacji socjalnej, odnoszą zyski (szybsza ocena jakości siedlisk), podczas gdy bogatki ponoszą koszty (m.in. odchowują gorszej jakości pisklęta) gniazdowania w tej międzygatunkowej agregacji.

Zrozumienie, w jaki sposób przestrzenne agregacje terytoriów mogą być kształtowane przez wpływ kilku równoległych działających mechanizmów oraz określenie bilansu zysku i kosztów, z jakimi wiąże się ten wzorzec rozmieszczenia, jest niezwykle istotne z punktu widzenia badań nad wybiórczością środowiskową ptaków. Aspekty te, dotychczas niezwykle słabo poznane, powinny stać się przedmiotem dalszych badań.

## MECHANIZMY AGREGOWANIA TERYTORIÓW LĘGOWYCH PRZEZ PTAKI ŚPIEWAJĄCE

### Streszczenie

Proces wybiórczości środowiskowej prowadzi do zróżnicowanego rozmieszczenia osobników w czasie i przestrzeni. Agregacje terytoriów stanowią wzorzec rozmieszczenia będący formą pośrednią pomiędzy gniazdowaniem kolonijnym a rozproszonym. W niniejszym artykule przedstawiamy różnorodne hipotezy tłumaczące powstawanie i utrzymywanie przestrzennych agregacji terytoriów u ptaków śpiewających. Hipotezy te podzieliiliśmy na cztery grupy, jako kryterium przyjmując mechanizm prowadzący do powstawania agregacji. W pierwszej kolejności przedstawiamy hipotezy tłumaczące, w jaki sposób nierównomierne rozmieszczenie zasobów w środowisku może prowadzić do grupowania się osobników w przestrzeni. Drugą grupę stanowią hipotezy,

zgodnie z którymi agregacje są efektem wykorzystywania przez osobniki informacji socjalnych w procesie wybiórczości środowiskowej. Następnie charakteryzujemy hipotezy tłumaczące powstawanie i utrzymywanie agregacji terytoriów na skutek działania doboru płciowego. Hipotezy ujęte przez nas w ostatniej grupie zwracają uwagę na korzyści, jakie osobniki gniazdujące blisko siebie odnoszą w kontaktach z drapieżnikami, stąd powstawanie agregacji terytoriów tłumaczą jako strategię antydrapieżniczą. Choć przedstawione przez nas hipotezy można podzielić na cztery, wyraźnie odmienne grupy, w rzeczywistości nie wykluczają się wzajemnie, a różnorodne mechanizmy prowadzące do formowania agregacji terytoriów mogą działać równoległe.

## MECHANISMS OF CLUSTERING BREEDING TERRITORIES BY SONGBIRDS

## Summary

Habitat selection process leads to differentiated spatio-temporal distribution of individuals in habitat patches. Territory aggregations represent a distribution pattern intermediate between breeding colonies and diffuse occurrence. We present various hypotheses that were raised to explain formation and maintenance of spatial aggregation of territories in songbirds. We divided these hypotheses into four groups, using mechanism leading to the formation of aggregation as a criterion. We first present hypotheses, that explain how spatial variation in resources can lead to clustered distribution of individuals. The second group includes hypotheses, according to which

territories' aggregations are the result of using social information in habitat selection process by individuals. Subsequently we characterize hypotheses which explain how sexual selection can lead to formation of territories clusters. Hypotheses included by us in the last group highlight benefits gained by individuals occupying clustered territories in the context of predators activity. Although hypotheses presented can be divided into four distinctly different groups, they are not mutually exclusive, and, in nature, various mechanisms can lead to clustered distribution at the same time.

## LITERATURA

- AHLERING M. A., ARLT D., BETTS M. G., FLETCHER R. J., NOCERA J. J., WARD M. P., 2010. *Research needs and recommendations for the use of conspecific-attraction methods in the conservation of migratory songbirds*. Condor 112, 252-264.
- ALLEE W. C., 1951. *Cooperation among Animals, with Human Implications*. Henry Schuman, New York.
- BOURSKI O. V., FORSTMEIER W., 2000. *Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian Phylloscopus warblers*. Oikos 88, 341-350.
- CALSBECK R., SINERVO B., 2002. *An experimental test of the ideal despotic distribution*. J. Animal Ecol. 71, 513-523.
- CLARK K. L., ROBERTSON R. J., 1979. *Spatial and temporal multi-species nesting aggregations in birds as anti-parasite and anti-predator defenses*. Behav. Ecol. Sociol. 5, 359-371.
- DALL S. R. X., GIRALDEAU L. A., OLSSON O., MCNAMARA J. M., STEPHENS D. W., 2005. *Information and its use by animals in evolutionary ecology*. Trends Ecol. Evol. 20, 187-193.
- DANCHIN E., GIRALDEAU L. A., VALONE T. J., WAGNER R. H., 2004. *Public Information: from nosy neighbors to cultural evolution*. Science 305, 487-491.
- DEHN M. M., 1990. *Vigilance for predators: detection and dilution effects*. Behav. Ecol. Sociol. 26, 337-342.
- FLETCHER R. J., MILLER C. W., 2006. *On the evolution of hidden leks and the implications for reproductive and habitat selection behaviours*. Animal Behav. 71, 1247-1251.
- FORSMAN J. T., MÖNKKÖNEN M., 2001. *Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk*. Animal Behav. 62, 1067-1073.
- FORSMAN J. T., MÖNKKÖNEN M., INKERÖINEN J., REUNANEN P., 1998. *Aggregate dispersion of birds after encountering a predator: experimental evidence*. J. Avian Biol. 29, 22-48.
- FORSMAN J. T., SEPPÄNEN J. T., MÖNKKÖNEN M., 2002. *Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor*. Proc. Royal Soc. B 269, 1619-1623.
- FORSMAN J. T., THOMSON R. L., SEPPÄNEN J. T., 2007. *Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds*. Behav. Ecol. 18, 888-894.
- FORSMAN J. T., HJERNQUIST M. B., TAIPALE J., GUSTAFSSON L., 2008. *Competitor density cues for habitat quality facilitating habitat selection and investment decisions*. Behav. Ecol. 19, 539-545.
- FORSMAN J. T., HJERNQUIST M. B., GUSTAFSSON L., 2009. *Experimental evidence for the use of density based interspecific social information in forest birds*. Ecography 32, 539-545.
- FOSTER W. A., TREHERNE J. E., 1981. *Evidence for the dilution effect and the selfish herd from fish predation on a marine insect*. Nature 293, 466-467.
- FRETWELL S. D., 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton.
- FRETWELL S. D., LUCAS H. L., 1970. *On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions of birds*. Acta Biotheoretica 19, 16-36.
- FULLER R., 2012. *Birds and habitat: Relationships in changing landscapes*. Cambridge University Press, New York.
- GOODALE E., MAGRATH R. D., NIEH J. C., RUXTON G. D., 2010. *Interspecific information transfer influences animal community structure*. Trends Ecol. Evol. 25, 354-361.
- HAMILTON W. D., 1971. *Geometry for the selfish herd*. J. Theoret. Biol. 31, 295-311.
- HERREMANS M., 1993. *Clustering of territories in the Wood Warbler Phylloscopus sibilatrix*. Bird Study 40, 12-23.
- HOI H., HOI-LEITNER M., 1997. *An alternative route to coloniality in bearded tit: females pursue extra-pair fertilizations*. Behav. Ecol. 8, 113-119.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 2001. *Wprowadzenie do ekologii behawioralnej*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- LIMA S. L., 1995. *Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect*. Animal Behav. 49, 11-20.
- MARIETTE M. M., GRIFFITH S. C., 2012. *Conspecific attraction and nest site selection in a nomadic species, the zebra finch*. Oikos 121, 823-834.
- MASZCZYK P., 2008. *Koncepcja rozmieszczenia idealnie swobodnego: czy tylko zasoby?* Wiadomości Ekologiczne 54, 113-141.
- MØLLER A. P., DANCHIN E., 2008. *Behavioural ecology and conservation*. [W:] *Behavioural Ecology*. DANCHIN E., GIRALDEAU L. A., CÉZILLY F. (red.). Oxford: Academic Press, Oxford, 647-667.



- MÖNKKÖNEN M., FORSMAN J. T., 2002. *Heterospecific attraction among forest birds: a review*. Ornithol. Sci. 1, 41–51.
- MÖNKKÖNEN M., HELLE P., SOPPELA K., 1990. *Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (Parus spp.): heterospecific attraction in northern breeding bird communities?* Oecologia 85, 218–225.
- MÖNKKÖNEN M., HELLE P., NIEMI G. J., MONTGOMERY K., 1997. *Heterospecific attraction affects community structure and migrant abundances in northern breeding bird communities*. Canad. J. Zool. 75, 2077–2083.
- MÖNKKÖNEN M., HÄRDLING R., FORSMAN J. T., TUOMI J., 1999. *Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection*. Evol. Ecol. 13, 91–104.
- MORAND-FERRON J., DOLIGEZ B., DALL S. R. X., READER S. M., 2010. *Social information use*. [W:] *Encyclopedia of Animal Behavior*. BREED M. D., MOORE J. (red.). Oxford: Academic Press, Oxford, 242–250.
- NEILL S. R. S. J., CULLEN J. M., 1974. *Experiments on whether schooling of prey affects hunting behaviour of cephalopods and fish predators*. J. Zool. 172, 549–569.
- NOCERA J. J., FORBES G. J., GIRALDEU L. A., 2009. *Aggregations from using inadvertent social information: a form of ideal habitat selection*. Ecology 80, 143–152.
- NOLEN M. T., LUCAS J. R., 2009. *Asymmetries in mobbing behaviour and correlated intensity during predator mobbing by nuthatches, chickadees and titmice*. Animal Behav. 77, 1137–1146.
- PAREJO D., DANCHIN E., AVILÉS J. M., 2005. *The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality?* Behav. Ecol. 16, 96–105.
- PERRY E. F., ANDERSEN D. E., 2003. *Advantages of clustered nesting for Least Flycatchers in north-central Minnesota*. Condor 105, 756–770.
- PERRY E. F., MANOLIS J. C., ANDERSEN D. E., 2008. *Reduced predation at interior nests in clustered all-purpose territories of Least Flycatchers (Empidonax minimus)*. Auk 125, 643–650.
- PULLIAM H. R., 1973. *On the advantages of flocking*. J. Theoret. Biol. 38, 419–422.
- ROTH K. L., ISLAM K., 2007. *Do Cerulean Warblers (Dendroica cerulea) exhibit clustered territoriality?* Am. Midland Natural. 157, 345–355.
- SEPPÄNEN J. T., FORSMAN J. T., MÖNKKÖNEN M., THOMSON R. L., 2007. *Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics*. Ecology 88, 1622–1633.
- SORATO E., GULLETT P. R., GRIFFITH S. C., RUSSELL A. F., 2012. *Effects of predation risk on foraging behaviour and group size: adaptations in a social cooperative species*. Animal Behav. 84, 823–834.
- SRIDHAR H., BEAUCHAMP G., SHANKER K., 2009. *Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis*. Animal Behav. 78, 337–347.
- STAMPS J. A., 1987. *Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile lizards (Anolis aeneus) for previously used territories*. Am. Natural. 129, 629–642.
- STAMPS J. A., 1988. *Conspecific attraction and aggregation in territorial species*. Am. Natural. 131, 329–347.
- STAMPS J. A., 1991. *The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species*. Behav. Ecol. Sociobiol. 28, 29–36.
- SZYMKOWIAK J., 2013. *Facing uncertainty: how small songbirds acquire and use social information in habitat selection process?* Springer Sci. Rev. 1, 115–131.
- TAROF S. A., RATCLIFFE L. M., 2004. *Habitat characteristics and nest predation do not explain clustered breeding in Least Flycatchers (Empidonax minimus)*. Auk 121, 877–893.
- TAROF S. A., RATCLIFFE L. M., KASUMOVIC M. M., BOAG P. T., 2005. *Are least flycatcher (Empidonax minimus) clusters hidden leks?* Behav. Ecol. 16, 207–217.
- THOMSON R. L., FORSMAN J. T., MÖNKKÖNEN M., 2003. *Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis*. Oecologia 134, 431–438.
- TIMONEN S., MÖNKKÖNEN M., ORELL M., 1994. *Does competition with residents affect the distribution of migrant territories?* Ornis Fennica 71, 55–60.
- WAGNER R. H., 1997. *Hidden leks: sexual selection and the clustering of avian territories*. Ornithol. Monogr. 49, 123–145.
- WARD P., ZAHAVI A., 1983. *The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding*. Ibis 115, 517–534.