Ornis Polonica 2011, 52: 231–246

Zróżnicowanie fenologii lęgów kormorana *Phalacrocorax carbo sinensis* w największej europejskiej kolonii w Kątach Rybackich (Mierzeja Wiślana, północna Polska)

Anna Buczma, Michał Goc, Wojciech Kosmalski

Abstrakt: W latach 2003–2011 badano fenologię lęgów kormorana *Phalacrocorax carbo* w nadrzewnej kolonii w Kątach Rybackich. Podczas cotygodniowych kontroli wykonywanych na trzech powierzchniach próbnych zbierano pokluciowe skorupy jaj, co pozwoliło na określenie terminu rozpoczęcia klucia i prześledzenie jego przebiegu. Różnica w terminach początku klucia między najwcześniejszym (2008) i najpóźniejszym (2006) sezonem wynosiła około miesiąca. Terminy rozpoczynania lęgów były zróżnicowane na badanych powierzchniach, a ich kolejność – stała. Najwcześniej ptaki rozpoczynały lęgi w najstarszej części kolonii, a najpóźniej w rejonie gdzie kormorany gnieżdżą się z czaplami siwymi *Ardea cinerea*. Różnice były mniejsze w latach, w których lęgi rozpoczynały się później. Data rozpoczęcia i mediany klucia były silnie skorelowane z datą ustępowania lodu na Zalewie Wiślanym. Związek ten był słabszy w latach, gdy lód ustępował wcześnie. Potwierdza to znaczenie tego akwenu jako najważniejszego żerowiska na początku sezonu lęgowego i wpływa na atrakcyjność dla ptaków powierzchni położonych najbliżej zalewu (najstarsze części kolonii).

Variation of the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* breeding phenology in the biggest European colony in Kąty Rybackie (Vistula Spit, N Poland). Abstract: Breeding phenology of the Great Cormorant was studied between 2003 and 2011 in a colony in Kąty Rybackie. On three study plots, post-hatching eggshells were collected once a week, allowing for estimation of both the onset and the progress of hatching. The beginning of hatching between the earliest (2008) and the latest (2006) breeding seasons differed by about one month. The onset of breeding (earliest broods) varied among studied plots within the colony, and, at the same time, the sequence in which Cormorants started to breed was repeatable. The earliest breeding was always found in the oldest part of the colony, while the latest – at the plot where Cormorants and Grey Herons *Ardea cinerea* co-occur. These differences were smaller in seasons, when breeding was later overall. Both the onset and median dates of breeding were significantly correlated with the dates of melting of the ice cover from the Vistula Lagoon and this relationship was less marked in warmer seasons, when ice cover melted earlier. This confirms the importance of Vistula Lagoon as the basic foraging area for Cormorants early in the season. At the same time, it may explain why parts of the colony located close to the lagoon (the oldest parts of the colony) are the most attractive for birds.

Badania fenologiczne dotyczące wpływu warunków zewnętrznych na terminy i czas trwania takich zjawisk jak pierzenie, lęgi czy wędrówka, w tym zróżnicowania w obrębie populacji i jego wpływu na przeżywalność, rozrodczość, są licznie dokumentowane w literaturze naukowej (przegląd w: Shi et al. 2006). W związku z obserwowanym i prognozowanym globalnym ociepleniem liczba prac traktujących o zależnościach fenologicznych wyraźnie wzrosła w ostatnich latach, a literatura na ten temat doczekała się już książkowego podsumowania (Møller et al. 2010). U gatunków ptaków odbywających wędrówki, początek przystępowania do lęgów jest związany z terminem powrotu, a ten zależy między innymi od położenia zimowisk i warunków panujących na trasie wędrówki (np. Bregnballe et al. 1997, 2006). W przypadku gatunków osiadłych, istotne znaczenia mają lokalne czynniki (np. pogoda, stopień rozwoju roślinności), warunkujące możliwość budowy gniazda oraz dostępność i zasobność bazy pokarmowej (np. Aebischer & Wanless 2009).

Kormoran *Phalacrocorax carbo sinensis* jest jednym z gatunków ptaków, u których coraz więcej osobników zimuje w kraju, głównie w wyniku cieplejszych zim w ostatnich latach (Tomiałojć & Stawarczyk 2003, Bzoma & Meissner 2005). U wielu gatunków kormoranów, np. kormorana zwyczajnego (Boudewijn & Dirksen 1995, Krag 2003, Bregnballe 2006), czubatego *P. aristotelis* (Harris et al. 1994), błękitnookiego *P. atriceps* (Shaw 1986) i rogatego *P. auritus* (McNeil & Léger 1987, Stenzel et al. 1995) obserwowano większy sukces lęgowy par najwcześniej przystępujących do lęgów. Niekorzystne warunki pogodowe na początku sezonu lęgowego mogą powodować późniejsze zajmowanie gniazd, co w konsekwencji prowadzi do wzrostu synchronizacji lęgów w kolonii (Stempniewicz et al. 2000). U kormorana modrogardłego *P. penicillatus* stwierdzono mniejszą średnią wielkość zniesienia w sezonach, które z powodu niekorzystnych czynników środowiskowych rozpoczęły się z opóźnieniem (Boekelheidea & Ainley 1989). W dużych koloniach ptaków obserwuje się zróżnicowanie parametrów charakteryzujących lęgi między centrum a peryferiami kolonii. Na przykład w kolonii kormoranów *P. c. carbo* w Irlandii, miejsca lęgowe położone w centrum koloni były zajmowane wcześniej i charakteryzowały się wyższym sukcesem, niż te zlokalizowane na obrzeżach (Andrews & Day 1999). W kolonii w Kątach Rybackich, ze względu na jej rozległość i nieregularny kształt, wyznaczenie centrum jest dyskusyjne. Jednak i tam obserwuje się zróżnicowanie dotyczące np. składu pokarmu i stopnia wykorzystania głównych żerowisk przez ptaki z różnych części kolonii (Bzoma et al. 2003, Goc et al. 2003).

W ciągu ostatnich czterech dekad, liczebność europejskiej populacji kormorana wzrosła 20–50-krotnie, rozszerzeniu uległ też areał lęgowy (np. Trolliet 1999, Goc 2006). Kolonia kormoranów położona w okolicach Kątów Rybackich na Mierzei Wiślanej, w której prowadzono niniejsze badania, ma za sobą również okres intensywnego wzrostu i jest obecnie największa w Europie (niemal 12 tys. par w roku 2005). Obserwowany wzrost liczebności ichtiofaga, szczytowego drapieżnika ekosystemów wodnych, jest bezprecedensowy i wielkość populacji oceniana jest przez rybaków, wędkarzy, a niekiedy także leśników, jako nadmierna i szkodliwa. Kormoran stał się obiektem społecznego zainteresowania i wszechstronnych badań (np. Stempniewicz et al. 1998). W roku 1993 na 3rd International Conference on Cormorants w Gdańsku powołano Cormorant Research Group, obecnie działającą w ramach organizacji Wetlands International (Anonymus 1997).

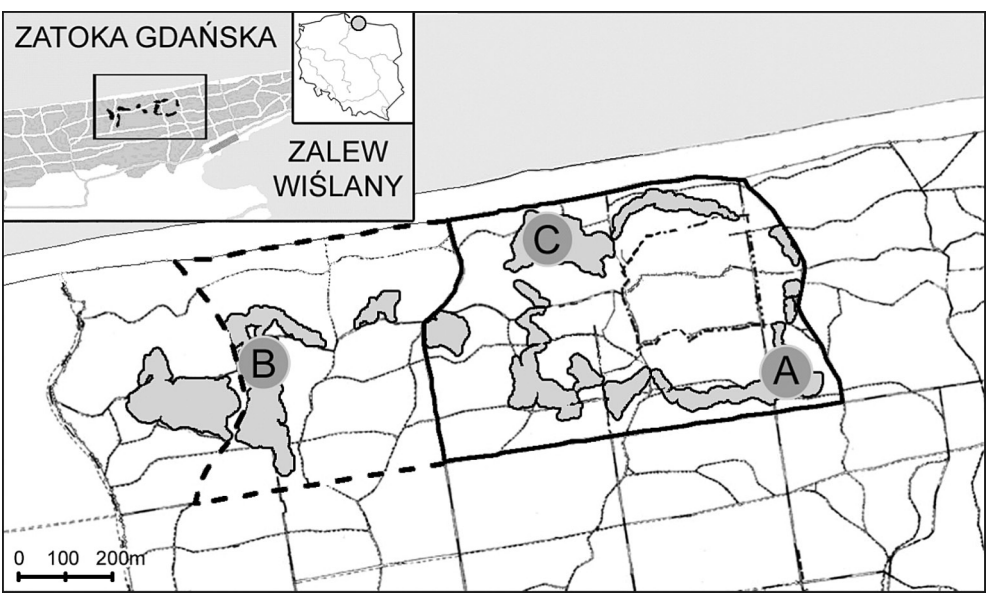
Celem niniejszej pracy jest analiza fenologii lęgów kormorana w różnych częściach kolonii oraz jej międzysezonowego zróżnicowania, a także sprawdzenie czy kolejność przystępowania do lęgów w różnych częściach kolonii, opisana przez Kopciewicza (2004 msc), utrzymuje się mimo upływu lat od zajęcia tych fragmentów przez ptaki. Ponadto, w pracy podjęto próbę zweryfikowania tezy Stempniewicza et al. (2000), że topnienie lodów na Za-

lewie Wiślanym jest kluczowym czynnikiem determinującym terminy przystępowania do rozrodu kormoranów w Kątach Rybackich.

Teren badań

Kolonia kormoranów istnieje na Mierzei Wiślanej nieprzerwanie od połowy XX wieku, kiedy zaczęły się one gnieździć w istniejącej tu już wcześniej kolonii czapli siwej *Ardea cinerea* (np. Przybysz 1997). W roku 1957, dla ochrony miejsc gniazdowych obu gatunków, utworzono rezerwat „Kąty Rybackie" o powierzchni 10,79 ha. W związku ze wzrostem wielkości kolonii i zmianami w jej rozmieszczeniu, w roku 2000 powierzchnię rezerwatu powiększono do 102,54 ha, ale obecnie część ptaków gnieździ się również poza jego granicami. Oba gatunki zakładają gniazda głównie na sosnach *Pinus sylvestris*, które dominują w drzewostanie. Na skutek uszkodzeń mechanicznych koron, powodowanych przez kormorany zrywające żywe gałązki jako materiał do budowy gniazd, a także pod wpływem działania odchodów tych ptaków, sosny w kolonii giną w ciągu kilku lat. W związku z tym kolonia przemieszcza się na nowe, nieuszkodzone partie drzewostanu (Goc et al. 2005). Na ogół odbywa się to stopniowo przez zajmowanie drzew w najbliższym sąsiedztwie. W latach 1998–2000 kormorany utworzyły jednak nowe subkolonie w odległości 200–1000 m od wcześniej zajętych terenów. Obecnie dystans między najbardziej oddalonymi częściami kolonii wynosi ok. 2,2 km. Zmiany liczebności i przestrzenny rozwój kolonii opisali Goc et al. (2005) oraz Herrmann et al. (2011).

W obrębie kolonii wyznaczono trzy powierzchnie reprezentujące: najstarszą część kolonii (powierzchnia A), obszar zajmowany przez kormorany od roku 1999 (B), oraz rejon,



Rys. 1. Lokalizacja koloni kormoranów na Mierzei Wiślanej (szare obszary). Położenie powierzchni badawczych (A, B, C) oznaczono kółkami, których wielkość nie określa rozmiarów powierzchni. Linia ciągła – granica rezerwatu „Kąty Rybackie", linia przerywana – granica otuliny rezerwatu
Fig. 1. *Location of Great Cormorants colony on the Vistula's Spit. Study plots are marked with circles (A, B, C), but their size do not reflect their actual area. Bold black line – the border of "Kąty Rybackie" reserve, dashed line – the border of the buffer zone*

gdzie kormorany gniazdują wspólnie z czaplą siwą (C) (rys. 1). Powierzchnie, wyznaczone jako grupa sąsiadujących, zajętych przez kormorany drzew, miały nieregularny kształt i zróżnicowaną wielkość (A: ok. 0,9 ha, B: ok. 1,2 ha, C: ok. 2 ha). Jeśli w ciągu sezonu w obrębie tak rozumianej powierzchni ptaki zajęły nowe drzewa, były one traktowane jako należące do wyróżnionej powierzchni.

Materiał i metody

Materiał dla powierzchni A zebrano w latach 2003–2004 i 2006–2009, dla powierzchni B w latach 2003–2011, a dla powierzchni C – w latach 2006–2009. Dodatkowo, dla powierzchni C, do niektórych analiz wykorzystano dane z lat 2003–2004 (Kowalska 2005 msc). Wszystkie powierzchnie kontrolowano co 6–10 dni przez cały sezon lęgowy – od przylotu pierwszych ptaków, do opuszczenia gniazd przez ostatnie młode (tab. 1). Podczas każdej kontroli notowano liczbę gniazd na wszystkich, indywidualnie oznakowanych drzewach na powierzchni. Najwyższy wynik w sezonie uznawano za liczbę par przystępujących do lęgów na danej powierzchni w danym roku (tab. 2). Liczba objętych obserwacjami gniazd kormorana stanowiła od 4% (2005) do ok. 15% (2007) liczebności całej kolonii. Podczas kontroli powierzchni wyszukiwano i zbierano jaja i skorupy, które spadły lub zostały wyrzucone z gniazd. W ciągu całego okresu badawczego zebrano 14 685 skorup. Na podstawie wyglądu kwalifikowano je do dwóch kategorii:

– „pokluciowe", świadczące o pomyślnym wykluciu się pisklęcia. Typowa skorupa, z której wykluło się pisklę, składa się z dwóch części: mniejszego wieczka, odciętego z tępego bieguna jaja, i pozostałych ok. 2/3 skorupy. Ich krawędzie są dość regularne, ząbkowane, wewnątrz nie ma resztek żółtka, często widoczne są pozostałości *allantochorion* z naczyniami krwionośnymi.
– niewyklute – obejmowała całe jaja, skorupki ze śladami żółtka, z martwym zarodkiem, ze śladami działania drapieżnika (np. nieregularny, boczny otwór), itp.

Zbiory skorup pokluciowych posłużyły do rekonstrukcji przebiegu klucia piskląt na poszczególnych powierzchniach przy zastosowaniu, z niewielkimi modyfikacjami, metody opisanej przez Jakubasa (2011). Liczbę skorup pokluciowych znalezionych podczas kontroli traktowano jako wskaźnik liczby piskląt wyklutych na powierzchni w okresie od poprzedniej wizyty. Nie liczono wieczek, aby uniknąć błędu oceny (podwojenia) liczby wyklutych

Tabela 1. Okres objęty obserwacjami oraz liczba kontroli w latach 2003–2011
Table 1. *Study periods and numbers of visits on study plots (A, B, C) in Great Cormorant colony between 2003 and 2011. (1) – year, (2) – study plot, (3) – date of the earliest visit, (4) – date of the latest visit, (5) – number of visits*

Rok (1)	Powierzchnia (2)	Pierwsza kontrola (3)	Ostatnia kontrola (4)	Liczba kontroli (5)
2003	A, B	19.02	19.07	21
2004	A, B	15.02	30.07	21
2005	B	29.04	1.08	14
2006	A, B, C	8.04	9.08	18
2007	A, B, C	10.03	22.07	22
2008	A, B, C	9.03	19.07	20
2009	A, B, C	13.03	17.07	19
2010	B	26.03	23.07	16
2011	B	18.03	22.07	19

Tabela 2. Liczba par kormoranów przystępujących do lęgów na badanych powierzchniach próbnych. * – dane wg Kowalskiej 2005 msc
Table 2. *Number of breeding pairs of Great Cormorant on the study plots. * – data from Kowalska (2005 msc). (1) – year, (2) – study plot, (3) – total*

Rok (1)	Powierzchnia (2)			Razem (3)
	A	B	C	
2003	257	467	245*	969
2004	265	449	283*	997
2005		450		450
2006	256	441	380	1420
2007	222	482	421	1566
2008	214	471	231	1275
2009	197	551	238	1345
2010		443		443
2011		415		415

piskląt. Odstępy między kontrolami w obrębie sezonu nie zawsze były równe, a daty kontroli różniły się między sezonami. Liczbę skorup pokluciowych znalezionych na powierzchni podczas kolejnych kontroli dzielono przez liczbę dni, jakie minęły od poprzedniej wizyty. Uzyskane w ten sposób średnie dzienne wartości służyły do obliczania liczby piskląt wyklutych w kolejnych, standardowo wyróżnionych pentadach (Busse 2000). Średnie dzienne wykorzystywano także do obliczania dat opisujących przebieg lęgów w sezonie: początku klucia, mediany oraz I i III kwartyla. Za najwcześniejszą datę klucia uznawano pierwszy dzień po ostatniej w sezonie kontroli, podczas której nie znaleziono jeszcze skorupek świadczących o wykluwaniu się młodych. Przy analizie tych parametrów użyto test Kruskala-Wallisa (przy porównaniach miedzysezonowych oraz między powierzchniami w obrębie sezonu) wraz z testem Dunna (porównania niezaplanowane). Korelacje między liczbą znalezionych skorup a liczbą gniazd oraz między datą rozpoczęcia klucia a czasem jego trwania określano przy pomocy współczynnika korelacji Pearsona.

Dorosłe kormorany wyrzucają z gniazda większość skorup zaraz po wykluciu się piskląt, jednak niewielka ich część, a także jaja niewyklute (np. niezalężone), pozostają w gnieździe dłużej, i często znajdowane były później w sezonie, np. w okresie, gdy na skutek aktywności dorastających piskląt gniazda ulegały stopniowemu zniszczeniu. Niekiedy z opóźnieniem znajdowano też skorupki pokluciowe, które podczas wcześniejszych kontroli zostały przeoczone, ponieważ np. upadły w miejsce gęsto porośnięte runem. Te późne znaleziska były także zbierane. Większość z nich została znaleziona wyraźnie po okresie wykluwania się, ale nie zdecydowaliśmy się na arbitralne wyznaczanie daty jego końca. Takie postępowanie w pewnym stopniu mogło wpłynąć na wartości charakterystyk fenologii klucia (poza jego początkiem), lecz niewielka liczba takich skorup (N=20), pozwala na pominięcie tego wpływu.

Parametry fenologiczne lęgów kormorana w poszczególnych sezonach korelowano z czynnikiem środowiskowym – datą wiosennego ustępowania lodu na Zalewie Wiślanym wykorzystując współczynnik korelacji rang Spearmana. Dane o ustępowaniu lodu z posterunku w Krynicy Morskiej zostały uzyskane z Instytutu Meteorologii i Gospodarki Wodnej, Oddział w Gdyni.

Analizy statystyczne prowadzono przy pomocy pakietu Statistica wersja 9.1 (StatSoft Inc.).

Wyniki

Stwierdzono silną korelację między liczbą znalezionych pod drzewem skorup a liczbą gniazd na drzewie (np. powierzchnia B, sezon 2011– współczynnik korelacji Pearsona; r=0,88; P<0,05; N=133 drzewa). Spośród wszystkich znalezionych skorup (N=14 685) do wyróżnionych kategorii udało się przypisać 96,4% skorup, z czego 84,4% (N=12 398) stanowiły skorupy pokluciowe.

Kormorany w latach 2003–2010 pojawiały się w kolonii na przełomie lutego i marca, a klucie rozpoczynało się w 1. bądź 2. dekadzie kwietnia (tab. 3, rys. 2 i 3). Początek wykluwania się piskląt miał miejsce najwcześniej w roku 2008 (pierwsze pisklęta w końcu marca), a najpóźniej w roku 2006 (pierwsze młode wykluły się w końcu kwietnia). Mediana dat klucia przypadała zazwyczaj na przełom kwietnia i maja, a w sezonie 2006 w połowie maja. Niezależnie od terminu rozpoczęcia klucia, większość piskląt wykluwała się przed końcem maja.

We wszystkich sezonach, w których badana była więcej niż jedna powierzchnia, mediana dat klucia piskląt kormorana w najstarszej części kolonii (powierzchnia A) przypadała

Tabela 3. Klucie piskląt kormorana na badanych powierzchniach w kolejnych sezonach badawczych. * – dane wg Kowalskiej 2005 msc

Table 3. *Hatching of Great Cormorant on three study plots in different seasons. * – data from Kowalska (2005 msc). (1) – year, (2) – study plot, (3) – the progress of hatching, (4) – the onset of hatching, (5) – 1st quartile of hatching dates, (6) – median hatching date, (7) – 3rd quartile of hatching dates, (8) – the length of the period during which 75% of chicks hatched (days)*

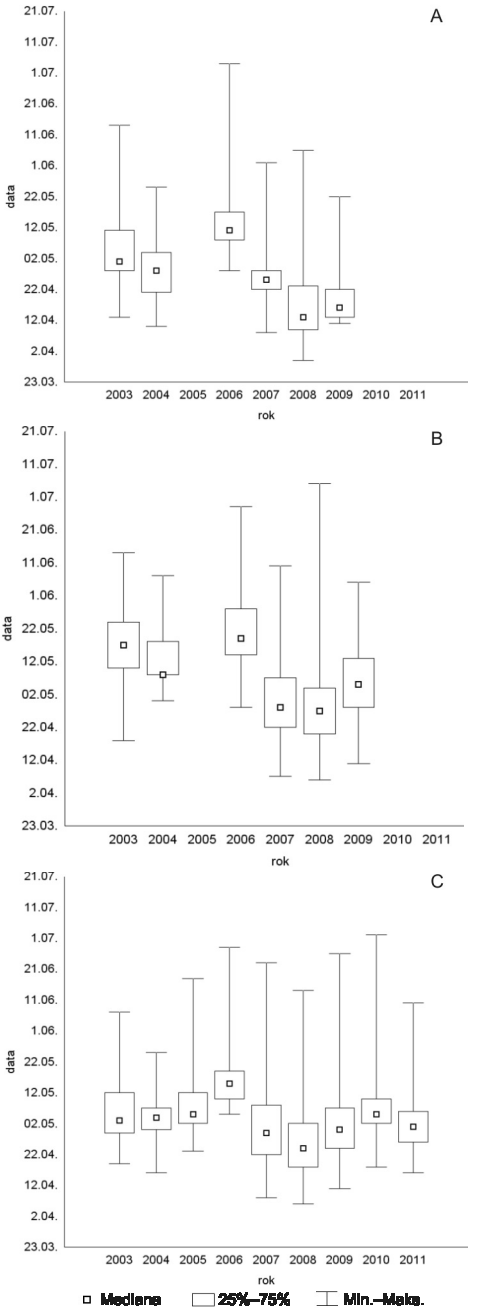
Sezon (1)	Powierzchnia (2)	Przebieg klucia (3)				Klucie 75% [dni] (8)
		początek (4)	I kwartyl (Q1) (5)	mediana (Me) (6)	III kwartyl (Q3) (7)	
2003	A	13.04	28.04	01.05	11.05	28
	B	19.04	29.04	03.05	12.05	23
	C*	18.04	10.05	17.05	24.05	36
2004	A	10.04	21.04	28.04	04.05	24
	B	16.04	30.04	04.05	07.05	21
	C*	30.04	08.05	08.05	18.05	18
2005	B	23.04	02.05	05.05	12.05	19
2006	A	28.04	08.05	11.05	17.05	19
	B	05.05	10.05	15.05	19.05	14
	C	28.04	14.05	19.05	28.05	30
2007	A	08.04	22.04	25.04	28.04	20
	B	08.04	22.04	29.04	08.05	30
	C	07.04	22.04	28.04	07.05	30
2008	A	30.03	09.04	13.04	23.04	24
	B	06.04	18.04	24.04	02.05	26
	C	06.04	20.04	27.04	04.05	28
2009	A	11.04	13.04	16.04	22.04	11
	B	17.04	24.04	30.04	07.05	20
	C	11.04	28.04	05.05	13.05	32
2010	B	18.04	02.05	05.05	10.05	22
2011	B	22.04	26.04	01.05	06.05	14

najwcześniej (tab. 3, rys. 2), a różnice były zawsze istotne statystycznie (test Kruskala-Wallisa: 2003: $H_{1,6548}$=97,60; P<0,0001, 2004: $H_{1,8309}$=992,75; P<0,0001, 2006: $H_{2,19991}$=2593,18; P<0,0001, 2007: $H_{2,18896}$= 933,99; P<0,0001, 2008: $H_{2,15324}$=2465,21; P<0,0001, 2009: $H_{2,20616}$=4495,26; P<0,0001). Na powierzchni C, położonej w mieszanej części kolonii, lęgi z reguły były najpóźniejsze. Powtarzalność fenologii gniazdowania na badanych powierzchniach przejawia się także ścisłą korelacją między terminami początku klucia na powierzchniach A i B (współczynnik korelacji Pearsona; r=0,97; P=0,002; N=6).

Na wszystkich powierzchniach sezon lęgowy w roku 2006 wyróżniał się jako wyjątkowo późny (rys. 2 i 3), z początkiem klucia przypadającym na koniec kwietnia na powierzchni A i pierwsze dni maja na powierzchniach B i C. Istotne, międzysezonowe różnice dat początku klucia stwierdzono na każdej badanej powierzchni (powierzchnia A: test Kruskala-Wallisa: $H_{5,22384}$=13172,65; P<0,0001, powierzchnia B: $H_{8,86757}$=24449,85; P<0,0001, powierzchnia C: $H_{3,13704}$=6552,55; P<0,0001). Mediany dat klucia na powierzchni A były podobne jedynie w sezonach 2004 i 2007 (test Dunna: P=1,0), a na powierzchni B w sezonach 2004 i 2008 (P=1,0) oraz 2007 i 2009 (P=0,49). Na powierzchni C nie stwierdzono podobieństwa median dat klucia pomiędzy badanymi sezonami.

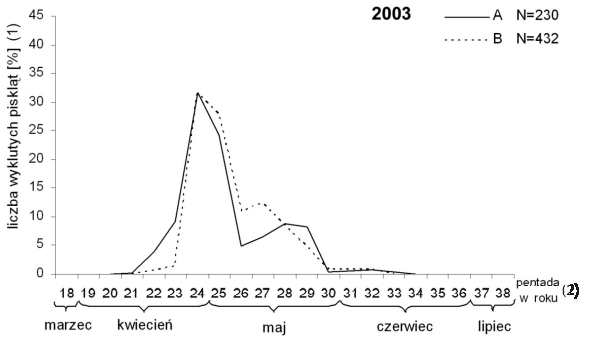
Większość wykresów charakteryzujących przebieg klucia się piskląt na powierzchniach jest prawoskośna, jednak w latach 2003 i 2004 są one dwuszczytowe (rys. 3). W obu latach rozkład ten można wiązać z silnymi sztormami we wczesnym okresie lęgowym (10.04.2003 i 24.03.2004), które zniszczyły część gniazd, co zmusiło ptaki do powtórzenia lęgów.

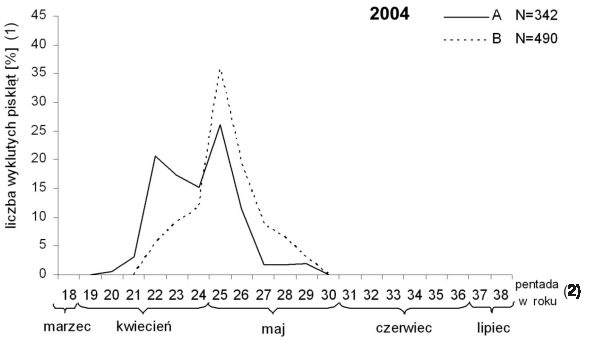
Jako miarę synchronizacji lęgów kormorana w obrębie powierzchni przyjęto liczbę dni, w ciągu których wykluło się 75% wszystkich młodych (od daty początkowej do III kwartyla). Okres ten był zazwyczaj

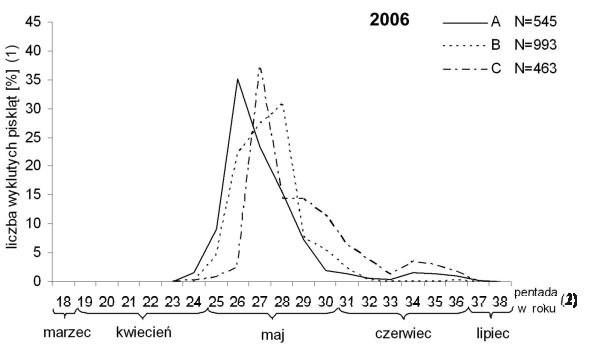


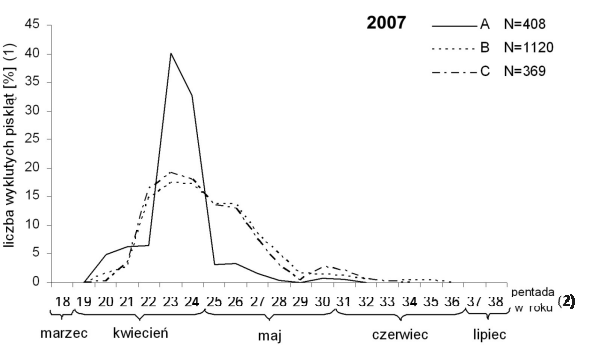
Rys. 2. Międzysezonowe zróżnicowanie fenologii lęgów kormorana na badanych powierzchniach

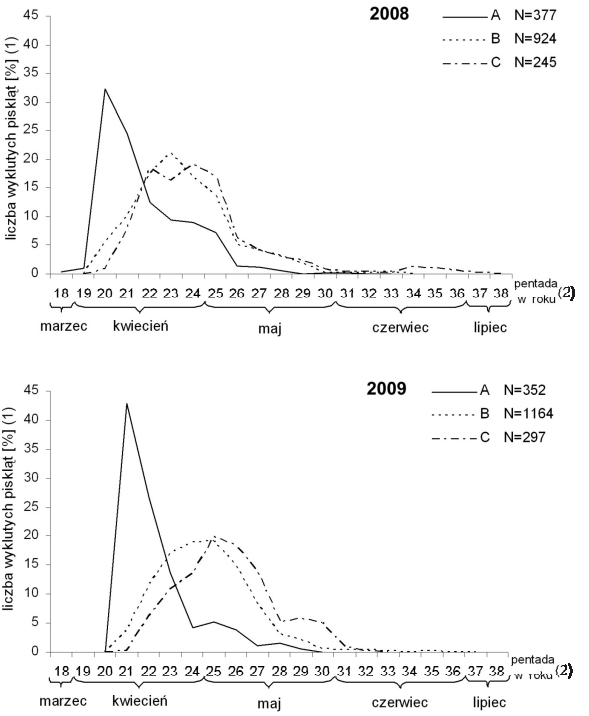
Fig. 2. *Interseasonal differences in hatching phenology of Great Cormorant on the study plots. Squares – median, box – interquartile (25–75%) range, whiskers – range (min–max)*


2003
A N=230
B N=432
liczba wyklutych piskląt [%] (1)
pentada w roku (2)
marzec
kwiecień
maj
czerwiec
lipiec


2004
A N=342
B N=490
liczba wyklutych piskląt [%] (1)
pentada w roku (2)
marzec
kwiecień
maj
czerwiec
lipiec


2006
A N=545
B N=993
C N=463
liczba wyklutych piskląt [%] (1)
pentada w roku (2)
marzec
kwiecień
maj
czerwiec
lipiec


2007
A N=408
B N=1120
C N=369
liczba wyklutych piskląt [%] (1)
pentada w roku (2)
marzec
kwiecień
maj
czerwiec
lipiec



Rys. 3. Przebieg klucia się piskląt kormorana na powierzchniach próbnych w latach 2003–2004 i 2006–2009

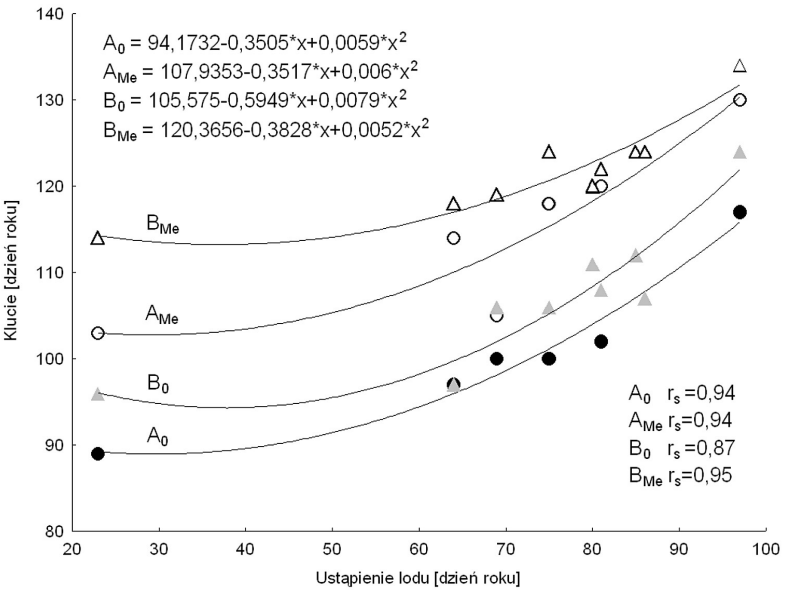
Fig. 3. *Hatching phenology of Great Cormorant on study plots in years 2003–2004 and 2006–2009. The three plots (A, B and C) marked by different lines. (1) – number of hatchlings, (2) – 5-day periods*

najkrótszy, a więc synchronizacja lęgów najsilniejsza, na powierzchni A – 20,8 dni (N=6 sezonów). Na powierzchni B trwało to nieco dłużej – 21,2 dni (N=9), a na powierzchni C – 30 dni (N=4). Różnice między powierzchniami nie były jednak istotne statystycznie (test Kruskala-Wallisa, P=0,586). Wyraźną, odwrotną zależność między okresem wykluwania się 75% piskląt, a datą rozpoczęcia klucia się piskląt w kolejnych sezonach, stwierdzono tylko dla powierzchni B (współczynnik korelacji Pearsona, r=-0,86; P=0,003; N=9). Dla pozostałych powierzchni zależność ta była nieistotna statystycznie.

Terminy przystępowania kormoranów do lęgów i kolejne fazy ich przebiegu były dla poszczególnych sezonów wyraźnie związane z czynnikiem pogodowym – momentem wiosennego topnienia lodów na Zalewie Wiślanym. Stwierdzono silną zależność dat rozpoczynania klucia i mediany tego procesu od daty ustępowania zlodzenia. Miała ona charakter krzywoliniowy (rys. 4)

Dyskusja

Silna korelacja liczby znalezionych pod drzewem skorup z liczbą gniazd na drzewie, świadczy o wyrzucaniu przez kormorany skorup bezpośrednio z gniazd (ptaki nie wynoszą ich na większą odległość). Zbiory skorup pod drzewami gniazdowymi, choć nie dostarczają informacji o bezwzględnej liczbie zniesionych i wyklutych jaj, dobrze odzwierciedlają daty klucia w gniazdach, zatem mogą być traktowane jako wiarygodny wskaźnik fenologii lęgów kormoranów.



Rys. 4. Zależność początku (A_0, B_0) i mediany (A_{Me}, B_{Me}) dat klucia na powierzchniach A i B, od terminu ustąpienia zlodzenia na Zalewie Wiślanym. W prawym dolnym rogu – wartości współczynnika korelacji Spearmana dla wymienionych parametrów fenologicznych ($P<0,05$). Daty przedstawiono jako kolejny numer dnia w roku

Fig. 4. *Relation between onset (A_0, B_0) and median dates (A_{Me}, B_{Me}) of hatching, and dates of ice melting on Vistula Lagoon. In the right lower corner – Spearman rank correlation coefficients for phenological parameters as above (all significant at $P<0,05$). Dates of ice melting (X-axis) and hatching (Y-axis shown as the successive day number in a year)*

Czynniki pogodowe oraz dostępność pokarmu w znaczący sposób determinują terminy rozpoczęcia i przebiegu sezonu lęgowego. W przypadku kolonii w Kątach Rybackich czynnikiem limitującym wczesne przystępowanie do lęgów jest utrzymywanie się zimowego zlodzenia na Zalewie Wiślanym. Występowanie lodu na powierzchni zbiorników wodnych wydaje się być dla obligatoryjnego ichtiofaga, jakim jest kormoran, oczywistym czynnikiem ograniczającym nie tylko lęgi, ale i występowanie. W przypadku kormoranów gniazdujących w kolonii na Mierzei Wiślanej, sprawa nie jest jednak tak oczywista. Kormorany z kolonii w Kątach Rybackich żerują głównie na dwóch dużych akwenach – Zatoce Gdańskiej oraz Zalewie Wiślanym, ale obserwuje się je także na ujściowym odcinku Wisły oraz na kanałach i rzekach Żuław Wiślanych. O ile na Zalewie Wiślanym zlodzenie występuje zimą regularnie, to Zatoka Gdańska nigdy nie zamarza w całości (np. Girjatowicz 1988). Obserwacje lotów na żerowiska (Goc et al. 1997, 2003) wykazały, że we wczesnej fazie sezonu lęgowego ponad 90% lotów żerowiskowych kormorany odbywają w stronę Zalewu Wiślanego. Potwierdzają to badania składu pokarmu, w którym dominują w tym okresie gatunki ryb słodkowodnych, charakterystyczne dla Zalewu (Bzoma et al. 2003). Lód na Zalewie może utrzymywać się przez ponad 120 dni i osiągać grubość ponad 50 cm; tak gruba pokrywa lodowa jest w stanie przetrwać nawet długie okresy odwilży. Tempo ustępowania lodu zależy nie tylko od temperatury powietrza, ale także od zmian poziomu wody i działania wiatru. Jeśli czynników przyspieszających topnienie nie ma, ustępowanie lodu na Zalewie, od pojawienia się pierwszych wolnych od niego powierzchni do całkowitego zaniku, trwa 10–14 dni (Łomniewski 1958). Wykorzystane w pracy dane IMGW pochodzą z posterunku w Krynicy Morskiej i nie reprezentują ani początku ani końca tego procesu, który w po-

szczególnych sezonach może zaczynać się w różnych miejscach Zalewu Wiślanego i mieć różny przebieg. Są to jednak jedyne dostępne, systematycznie zbierane informacje na ten temat i z wystarczającą dla naszych celów dokładnością określają terminy ustąpienia zlodzenia na zbiorniku. Związek terminów rozpoczynania lęgów przez kormorany z kolonii w Kątach Rybackich z datą ustępowania zlodzenia na Zalewie Wiślanym sugerowali Stempniewicz et al. (2000), jednak ich materiał obejmował tylko 2 lata badań. Można uznać, że przedstawione w niniejszej pracy wyniki, oparte na znacznie bogatszym materiale, potwierdzają tę tezę.

Pierwsze kormorany pojawiają się w kolonii często przed ustąpieniem lodu z Zalewu Wiślanego, niekiedy już w połowie lutego, jednak toki i budowę gniazd obserwuje się zwykle dopiero, gdy przynajmniej część akwenu jest wolna od lodu. W niniejszej pracy kryterium określającym fenologię lęgów było wykluwanie się piskląt. Odliczając od tego momentu inne daty cyklu lęgowego można ocenić, że składanie jaj rozpoczyna się około miesiąca przed wykluciem, a opuszczanie gniazd przez młode następuje po 6–8 tygodniach od wyklucia (Cramp & Simmons 1977). Brak jest precyzyjnych danych, jak długo przeciętnie trwa „przedjajowa" faza lęgu, obejmująca budowę gniazda, toki, kojarzenie się par, tworzenie się jaj w jajniku i jajowodzie samicy. Nasze obserwacje poczynione podczas kontroli powierzchni pozwalają ocenić ją na minimum 7–10 dni. Jeśli dodamy ten czas do okresu potrzebnego na składanie i inkubację jaj, uzyskujemy okres trwający ok. 40 dni, czyli mniej więcej tyle, ile wynosi różnica między datą ustąpienia lodu i początkiem klucia piskląt (rys. 4). Różnica ta była większa w przypadku bardzo wczesnego topnienia lodów (np. 24.01.2008), ale łatwo to wyjaśnić przyjmując, że zlodzenie jest czynnikiem ograniczającym (opóźniającym) przystępowanie do lęgów ptaków, które jednak muszą być do tego fizjologicznie gotowe, a tę sezonową gotowość regulują inne czynniki (np. długość dnia, poziom hormonów). Czynniki te, w ogólnym zarysie, tłumaczą także krzywoliniowy charakter zależności, a także zmniejszanie się różnic fenologicznych między powierzchnią A i B; jeśli lokalny czynnik ograniczający przystąpienie do lęgów działa dłużej, to większa liczba ptaków osiąga fizjologiczną i energetyczną gotowość do rozrodu, a po ustąpieniu czynnika lęgi w całej kolonii są bardziej zsynchronizowane. Tłumaczy to także skracanie okresu wykluwania się piskląt w „opóźnionych" sezonach na powierzchni B. Graficznym symptomem tego zjawiska jest zbieganie się krzywych regresji dla median dat klucia na powierzchni A i B (rys. 4). Podobną prawidłowość – większą synchronizację lęgów w całej kolonii w „późnych" sezonach – obserwował Kopciewicz (2004 msc). Również w Wielkiej Brytanii stwierdzono podobną zależność w śródlądowych koloniach kormorana – w latach, gdy ptaki przystępowały do lęgów później, synchronizacja była wyższa i w rezultacie lęgi kończyły się w podobnych terminach. Zjawiska tego nie obserwowano w koloniach położonych na wybrzeżu, gdzie lęgi zawsze odbywały się później niż na śródlądziu (Newson et al. 2005). Silna synchronizacja lęgów w obrębie kolonii może prowadzić do wzrostu konkurencji o zasoby pokarmowe, co z kolei może niekorzystnie wpływać na efekty rozrodu. Jeśli zasoby pokarmowe są czynnikiem limitującym lub stają się okresowo trudniej dostępne z przyczyn losowych (np. pogodowych), może dojść do wzrostu śmiertelności piskląt (Stempniewicz et al. 2000).

W latach 1995–2003 kormorany przystępowały do lęgów w podobnych terminach jak w trakcie naszych badań i pisklęta zazwyczaj zaczynały wykluwać się w pierwszej połowie kwietnia (Bzoma 1997 msc, Olszewska 2001 msc, Kopciewicz 2004 msc). W sezonie 2006 przedłużające się zlodzenie Zalewu Wiślanego spowodowało opóźnienie rozpoczęcia lęgów przez ptaki, w związku z czym początek klucia przypadł dopiero na przełom kwietnia i maja.

Kolejność zajmowania miejsc gniazdowych jest nieprzypadkowa, o czym świadczy jej stałość i silna korelacja terminów rozpoczynania lęgów na powierzchniach A i B. Kopciewicz

(2004 msc), prowadzący badania w okresie ekspansji kolonii w Kątach Rybackich, stwierdził, że we fragmentach lasu nowo zajętych przez kormorany klucie rozpoczynało się później niż w starszych częściach kolonii, różnice te jednak szybko się zacierały. Prezentowane badania wykazują, że mimo upływu od 4 (w 2003) do 12 (2011) lat, różnice w terminach klucia pomiędzy tymi częściami kolonii nadal są wyraźne. W pierwszej kolejności zasiedlana była najstarsza część kolonii (powierzchnia A), zlokalizowana najbliżej Zalewu Wiślanego. Młodsza część kolonii (powierzchnia B) zajmowana była w dalszej kolejności, a gniazda zlokalizowane najbliżej Zatoki Gdańskiej (powierzchni C), zajmowane były najpóźniej. Po 12 latach od zajęcia, nazywanie jakiegoś fragmentu kolonii „nowym" może budzić wątpliwości zwłaszcza, że ze względu na niszczenie drzew przez gniazdujące na nich kormorany, 10–15 lat to maksymalny okres ich trwania (bo nie przeżywalności – umierają wcześniej) w kolonii (Goc et al. 2006). Można rozważać dwa, niewykluczające się, wyjaśnienia tego zjawiska. Po pierwsze, badane rejony różnią się nie tylko wiekiem, ale także innymi cechami, które sprawiają, że obszar reprezentowany przez powierzchnię A jest atrakcyjniejszy. W związku z tym tereny „gorsze" są zasiedlane dopiero wtedy, gdy nie ma już miejsca w atrakcyjniejszych częściach kolonii. Na podstawie dotychczasowych obserwacji można spekulować, że jedną z przyczyn odmiennej jakości różnych części kolonii jest ich odległość od najczęściej wykorzystywanych żerowisk. W latach 1999–2000 wykazano, że kormorany gnieżdżące się w zachodnich – wówczas rzeczywiście nowych – częściach kolonii, istotnie częściej korzystały z żerowisk na Zatoce Gdańskiej niż pary ze starej, wschodniej części kolonii (Bzoma et al. 2003, Bzoma 2004 msc). Utrzymywanie się tej różnicy w latach 2005–2006 potwierdził Ramutkowski (2007 msc), można zatem sądzić, że jest to tendencja trwała. Odległość między powierzchniami A i B wynosi około 2 km, o tyle też dłuższą drogę mają do brzegu Zalewu Wiślanego kormorany gniazdujące na zachodnim skraju kolonii. Trudno ocenić, czy jest to różnica istotna dla ptaków, których zasięg lotów żerowiskowych w sezonie lęgowym oceniany jest na 30 km (Platteeuw & Van Eerden 1995), a prędkość lotu na ok. 60 km/h (Custer & Bunck 1992). Daje to ok. 4 minut straty na jednym locie na żerowisko. Względne znaczenie tej różnicy w budżecie czasowym i energetycznym jest większe na początku sezonu lęgowego (a więc w momencie wyboru miejsca gniazdowania), kiedy Zalew jest głównym żerowiskiem ptaków z kolonii (to sezonowe zróżnicowanie jest niezależne od położenia powierzchni w obrębie kolonii). Względna rola odległości między miejscem gniazdowania i żerowania staje się też większa, jeśli przyjmiemy, że przeciętne loty żerowiskowe nie mają maksymalnego zasięgu, lecz ptaki dążą do zaspokojenia potrzeb możliwie jak najbliżej (np. Custer & Bunck 1992). Prawdopodobnie różnic między powierzchniami A i B, istotnych dla kormoranów może być więcej. O ile odległość od głównych żerowisk różni wyraźnie położoną na południowo-wschodnim skraju kolonii powierzchnię A i leżącą blisko jej zachodniego krańca powierzchnię B, to czynnik ten nie tłumaczy w żaden sposób fenologicznego opóźnienia lęgów na powierzchni C. Zarówno pod względem położenia, jak i udziału pokarmu pochodzącego z Zalewu Wiślanego i Zatoki Gdańskiej jest ona pośrednia między powierzchniami A i B (Bzoma 2003). Wyróżnia ją jedynie sąsiedztwo gniazd czapli oraz wiek i struktura drzewostanu.

Drugie wyjaśnienie ma socjobehawioralny charakter. Kormorany wykazują przywiązanie do kolonii urodzenia (filopatrię) i do miejsca poprzedniego gniazdowania. Te preferencje nie mają absolutnego charakteru – pierwsze lęgi młode ptaki odbywają przeciętnie bliżej miejsca urodzenia niż następne (Schjørring 2001). Wśród doświadczonych pod względem rozrodczym osobników, samce wykazują silniejsze przywiązanie do miejsca niż samice, a powrót na miejsce wykorzystywane w poprzednim sezonie jest bardziej prawdopodobny, jeśli lęg zakończył się sukcesem (Schjørring et al. 2000). Dodatkowym kryterium wpływa-

jącym na to przywiązanie, jest sukces lęgowy sąsiadów z okolicznych gniazd. Młode, nielęgowe jeszcze ptaki, dokonują oceny atrakcyjności poszczególnych kolonii i ich części, odwiedzając je w sezonie lęgowym, w okresie kiedy w gniazdach są pisklęta, i w ten sposób oceniają sukces rozrodczy. Te oceny wpływają na ich decyzje dotyczące miejsca pierwszego gniazdowania (Schjørring et al. 1999). Jeśli w jakimś miejscu lub sezonie efektywność lęgów była wysoka, prawdopodobieństwo osiedlenia się w nim nowych osobników w następnym roku jest wyższe. Także decyzja młodych, niedoświadczonych osobników, czy przystąpić do lęgów już w najbliższym sezonie, może zależeć od wyników oceny sukcesu lęgowego potencjalnych sąsiadów (Frederiksen & Bregnballe 2001). Sukces lęgowy kormoranów zależy między innymi od ich doświadczenia i rośnie stosunkowo długo, przez 4–5 lat odbywania lęgów (Bregnballe 2006). Kolonie lub ich części, w których gnieździ się dużo doświadczonych ptaków, z kilkuletnim co najmniej stażem reprodukcyjnym, będą przeciętnie bardziej produktywne, a przez to atrakcyjniejsze zarówno dla ptaków przystępujących po raz pierwszy do reprodukcji, jak i dla ptaków, których poprzednie legi zakończyły się niepowodzeniem. Szanse na osiedlenie się w najlepszym miejscu mają te osobniki, które przylatują najwcześniej. Jeśli najwcześniej przylatują ptaki najbardziej doświadczone, w najlepszej kondycji, to już z tego powodu ich szansa na sukces lęgowy jest większa (np. McNeal & Leger 1987, Butler 1993, Chastel 1995, Bregnballe & Gregersen 2003). Ten mechanizm selekcji osobników zasiedlających poszczególne rejony kolonii ma charakter dodatniego sprzężenia zwrotnego – sprzyja wzrostowi i utrwalaniu się zróżnicowania atrakcyjności i produktywności w jej obrębie. Ta socjobehawioralna koncepcja pozwala na wyjaśnienie wszystkich różnic w fenologii lęgów, jednak trudno udowodnić decydujące znaczenie tego mechanizmu w konkretnym przypadku.

Opisany mechanizm wpływający na fenologię lęgów w różnych częściach kolonii można zastosować do wyjaśnienia, dlaczego ujemna korelacja między terminem początku okresu klucia i długością jego trwania została stwierdzona tylko na powierzchni B. Powierzchnia A jest dla kormoranów najatrakcyjniejsza i jest zajmowana w pierwszej kolejności, dlatego liczba gniazdujących par najwcześniej osiąga tu poziom wyznaczany przez dostępność miejsc gniazdowych. Lęgi na tej powierzchni są więc bardziej niż na innych zsynchronizowane. Powierzchnia C jest zajmowana przez ptaki w ostatniej kolejności i właśnie ten fakt sprawia, że jest mniej podatna na działanie zewnętrznych czynników opóźniających początek lęgu. Na powierzchni B gniazdują ptaki, które przyleciały do kolonii wcześnie i wybrały to miejsce kierując się filopatrią, lub nie zdołały założyć gniazd w bardziej atrakcyjnych rejonach. Liczba miejsc gniazdowych jest słabiej limitowana, więc dołączają do nich także te osobniki, które przyleciały później. Jeśli sezon jest opóźniony wszystkie one pojawiają się w stosunkowo krótkim czasie. Można przypuszczać, że taka odwrotna korelacja między datą początku sezonu lęgowego a stopniem synchronizacji lęgów występuje w skali całej kolonii, jednak wyniki z powierzchni próbnych nie pozwalają na ekstrapolację, ponieważ nie można ustalić, jaką proporcję całej kolonii reprezentują.

Zastosowana metoda analizy fenologii lęgów w oparciu o zbiory skorup pod gniazdami pozwala na zgromadzenie dużego, reprezentatywnego materiału przy minimalnej ingerencji. Reakcja kormoranów na naszą obecność i pracę w kolonii była prawie niezauważalna (czaple były wyraźnie bardziej płochliwe). Wykorzystanie znajdowanych skorup nie ogranicza się do badań fenologii. Można oceniać względną efektywność lęgów (udział skorup, z których wykluły się pisklęta), a w przypadku znacznej części skorup pokluciowych możliwy jest pomiar średnicy jaja. Można także mierzyć grubość skorup, parametr skorelowany z zanieczyszczeniem środowiska DDT i polichlorowanymi bifenylami (PCB) (np. Dirksen et al. 1995). Z *allantochorion*, którego pozostałości znajdują się w skorupkach pokluciowych, mo-

żna pobrać materiał genetyczny pisklęcia, który może służyć np. do oznaczenia jego płci, badań pokrewieństwa itp.

Prowadzenie badań w rezerwacie „Kąty Rybackie" możliwe było na podstawie zezwolenia Wojewódzkiego Konserwatora Przyrody (do roku 2008) i Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Gdańsku (od roku 2009). W latach 2007–2009 badania były finansowane z grantu MNiSW N304 108 31/3788.

Literatura

Aebischer N.J., Wanless S. 2009. Relationships between colony size, adult non-breeding and environmental conditions for Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. Bird Study 39: 43–52.

Andrews D.J., Day K.R. 1999. Reproductive success in the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo carbo* in relation to colony nest position and timing of nesting. Atlantic Seabirds 1: 107–119.

Anonymys 1997. Annex. W: Gromadzki M., Gromadzka J. (eds). Cormorants in Europe. Proceedings of the Third International Conference on Cormorants in Europe, Gdańsk, Poland 13–17 April 1993: ss. 318–319.

Boekelheidea R.J., Ainley D.G. 1989. Age, resource availability, and breeding effort in Brandt's Cormorant. Auk 106: 389–401.

Boudewijn T.J., Dirksen S. 1995. Impact of contaminants on the breeding success of the Cormorant *Phalacrocorax carbo sinesis* in the Netherlands. Ardea 83: 325–338.

Bregnballe T. 2006. Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. J. Avian Biol. 37: 149–157.

Bregnballe T., Frederiksen M., Gregersen J. 1997. Seasonal distribution and timing of migration of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* breeding in Denmark. Bird Study 44: 257–276.

Bregnballe T., Frederiksen M., Gregersen J. 2006. Effects of distance to wintering area on arrival date and breeding performance in Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*. Ardea 94: 619–630.

Bregnballe T. Gregersen J. 2003. Breeding success of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinesis* in the Vorsø colony: variation among sections. Vogelwelt 124, Suppl: 115–122.

Busse P. 2000. Bird station manual. SE European Bird Migration Network. Wyd. Uniwersytetu Gdańskiego.

Butler R.W. 1993. Time of breeding in relation to food availability of female Great Blue Herons *Ardea herodias*. Auk 110: 693–701.

Bzoma S. 1997 msc. Ocena sukcesu lęgowego kormorana *Phalacrocorax carbo sinensis* w Kątach Rybackich w latach 1995–1996. Praca magisterska, Uniwersytet Gdański.

Bzoma S.2004 msc. Kormoran *Phalacrocorax carbo* (L.) w strukturze troficznej ekosystemu Zatoki Gdańskiej. Rozprawa doktorska, Uniwersytet Gdański.

Bzoma S., Goc M., Brylski T., Stempniewicz L., Iliszko L. 2003. Seasonal changes and intra-colony differentiation at two grounds by Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinesis* breeding at Kąty Rybackie (N Poland). Vogelwelt 124, Suppl.: 175–181.

Bzoma S., Meissner W. 2005. Some results of long-term counts of waterbirds wintering in the western part of Gulf of Gdańsk (Poland), with special emphasis on increase in the number of cormorants (*Phalacrocorax carbo*). Acta Zool. Lithuanica 15: 105–108.

Chastel O., Weimerskirch H., Jouventin P. 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. Auk 112: 964–972.

Cramp S., Simmons K.E.L. (eds). 1977. The Birds of the Western Palaearctic. 1. Oxford University Press.

Custer T.W., Bunck C. 1992. Feeding flights of breeding Double-crested Cormorants at two Wisconsin colonies. J. Field Ornithol. 63: 203–211.

Dirksen S., Boudewijn T.J., Slager L.K., Mes R.G. 1995. Reduced breeding success of Cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in relation to persistent organochlorine pollution of aquatic habitats in the Netherlannds. Environ. Pollut. 88: 119–132.

Frederiksen M., Bregnballe T. 2001. Conspecific reproductive success affects age of recruitment in a Great Cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis* colony. Proc. Roy. Soc. Lond. B 268: 1519–1526.
Girjatowicz J.P. 1988. Lodowe warunki Zatoki Gdańskiej. Przegl. Geogr. 1–2: 93–112.
Goc M. 2006. Kormoran w Europie i Polsce: stan populacji, status prawny, regulacja liczebności. W: Wołos A., Niedoszytko B. (red.). Jeziora Raduńskie. Antropogeniczne przemiany i kierunki ochrony, ss. 73–85. Wydawnictwo IRS, Olsztyn.
Goc M., Iliszko L., Brylski T., Chełkowska N., Filcek J. 2003. Daily, seasonal and interseasonal variation in the timing of foraging flights at the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinesis* breeding colony at Kąty Rybackie (N Poland). Vogelwelt 124, Suppl.: 197–203.
Goc M., Iliszko L., Stempniewicz L. 2005. The largest European colony of the Great Cormorant on the Vistula Spit (N Poland) – an impact on the forest ecosytem. Ecol. Questions 6: 111–122.
Harris M.P., Buckland S.T., Russell S.M., Wanless S. 1994. Post fledging survival to breeding age of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to year, date of fledging and brood size. J. Avian Biol. 25: 268–274.
Herrmann C., Bregnballe T., Larsson K., Ojaste I., Rattiste K. 2011. Population Development of Baltic Bird Species: Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) (http://www.helcom.fi/BSAP_assessment/ifs/ifs2010/en_GB/Cormorant/).
Jakubas D. 2011. The influence of climate conditions on breeding phenology of the Grey Heron *Ardea cinerea* L in Northern Poland. Pol. J. Ecol. 59: 179–192.
Kopciewicz P. 2004 msc. Ekologia rozrodu kormorana czarnego *Phalacrocorax carbo sinensis* w kolonii lęgowej w Kątach Rybackich. Rozprawa doktorska, Uniwersytet Gdański.
Kowalska M. 2005 msc. Zróżnicowanie przestrzenne i czasowe sukcesu rozrodczego kormorana czarnego *Phalacrocorax carbo sinensis* w mieszanej części kolonii w Kątach Rybackich. Praca magisterska, Uniwersytet Gdański.
Krag J.S.M. 2003. Variation in nest survival within a Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinesis* colony. Vogelwelt 124, Suppl.: 131–137.
Łomniewski K. 1958. Zalew Wiślany. Prace Geograficzne. 15. Instytut Geografii PAN.
McNeil R., Leger C. 1987. Nest-site quality and reproductive success of early- and late-nesting Double-crested Cormorants. Wilson Bull. 99: 262–267.
Møller A.P., Fiedler W., Berthold P. (eds). 2010. Effect of climate change on birds. Oxford University Press.
Newson S.E., Hughes B., Hearn R., Bregnballe T. 2005. Breeding performance and timing of breeding of inland and coastal breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* in England and Wales. Bird Study 52: 10–17.
Olszewska A. 2001 msc. Ocena podstawowych parametrów rozrodu kormorana czarnego *Phalacrocorax carbo sinensis* w kolonii lęgowej w Kątach Rybackich w latach 1999–2000. Praca magisterska, Uniwersytet Gdański.
Platteeuw M., van Eerden M.R. 1995. Time and energy constraints of fishing behaviour in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake IJsselmeer, The Netherlands. Ardea 83: 223–234.
Przybysz J. 1997. Kormoran. Lubuski Klub Przyrodników, Świebodzin.
Ramutkowski M. 2007 msc. Pokarm kormoranów *Phalacrocorax carbo sinensis* (L.) w kolonii w Kątach Rybackich na Mierzei Wiślanej w latach 2005 i 2006. Praca magisterska, Uniwersytet Gdański.
Schjørring S. 2001. Ecologically determined natal philopatry within a colony of great cormorants. Behav. Ecol. 12: 287–294.
Schjørring S., Gregersen J., Bregnballe T. 1999. Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. Anim. Behav. 57: 647–654.
Schjørring S., Gregersen J., Bregnballe T. 2000. Sex difference in criteria determining fidelity towards breeding sites in the Great Cormorant. J. Anim. Ecol. 69: 214–223.
Shi J., Li D., Xiao W. 2006. A review of impact of climate changes on birds: Implications of long-term studies. Zool. Res. 27: 637–646.
Stempniewicz L., Goc M., Nitecki C. 1998. O potrzebie badań ekologicznych nad kormoranem *Phalacrocorax carbo* w Polsce. Not. Orn. 39: 33–45.

Stempniewicz L., Goc M., Bzoma S., Nitecki C., Iliszko L. 2000. Can timing and synchronisation of breeding affect chick mortality in the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*? Acta Ornithol. 35: 33–39.
Tomiałojć L., Stawarczyk T. 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność i zmiany. PTPP „pro Natura", Wrocław.
Trolliet B. 1999. Répartition et effectifs du grand cormoran (*Phalacrocorax carbo*) en Europe. Gibier Faune Sauvage 16: 177–233.

Anna Buczma, Michał Goc, Wojciech Kosmalski
Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców UG
Legionów 9, 80-441 Gdańsk
anna.buczma@gmail.com
biogoc@uniw.gda.pl
biowojt@gmail.com