

Mechanizmy wybiórczości środowiskowej u świstunki leśnej
Phylloscopus sibilatrix

STRESZCZENIE

Wybiórczość środowiskowa: wprowadzenie

Ptaki żyją w środowisku, które na skutek działania czynników abiotycznych (np. warunki klimatyczne), biotycznych (np. ilość i jakość zasobów pokarmowych), oraz socjalnych (np. rozmieszczenie innych osobników) jest niezwykle zróżnicowane zarówno w czasie, jak i przestrzeni. Wybór miejsca przystąpienia do lęgu ma kluczowe konsekwencje dla sukcesu reprodukcyjnego, a także determinuje zakres czynników środowiskowych pod wpływem których osobniki znajdują się w czasie okresu lęgowego, co z kolei może wpływać na ich przeżywalność. Stąd, wybór miejsca lęgowego jest decyzją ściśle związaną z dostosowaniem. W konsekwencji, czasowo-przestrzenna heterogeniczność środowiska prowadzi do presji selekcyjnej faworyzującej zachowania pozwalające osobnikom wybierać optymalne miejsca lęgowe, tj. do ewolucji procesu wybiórczości środowiskowej (Hildén 1965, Cody 1985, Boulinier et al. 2008, Doligez i Boulinier 2008, Fuller 2012).

Wybiórczość środowiskowa jest procesem behawioralnym, w którym osobniki wybierają miejsce realizacji różnego rodzaju aktywności (Hildén 1965, Cody 1985, Block i Brennan 1993). Przedmiotem niniejszej rozprawy jest proces wyboru miejsc lęgowych, jednakże wybiórczość środowiskowa może obejmować również wybór np. miejsca żerowania lub odpoczynku. Wybiórczość środowiskowa jest procesem hierarchicznym, który przebiega sekwencyjnie i zachodzi w różnych skalach przestrzennych (np. Kristan 2006, Fuller 2012). Przykładowo, osobnik w pierwszej kolejności wybiera dany płat środowiska spośród kilku dostępnych w skali krajobrazu, następnie w obrębie tego płata decyduje o lokalizacji terytorium, a potem gniazda. Co istotne, wybiórczość środowiskowa (proces decyzyjny) nie jest równoznaczna z czasowo-przestrzennym rozmieszczeniem osobników, będącym wzorcem wykorzystywania

środowiska (Block i Brennan 1993, Jones 2001, Fuller 2012). Jednakże, wzorce te pozwalają pośrednio wnioskować o mechanizmach wybiórczości środowiskowej, jako że rozmieszczenie osobników jest bezpośrednim następstwem ich decyzji.

Wybiórczość środowiskowa jest procesem wyboru, co implikuje wykorzystywanie przez ptaki jakiegoś rodzaju informacji (Boulinier et al. 2008, Doligez i Boulinier 2008). Podejmując decyzje o osiedleniu, osobniki stają w obliczu niepewności odnośnie jakości potencjalnych miejsc lęgowych (definiowanej jako spodziewane dostosowanie w danym miejscu; Fuller 2012), która zmienia się w czasie i przestrzeni. Osobniki potrafiące zredukować tę niepewność poprzez zdobywanie wiarygodnej informacji o warunkach środowiskowych panujących w danym miejscu zyskałyby oczywistą przewagę selekcyjną. Stąd, zdobywanie i wykorzystywanie informacji o środowisku jest kluczową cechą adaptatywnego procesu osiedlania, pozwalającą osobnikom porównywać potencjalne miejsca lęgowe i wybierać te o możliwie najlepszej jakości (Boulinier et al. 2008, Doligez i Boulinier 2008).

Istnieją dwa rodzaje informacji o środowisku, którą osobniki mogą aktywnie zdobywać i wykorzystywać w ocenie jakości potencjalnych miejsc lęgowych. Pierwszą z nich jest informacja niesocjalna, tj. informacja o abiotycznych elementach środowiska oraz czynnikach biotycznych o charakterze niesocjalnym, np. strukturze roślinności, zasobach pokarmowych, czy obecności drapieżników (Wagner i Danchin 2010). Drugim typem informacji jest informacja socjalna, tzn. informacja zdobywana poprzez obserwację innych osobników oraz interakcje z nimi (Wagner i Danchin 2010). W kontekście wybiórczości środowiskowej, informację socjalną stanowi obecność lub sukces reprodukcyjny innych osobników własnego gatunku, jak również osobników należących do innych gatunków zajmujących podobne nisze ekologiczne (np. Dall et al. 2005, Seppänen et al. 2007). W warunkach naturalnych, osobniki łączą kilka rodzajów wskazówek (zarówno niesocjalnych, jak i socjalnych) przy wyborze miejsc lęgowych (np. Doligez et al. 2004, Parejo et al. 2007). Najprawdopodobniej pozwala to na wiarygodniejszą ocenę i lepsze dopasowanie decyzji do aktualnych warunków środowiskowych. Jednakże, możliwość korzystania z poszczególnych wskazówek może być uzależniona od np. biologii gatunku, cech osobników lub zmienności środowiska

(por. Boulinier et al. 2008). Wiedza o tym, w jaki sposób różne wskazówki wpływają na decyzje osobników o osiedleniu się jest zatem niezbędna dla zrozumienia złożonego procesu wybiórczości środowiskowej.

Informacja o zagrożeniu ze strony drapieżników, z jakim wiąże się osiedlenie w danym miejscu, wydaje się być kluczowa w ocenie jakości potencjalnych miejsc lęgowych. Niewątpliwym kosztem gniazdowania w warunkach wysokiej presji drapieżniczej jest wysokie ryzyko bezpośredniego spotkania drapieżnika, co może skutkować utratą lęgu lub śmiercią osobnika (Lima i Dill 1990, Lima 2009). Jednakże, drapieżniki mogą obniżać dostosowanie ofiary również poprzez szereg efektów nieletalnych (Lima 1998, Cresswell 2008). Na przykład, osobniki gniazdujące w warunkach wysokiej presji drapieżniczej mogą obniżać inwestycję w lęg poprzez składanie mniejszej liczby jaj oraz niższą inwestycję w opiekę rodzicielską (np. Doligez i Clobert 2003, Fontaine i Martin 2006, Zanette et al. 2011). Ponadto, obecność drapieżników może być czynnikiem stresowym, negatywnie wpływającym na zawartość matczynych hormonów w jajach, co z kolei może prowadzić do obniżonego wzrostu piskląt (np. Saino et al. 2005, Scheuerlein i Gwinner 2006, Coslovsky i Richner 2011). Zatem, poprzez efekty letalne i nieletalne, drapieżnictwo stanowi silną presję selekcyjną, a mechanizmy pozwalające osobnikom poprawnie szacować i minimalizować zagrożenie w trakcie wyboru miejsc lęgowych będą faworyzowane przez dobór (Lima i Dill 1990, Lima 2009). Presja ze strony drapieżników może drastycznie zmieniać się w czasie i przestrzeni. Ponadto, ekosystemy charakteryzują się współwystępowaniem wielu gatunków drapieżników różniących się poziomem zagrożenia jakie stwarzają dla danego gatunku ofiary, np. ze względu na różnice w diecie lub strategiach żerowania (Lima 1992, Lima i Bednekoff 1999, Lima 2009). Stąd, mechanizmy unikania presji drapieżniczej przez osobniki żyjące w złożonym i dynamicznym „krajobrazie strachu” prawdopodobnie stanowią kluczowy aspekt ich strategii wyboru miejsc lęgowych.

Na proces wyboru miejsca lęgowego istotny wpływ będzie miała również informacja o rozmieszczeniu innych osobników własnego gatunku. Klasyczne modele wybiórczości środowiskowej zakładają, iż głównym procesem kształtującym przestrzenne rozmieszczenie osobników są interakcje o charakterze

konkurencyjnym (Svärdson 1949, Fretwell and Lucas 1969, Fretwell 1972). Niewątpliwie, obecność konkurentów może negatywnie wpływać na dostosowanie danego osobnika zarówno w sposób bezpośredni (interferencja) lub pośredni (np. wykorzystywanie tych samych zasobów lub „przyciąganie” wspólnych drapieżników). Stąd, tradycyjnie, charakter interakcji wewnątrzgatunkowych w procesie wybiórczości środowiskowej był postrzegany jako negatywny i prowadzący do osiedlania zależnego od zagęszczenia (Svärdson 1949, Hildén 1965, Cody 1985, Wiens 1989). Jednakże, interakcje między osobnikami własnego gatunku w trakcie wyboru miejsc lęgowych nie muszą mieć wyłącznie takiego charakteru. Na przykład, gdy osobniki wspólnie angażują się w obronę antydrapieżniczą, spadek zagęszczenia poniżej pewnej krytycznej wartości będzie skutkowało obniżeniem dostosowania („efekt Allego”; Allee 1951). Ponadto, obecność osobników własnego gatunku w danym miejscu najczęściej wskazuje, że panujące tam warunki środowiskowe są odpowiednie dla przetrwania lokalnej populacji. Informacja ta może być wykorzystana przez inne osobniki do lokalizacji odpowiednich miejsc lęgowych, co będzie skutkowało preferowaniem miejsc już zasiedlonych (tzw. „wewnątrzgatunkowe przyciąganie”, ang. *conspecific attraction*; Stamps 1988, Ahlering et al. 2010). Choć podstawowe mechanizmy tej strategii są wciąż słabo poznane, wydaje się, iż jest ona powszechna u ptaków śpiewających (Ahlering et al. 2010, Szymkowiak 2013). Zatem, inne osobniki własnego gatunku są istotnym elementem środowiska, a mechanizmy wybiórczości środowiskowej w oparciu o informację socjalną mogą obejmować interakcje zarówno o charakterze pozytywnym, jak i negatywnym.

Podstawowe koncepcje dotyczące procesu wybiórczości środowiskowej u ptaków można znaleźć już w pracach z pierwszej połowy ubiegłego wieku (np. Lack 1933; 1937, Svärdson 1949). Od tego czasu, złożoność interakcji między ptakami i środowiskiem była przedmiotem wielu badań ekologicznych, a wiedza na temat wpływu czynników środowiskowych na dynamikę populacji i strukturę zespołów ptaków znacząco wzrosła (Hildén 1965, Cody 1985, Block i Brennan 1993, Fuller 2012). Jednakże, procesy behawioralne determinujące wybiórczość środowiskową, tzn. mechanizmy rozpoznawania i wyboru miejsc lęgowych, wciąż pozostają w dużej mierze niepoznane (por. Jones 2001, Boulinier 2008,

Fuller 2012). W szerokim rozumieniu, celem niniejszej rozprawy było zbadanie wybranych mechanizmów wybiórczości środowiskowej (rozumianej jako złożony proces decyzyjny) u drobnych ptaków śpiewających, wykorzystując świstunkę leśną (*Phylloscopus sibilatrix*) jako gatunek modelowy.

Świstunka leśna jako gatunek modelowy

Świstunka leśna jest gatunkiem niewielkiego ptaka wędrownego należącego do rzędu wróblowych (Passeriformes), podrzędu śpiewających (Oscines), rodziny świstunek (Phylloscopidae). Świstunki są migrantami długodystansowymi. Ich tereny lęgowe obejmują znaczną część Europy i Azję Centralną, a zimowiska zlokalizowane są w Afryce Subsaharyjskiej, na terenie basenu Konga (Hobson et al. 2014). W Polsce przylot samców z zimowisk i zajmowanie przez nie terytoriów rozpoczyna się w połowie kwietnia, podczas gdy samice powracają około 10 dni później (Wesołowski i Maziarz 2009).

Świstunki zamieszkują wyłącznie ekosystemy leśne. W skali makrosiedliskowej, populacje świstunki osiągają najwyższe zagęszczenia na terenach o dużym udziale wnętrza lasu, z niewielką ilością stref ekotonalnych (Kuczyński i Chylarecki 2012). Gatunek ten preferuje lasy liściaste i mieszane, choć w niższych zagęszczeniach występuje również w drzewostanach iglastych (Glutz von Blotzheim i Bauer 1991). Mikro-siedliskowe preferencje świstunek (w skali terytoriów) były dotychczas przedmiotem kilku badań prowadzonych w różnych miejscach w obrębie zasięgu występowania gatunku. Na przykład, badania prowadzone w Szwajcarii wykazały, że zajęte terytoria świstunek miały bardziej rozwiniętą warstwę zielną, większą liczbę drzew oraz znajdowały się na terenach o większym nachyleniu niż lokalizacje kontrolne (Gerber 2011). W Wielkiej Brytanii prawdopodobieństwo zajęcia terytorium pozytywnie korelowało z wysokością drzew, pokryciem warstwą zielną, zwarciem warstwy koron oraz udziałem dębów *Quercus* spp. w drzewostanie (Mallord et al. 2012). W Wielkopolskim Parku Narodowym, występowanie świstunki pozytywnie korelowało m.in. z pokryciem warstwą zielną, zwarciem koron, średnią pierśnicą drzew oraz liczbą krzewów (Szymkowiak i Kuczyński dane niepubl.).

Świstunka leśna wydaje się być interesującym gatunkiem modelowym w badaniach nad mechanizmami wybiórczości środowiskowej ptaków śpiewających. Świstunki zasiedlają ekosystemy leśne charakteryzujące się występowaniem „pulsów zasobów” (ang. *pulsed resources*), tzw. latami nasiennymi, które wywołują kaskadę efektów ekologicznych o istotnym znaczeniu dla całego ekosystemu leśnego, w tym zespołów ptaków (np. Ostfeld i Keesing 2000, Bogdziewicz et al. 2016). Na przykład, wzrost liczebności gryzoni następujący po roku nasiennym dębów może prowadzić do czasowego wzrostu ryzyka straty lęgu na skutek drapieżnictwa, szczególnie u ptaków gniazdujących na ziemi, co z kolei może wpływać na wybiórczość środowiskową. W badaniach prowadzonych w Białowieskim Parku Narodowym wykazano, iż liczebność populacji świstunki jest niższa w latach z wysoką liczebnością gryzoni, co zdaje się potwierdzać tę hipotezę (Wesołowski et al. 2009). Jednakże, zachowania antydrapieżnicze w procesie wybiórczości środowiskowej nie są ograniczone do reakcji na czasowe wzrosty presji drapieżniczej, ale mogą obejmować złożone strategie unikania zagrożenia stosowane przez osobniki w zależności od kontekstu ekologicznego (Lima i Dill 1990, Lima i Bednekoff 1999, Lima 2009). Zatem, interakcje między świstunkami i ich potencjalnymi drapieżnikami wydają się być ciekawym układem modelowym w badaniu mechanizmów wybiórczości środowiskowej obejmujących strategie minimalizowania ryzyka drapieżnictwa w zmieniającym się środowisku.

Niska powracalność świstunek na tereny lęgowe (Wesołowski et al. 2009) najprawdopodobniej wpływa również na rodzaj informacji wykorzystywanej przez nie przy podejmowaniu decyzji o osiedleniu. Taka strategia migracyjna powinna redukować opłacalność inwestycji w zdobywanie informacji o potencjalnych miejscach lęgowych (ang. *prospecting*) na koniec sezonu reprodukcyjnego (w celu wykorzystania jej w podejmowaniu przyszłych decyzji), ze względu na nikłe prawdopodobieństwo zajęcia danego terytorium w kolejnym sezonie (por. Arlt i Pärt 2008). Stąd, większość osobników przylatujących na tereny lęgowe prawdopodobnie nie ma żadnej wiedzy na temat warunków środowiskowych w danym miejscu, a decyzje o osiedleniu podejmuje na podstawie informacji zdobytej po powrocie z zimowisk. Sytuacja ta ułatwia planowanie

eksperymentów terenowych polegających na manipulowaniu wskazówkami potencjalnie wykorzystywanymi w procesie wybiórczości środowiskowej. Ponadto, w przypadku migrantów długodystansowych mających ograniczone możliwości inwestowania dużych nakładów czasu i energii na bezpośrednią ocenę jakości siedlisk (por. Mönkkönen and Forsman 2002), znikoma filopatria może promować korzystanie ze wskazówek socjalnych. Stąd, świstunka leśna wydaje się być interesującym gatunkiem modelowym w badaniach nad mechanizmami wykorzystywania informacji socjalnej w procesie wybiórczości środowiskowej u ptaków.

Cel badań

W szerokim rozumieniu, celem niniejszej rozprawy było zbadanie wybranych mechanizmów wybiórczości środowiskowej drobnych ptaków śpiewających, wykorzystując świstunkę leśną jako gatunek modelowy. Niemniej jednak, kompleksowe zbadanie wszystkich aspektów procesu osiedlania świstunek wykraczałoby poza ramy tej pracy. Stąd, skupiłem się na mechanizmach unikania presji drapieżniczej oraz interakcjach wewnątrzgatunkowych.

W pierwszej części rozprawy badałem wybiórczość środowiskową świstunek w kontekście unikania presji ze strony drapieżników (Szymkowiak i Kuczyński 2015a). Wyniki wcześniejszych badań sugerują, że świstunki unikają osiedlania się w latach z wysoką liczebnością gryzoni w celu minimalizowania ryzyka straty lęgu (Wesołowski et al. 2009). Zbadałem, czy zjawisko to występuje w dużej skali przestrzennej. Ponadto, analizowałem czy proces wybiórczości środowiskowej świstunek może obejmować interakcje z sójkami (*Garrulus glandarius*), będącymi częstym drapieżnikiem gniazd świstunek, oraz czy na interakcje te mogą wpływać zmiany liczebności gryzoni.

W drugiej części rozprawy skupiłem się na mechanizmach wykorzystywania przez świstunki wewnątrzgatunkowej informacji socjalnej przy wyborze miejsc lęgowych (Szymkowiak et al. 2016). Korzystanie z informacji socjalnej w procesach decyzyjnych może być przystosowawcze tylko wtedy, gdy jest selektywne (Laland 2004). Eksperymentalnie testowałem, czy podejmując decyzje o osiedlaniu się świstunki selektywnie wykorzystują wskazówki socjalne

(obecność osobników własnego gatunku) w zależności od jakości obserwowanych osobników.

W ostatniej części rozprawy rozważałem potencjalne koszty i zyski korzystania z informacji socjalnej przy wyborze miejsc lęgowych w środowisku, w którym występują różne typy drapieżników (Szymkowiak i Kuczyński 2015b). Korzystanie ze wskazówek socjalnych prowadzi do skupiskowego rozmieszczenia osobników w przestrzeni, co może wiązać się zarówno z pozytywnymi, jak i negatywnymi konsekwencjami dla ich dostosowania podczas interakcji z drapieżnikami (por. Ahlering et al. 2010). Badałem, czy konsekwencje te zależą od strategii żerowania drapieżników oraz czy wpływać na nie może plastyczność w wyborze miejsc lęgowych (tj. aktualizacja uprzednio podjętych decyzji).

Wyniki i dyskusja

Unikanie drapieżników w zmieniającym się środowisku: reakcja świstunki leśnej na pulsy zasobów

W oparciu o dane z Monitoringu Pospolitych Ptaków Lęgowych w Polsce wykazałem negatywną korelację między zagęszczeniem świstunek i indeksem liczebności gryzoni leśnych. Wynik ten sugeruje, że nomadyzm świstunek w odpowiedzi na wzrost liczebności gryzoni po latach nasiennych występuje w dużej skali przestrzennej. Ponadto, wykazałem ujemną korelację między zagęszczeniem świstunek i sójek, jednakże tylko dla lat, gdy liczebność gryzoni była niska. Wynik ten sugeruje, że fluktuacje liczebności gryzoni wpływają na interakcje między świstunkami i sójkami. W szerszym kontekście, wydaje się, że świstunki wykazują złożoną, zależną od ryzyka strategię unikania zagrożenia ze strony drapieżników w procesie wybiórczości środowiskowej.

Świstunki leśne kopiują decyzje o osiedleniu słabych jakościowo osobników: kompromis między zyskami korzystania z informacji socjalnej a unikaniem konkurencji

Eksperymentalnie wykazałem, że przy podejmowaniu decyzji o osiedleniu świstunki selektywnie wykorzystują wewnątrzgatunkową informację socjalną, biorąc pod uwagę jakość obserwowanych osobników. W eksperymencie typu

playback, świstunki osiedliły się na powierzchniach, na których symulowano obecność osobników słabej jakości, a nie osiedliły się tam, gdzie symulowano obecność osobników dobrej jakości. Ponadto, reakcja świstunek nie polegała jedynie na ignorowaniu obecności osobników dobrej jakości, lecz aktywnym ich unikaniu. Obserwowany wzorzec podejmowania decyzji najprawdopodobniej wynikał z kompromisu między zyskami korzystania z informacji socjalnej, a kosztami konkurencji.

Zależne od drapieżnictwa koszty i zyski "wewnątrzgatunkowego przyciągania" u ptaków śpiewających

Wyniki modelowania wieloagentowego sugerują, że koszty i zyski korzystania z informacji socjalnej mogą zależeć od struktury zespołu drapieżników. Na skutek przestrzennego agregowania terytoriów, w krajobrazie zdominowanym przez drapieżniki modyfikujące strategię żerowania po wykryciu ofiary, osobniki korzystające z informacji socjalnej osiągały niższy sukces lęgowy niż te osiedlające się losowo. Jednakże, koszty te mogły być zredukowane, gdy osobniki dopasowywały uprzednio podjęte decyzje zgodnie z postrzeganym ryzykiem gniazdowania w agregacji. Jednocześnie nie znalazłem potwierdzenia dla dotychczas często sugerowanej w literaturze hipotezy zakładającej istnienie zysków z gniazdowania w agregacji wynikających z efektu rozcieńczenia (ang. *dilution effect*).

Bibliografia

- 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. *The social life of animals*. Beacon Press, Boston.
- Arlt D., Pärt T. 2008. Post-breeding information gathering and breeding territory shifts in northern wheatears. *Journal of Animal Ecology* 77: 211–219.
- Block W.M., Brennan L.A. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current Ornithology* 11: 35–91.

- Bogdziewicz M., Zwolak R., Crone E.E. 2016. How do vertebrates respond to mast seeding? *Oikos* 125: 300–307.
- Boulinier T., Mariette M., Doligez B., Danchin É. 2008. Choosing where to breed: breeding habitat choice. In: Danchin É., Giraldeau L.-A., Cézilly F. (Eds.). *Behavioural ecology: an evolutionary perspective on behaviour*, pp. 285–321. Oxford University Press, Oxford.
- Cody M.L. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.
- Coslovsky M., Richner H. 2011. Predation risk affects offspring growth via maternal effects. *Functional Ecology* 25: 878–888.
- Cresswell W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150: 3–17.
- 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 in Ecology & Evolution* 20: 187–193.
- Doligez B., Clobert J. 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84: 2582–2588.
- Doligez B., Pärt T., Danchin É., Clobert J., Gustafsson L. 2004. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 73: 75–87.
- Doligez B., Boulinier T. 2008. Habitat selection and habitat suitability preferences. In: Jørgensen E., Fath B.D. (Eds.). *Encyclopedia of Ecology*, pp. 1810–1830. Elsevier, Oxford.
- Fontaine J.J., Martin T.E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428–434.
- Fretwell S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton.
- Fretwell S.D., Lucas H.L. 1969. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16–36.
- Fuller R.J. 2012. *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gerber M. 2011. Territory choice of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Switzerland in relation to habitat structure and rodent density. MSc thesis, University of Zurich.

- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. 1991. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hildén O. 1965. Habitat selection in birds – a review. *Annales Zoologici Fennici* 2: 53–75.
- Hobson K.A., Van Wilgenburg S.L., Wesolowski T., Maziarz M., Bijlsma R.G., Grendelmeier A., Mallord J.W. 2014. A multi-isotope ($\delta^2\text{H}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) approach to establishing migratory connectivity in Palearctic-Afrotropical migrants: an example using Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix*. *Acta Ornithologica* 49: 57–69.
- Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118: 557–562.
- Kuczyński L., Chylarecki P. 2012. Atlas pospolitych ptaków lęgowych Polski. Rozmieszczenie, wybiórczość siedliskowa, trendy. GIOŚ, Warszawa.
- Kristan W.B. 2006. Sources and expectations for hierarchical structure in bird-habitat associations. *Condor* 108: 5–12.
- Lack D. 1933. Habitat selection in birds with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna. *Journal of Animal Ecology* 2: 239–262.
- Lack D. 1937. The psychological factor in bird distribution. *British Birds* 31: 130–136.
- Laland K.N. 2004. Social learning strategies. *Learning & Behavior* 32: 4–14.
- Lima S.L. 1992. Life in a multipredator environment – some considerations for antipredatory vigilance. *Annales Zoologici Fennici* 29: 217–226.
- Lima S.L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions – what are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience* 48: 25–34.
- Lima S.L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485–513.
- Lima S.L., Dill L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation – a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640.

- Lima S.L., Bednekoff P.A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649–659.
- Mallord J.W., Charman E.C., Cristinacce A., Orsman Ch.J. 2012. Habitat associations of wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* breeding in Welsh oakwoods. *Bird Study* 59: 403–415.
- Mönkkönen M., Forsman J.T. 2002. Heterospecific attraction among forest birds: a review. *Ornithological Science* 1: 41–51.
- Ostfeld R.S., Keesing F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 232–237.
- Parejo D., White J., Danchin É. 2007. Settlement decisions in blue tits: difference in the use of social information according to age and individual success. *Naturwissenschaften* 94: 749–757.
- Saino N., Romano M., Ferrari R.P., Martinelli R., Møller A.P. 2005. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. *Journal of Experimental Zoology* 303: 998–1006.
- Scheuerlein A., Gwinner E. 2006. Reduced nestling growth of East African Stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. *Ibis* 148: 468–476.
- 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.
- Stamps J.A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *American Naturalist* 131: 329–347.
- Szymkowiak J. 2013. Facing uncertainty: how small songbirds acquire and use social information in habitat selection process? *Springer Science Reviews* 1: 115–131.
- Szymkowiak J., Kuczyński L. 2015a. Avoiding predators in a fluctuating environment: responses of the wood warbler to pulsed resources. *Behavioral Ecology*, 26: 601–608.

- Szymkowiak J., Kuczyński L. 2015b. Predation-related costs and benefits of conspecific attraction in songbirds – an agent-based approach. PLoS ONE, 10: e0119132.
- Szymkowiak J., Thomson R.L., Kuczyński L. 2016. Wood warblers copy settlement decisions of poor quality conspecifics: support for the trade-off between the benefit of social information use and competition avoidance. Oikos, doi: 10.1111/oik.03052 (in press).
- Svärdson G. 1949. Competition and habitat selection in birds. Oikos 1: 157–174.
- Wagner R.H., Danchin É. 2010. A taxonomy of biological information. Oikos 119: 203–209.
- Wesołowski T., Maziarz M. 2009. Changes in breeding phenology and performance of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in a primeval forest: a thirty-year perspective. Acta Ornithologica 44: 69–80.
- Wesołowski T., Rowiński P., Maziarz M. 2009. Wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search for safe breeding grounds? Bird Study 56: 26–33.
- Wiens J.A. 1989. The ecology of bird communities (two volumes). Cambridge University Press, Cambridge.
- Zanette L.Y., White A.F., Allen M.C., Clinchy M. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. Science 334: 1398–1401.