

Konrad Leniowski

AUTOREFERAT

Inwestycje i zachowania rodzicielskie kapturki *Sylvia atricapilla*

Zakład Zoologii

Wydział Biotechnologii

Uniwersytet Rzeszowski

2019

1. Imię i nazwisko: Konrad Leniowski**2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe – z podaniem nazwy, miejsca i roku ich uzyskania oraz tytuł rozprawy doktorskiej:**

stopień magistra nauk biologicznych - Uniwersytet Rzeszowski, Wydział Biologiczno-Rolniczy, specjalność: biologia środowiskowa, 2006;

stopień doktora nauk biologicznych - Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu, Wydział Biologii, w zakresie ekologii-zoologii, dn. 27.01.2012 roku, na podstawie rozprawy pt. „Terytoria osobnicze, ornamenty barwne i głos jako płaszczyzny sygnalizacji jakości dzięcioła średniego *Dendrocopos medius*”.

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych:

- od 04.2011 do 04.2012: asystent, Katedra Zoologii, Wydział Biologiczno-Rolniczy, Uniwersytet Rzeszowski,
- od 04.2012 do 06.2017: adiunkt, Zakład Zoologii, Wydział Biologiczno-Rolniczy, Uniwersytet Rzeszowski,
- od 06.2017 do 10.2018: adiunkt, Laboratorium Bioakustyki i Spektrofotometrii, Wydział Biotechnologii, Uniwersytet Rzeszowski, (kierownik laboratorium),
- od 10.2018 do chwili obecnej adiunkt, Zakład Zoologii, Katedra Biologii, Wydział Biotechnologii, Uniwersytet Rzeszowski

4. Wskazanie osiągnięcia:

wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm.):

Dla publikacji przyjęto IF danego czasopisma z roku opublikowania (oznaczenie: IF_[data]) lub z roku poprzedzającego jeśli wskaźnik nie został jeszcze wyliczony (prace z 2018 roku, oznaczenie: IF_{2017/2018}). Punktacja czasopism pochodzi z wykazu ujednoliconego czasopism MNiSW z dn. 26.01.2017r., oznaczenie: pkt MNiSW₂₀₁₇.

4.1 Tytuł osiągnięcia naukowego:

Inwestycje i zachowania rodzicielskie kapturki *Sylvia atricapilla*

Na osiągnięcie składa się cykl pięciu artykułów naukowych, których sumaryczny **IF** wynosi: **10,541**, a suma punktów **MNiSW 150**. Oświadczenia współautorów o udziale w przygotowaniu przedstawionych prac zostały zamieszczone w załączniku nr 8.

4.2 Publikacje wchodzące w zakres osiągnięcia naukowego (autor/ autorzy, tytuł publikacji, rok wydania, nazwa wydawnictwa)

- 1. Leniowski K., Węgrzyn E.** 2014. Do blackcaps win host-ectoparasite arms race by building lacy nests and shortening nestling period? **Ethology, Ecology & Evolution**, 26: 49 – 57.

IF₂₀₁₄: 1,103, pkt MNiSW₂₀₁₇: 25

Mój wkład w powstanie tej pracy to zaprojektowanie badań i postawienie hipotez badawczych, współudział w zbieraniu materiału podczas prac terenowych, opracowanie wyników, analizy statystyczne oraz współudział w napisaniu manuskryptu. Mój wkład w powstanie artykułu oceniam na 90%.

- 2. Leniowski K., Węgrzyn E., Wojton A.** 2013. Do birds understand what's going on in their nests? The experimental test of insight in small passerines. **Ethology Ecology and Evolution**, 25(1): 70-81.

IF₂₀₁₃: 1,150 pkt MNiSW₂₀₁₇: 25

Mój wkład w powstanie tej pracy to wypracowanie koncepcji pracy, zaprojektowanie części eksperymentalnej badań i postawienie do niej hipotez, współudział w zbieraniu materiału, opracowanie wyników, analizy statystyczne i prace edytorskie nad manuskryptem. Mój wkład w powstanie artykułu oceniam na 80%.

- 3. Leniowski K., Węgrzyn E.** 2018. The ecological consequences of solitary breeding in a species with bi-parental care. **Ornis Fennica** 95: 128-136.

IF_{2017/2018}: 1,390 pkt MNiSW₂₀₁₇: 25

Mój wkład w powstanie tej pracy to zaprojektowanie badań i postawienie hipotez badawczych, współudział w zbieraniu materiału podczas prac terenowych, opracowanie wyników, analizy statystyczne oraz współudział w napisaniu manuskryptu. Mój wkład w powstanie artykułu oceniam na 90%.

4. **Leniowski K., Węgrzyn E.** 2018. Equal division of parental care enhances nestling development. **PlosONE** 13(11): e0207757.

IF_{2017/2018}: 2,766 pkt MNiSW₂₀₁₇: 35

Mój wkład w powstanie tej pracy to współudział w stworzeniu pomysłu badawczego, zaprojektowanie badań i postawienie hipotez badawczych, metodologia projektu, współudział w zbieraniu materiału, opracowanie wyników, analizy statystyczne oraz napisanie artykułu. Mój wkład w powstanie artykułu oceniam na 80%.

5. **Leniowski K., Węgrzyn E.** 2018. Synchronisation of parental behaviours reduces the risk of nest predation in a socially monogamous passerine bird. **Scientific Reports** vol 8: 7385.

IF_{2017/2018}: 4,122 pkt. MNiSW₂₀₁₇: 40

Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na zaprojektowaniu badań, współudziale w tworzeniu koncepcji prac terenowych i zbieraniu materiału podczas prac terenowych, opracowaniu wyników i ich interpretacji, analizie statystycznej oraz współudziale w napisaniu manuskryptu. Mój wkład w powstanie artykułu oceniam na 80%.

4.3 Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania

Przedstawione prace, które wchodzą w skład mojego osiągnięcia habilitacyjnego dotyczą ekologii behawioralnej ptaków, a w szczególności inwestycji i zachowań rodzicielskich. Pomimo tego, że strategie rozrodcze ptaków doczekały się licznych opracowań, wiele zagadnień dotyczących sukcesu lęgowego wymaga dalszych badań. Wyjątkowe rozprzestrzenienie ptaków sprawia, że wraz z miejscem odbywania lęgów zmieniają się warunki pogodowe, presja drapieżnicza, skład ektopasożytów oraz dostępność pokarmu. Konsekwencją tego jest szeroki wachlarz zachowań rodzicielskich^[1-4], mających na celu maksymalizację sukcesu lęgowego w danych warunkach.

Strategie rodzicielskie mogą wpływać na sukces lęgowy niezależnie od poniesionych nakładów. Na przykład, samice, które inwestują tyle samo w zniesienie składając taką samą liczbę jaj, mogą różnić się momentem przystąpienia do inkubacji. Jeśli nastąpi to po zakończonym zniesieniu, konsekwencją będzie lęg synchroniczny, w którym wszystkie pisklęta wyklują się

równocześnie. Natomiast rozpoczęcie inkubacji w trakcie zniesienia prowadzi do lęgów asynchronicznych, gdzie ostatnie pisklęta wykluwają się z opóźnieniem^[5], co z kolei skutkuje wyraźną hierarchią rozmiaru pomiędzy rodzeństwem^[6-7]. Ponieważ kondycja i przeżywalność piskląt często zależy od typu lęgu^[8], decyzja samicy odnośnie momentu rozpoczęcia inkubacji może mieć równie istotny wpływ na wynik lęgów, jak poniesione przez nią nakłady na wytworzenie określonej liczby jaj. Podobna sytuacja ma miejsce w okresie pisklęcym - niezależnie od ilości pokarmu dostarczanego przez parę do gniazda, na rozwój piskląt może mieć również wpływ podziału pracy pomiędzy rodzicami. Mimo, że większość gatunków ptaków cechuje socjalna monogamia^[9], nie oznacza to, że obowiązki rodzicielskie są równo dzielone przez partnerów. Sukces lęgowy jest wspólną korzyścią pary, natomiast koszty każdy z osobników ponosi osobno, co może prowadzić do konfliktu płci, który przejawia się zwykle obniżeniem lub wstrzymaniem inwestycji własnych na rzecz partnera^[10]. W powyższej sytuacji możliwe są różne scenariusze: (i) drugi rodzic może próbować kompensować obniżone nakłady pierwszego poprzez zwiększenie własnego wysiłku, (ii) opieka ze strony drugiego rodzica może pozostać na niezmiennym poziomie, (iii) drugi rodzic może zmniejszyć własne inwestycje^[11]. Konflikt płci może obniżać sukces lęgowy, jeśli prowadzi do zmniejszenia łącznych inwestycji obojga rodziców, tj. w sytuacji kiedy obniżone nakłady jednego z członków pary nie są w pełni kompensowane przez jego partnera. Niemniej jednak, w niektórych przypadkach obserwowano, że samotny rodzic może dostarczyć potomstwu więcej pokarmu niż ma to miejsce w gniazdach, którymi opiekuje się para^[10].

Jak wynika z powyższych przykładów, kondycja całego lęgu, jak też poszczególnych piskląt, jest wynikiem zarówno inwestycji rodzicielskich na poszczególnych etapach lęgu, jak też obranych strategii rodzicielskich. Dlatego też celem moich badań było poznanie zachowań rodzicielskich zwiększających sukces lęgowy, jak również nakładów obojga rodziców na wyprowadzenie lęgu. Obiektem moich badań była kapturka *Sylvia atricapilla*, gatunek ponoszący duże straty w lęgach ze względu na wysoki poziom drapieżnictwa gniazdowego.

U ptaków inwestycje rodzicielskie rozpoczynają się w trakcie budowy gniazda, którego konstrukcja może znacznie różnić się u poszczególnych gatunków^[12]. Mimo, że podstawową funkcją gniazda jest zapewnienie lęgowi optymalnych warunków do rozwoju^[13-15], stanowi ono także miejsce bytowania licznych ektopasożytów rozwijających się kosztem piskląt^[16]. Ponieważ kondycja piskląt często ma wpływ na ich przeżywalność^[17,18] można spodziewać się różnych strategii redukujących szkodliwy wpływ pasożytów gniazdowych. Spośród dotychczas opisanych

rodzicielskich zachowań antypasożytniczych wymienić należy usuwanie pasożytów z gniazda^[19], umieszczanie w gnieździe repelentów zarówno w postaci ziół^[20,21] jak też niedopałków papierosów^[22], wybór miejsca na budowę gniazda na terenie mniej narażonym na obecność pasożytów^[23,24], strukturę gniazda^[25] oraz wzmożone karmienia piskląt w gniazdach obfitujących w pasożyty^[26]. Spośród licznych taksonów ektopasożytów bytujących w ptasich gniazdach, krwiopijne larwy z rodzaju *Protocalliphora* (plujkowate) należą do najbardziej szkodliwych^[27]. Jednocześnie ich wpływ na kondycję piskląt był badany na niewielu gatunkach prowadzących lęgi w gniazdach otwartych, podobnie jak niewiele wiadomo na temat strategii rodzicielskich zmniejszających poziom infestacji. Jednym ze sposobów na zmniejszenie liczby pasożytów może być taka struktura gniazda, która ułatwia jego sanitację. Podczas prowadzonych przeze mnie badań zwróciłem uwagę, że kapturki budują gniazda o ażurowej i przeziernej konstrukcji, która być może ułatwia rodzicom znalezienie i usunięcie larw. W moich badaniach testowałem hipotezę, że w tego typu gniazdach zarówno poziom infestacji, jak też wpływ obecności larw *Protocalliphora* na kondycję piskląt powinien być niewielki (1. Leniowski & Węgrzyn 2014, *Ethology, Ecology & Evolution*, 26: 49 – 57).

W czasie opieki nad pisklętami rodzice muszą również chronić swoje potomstwo przed drapieżnictwem^[28]. Niezmiernie interesującym pytaniem jest w jaki sposób ptaki reagują na nowe zagrożenia, np. pojawienie się nowego typu drapieżnika. Czy ptaki potrafią rozpoznać nowe zagrożenie obserwując skutki działalności nowego drapieżnika w gnieździe? I czy potrafią mu przeciwdziałać, biorąc pod uwagę, że drapieżnik ma niewielkie rozmiary i nie stanowi zagrożenia dla rodziców, a jedynie dla piskląt? W moich badaniach analizowałem reakcję rodziców kapturki na nowy rodzaj drapieżnika atakującego pisklęta, tj. ślinika luzytańskiego *Arion lusitanicus*, który jest inwazyjnym gatunkiem ślimaka. Szczególnie interesowało mnie czy rodzice obserwując ślimaka żerującego na pisklętach w gnieździe są w stanie rozpoznać nowy rodzaj zagrożenia i przeciwdziałać mu poprzez usunięcie ślimaka.

Ponadto, chciałem dowiedzieć się czy rodzice są w stanie rozpoznać, że pisklęta są martwe obserwując ich obrażenia oraz czy rozpoznanie stanu piskląt idzie w parze ze świadomością utraty lęgu (2. Leniowski & Węgrzyn 2013, *Ethology, Ecology & Evolution*, 25(1): 70-81).

Ze względu na ryzyko drapieżnictwa, czas jaki pisklęta spędzają w gnieździe należy do najbardziej niebezpiecznych okresów w ich życiu^[29]. Z tego powodu gatunki pod silną presją drapieżniczą często charakteryzują się szybkim tempem rozwoju piskląt, co skraca ich czas

ekspozycji na niebezpieczeństwo^[30], jednak okupione jest wysokimi nakładami rodzicielskimi na inkubację jaj oraz intensywne dogrzewanie i karmienie piskląt^[31]. Tak wysokie inwestycje mogą być co najmniej trudne, lub na granicy możliwości poniesienia przez samotnego rodzica, co może tłumaczyć ewolucję obu-rodzicielskiej opieki u gatunków o szybkim tempie wzrostu piskląt. Przykładem takiego gatunku jest kapturka, u której obydwójce rodzice są zaangażowani w opiekę nad lęgiem^[32], a pisklęta są zdolne opuścić gniazdo zaledwie dziewięć dni od wyklucia^[33]. Ciekawym pytaniem jest czy, i do jakiego stopnia, samotny rodzic gatunku o typowo obu-rodzicielskiej opiece nad pisklętami jest w stanie skompensować brak nakładów ze strony partnera. W moich badaniach analizowałem poziom inwestycji rodziców kapturki samotnie wychowujących swoje lęgi, jak również tempo wzrostu ich potomstwa w porównaniu do piskląt wychowywanych przez obydwójce rodziców (**3.** Leniowski i Węgrzyn 2018, *Ornis Fennica* 95: 128-136).

Kolejnym istotnym czynnikiem, który może determinować rozwój piskląt jest podział obowiązków pomiędzy rodzicami oraz współpraca w opiece nad lęgiem^[34]. Jak wcześniej wspomniałem monogamia niekoniecznie oznacza równy podział obowiązków rodzicielskich. Ponadto, niezależnie od udziału każdego z rodziców w opiece nad pisklętami partnerzy mogą ze sobą współpracować koordynując swoje zachowania lub każdy z nich może wykonywać swoje obowiązki niezależnie od drugiego. Pomimo tego, że relacje pomiędzy członkami pary są kształtowane zarówno poprzez konflikt interesów, jak też współpracę partnerów niezbędną do wychowania lęgu, większość badań koncentruje się na testowaniu hipotezy konfliktu płciowego oraz na odmiennych strategiach reprodukcyjnych samców i samic^[35,36]. Natomiast zagadnienia związane z współpracą rodziców podczas opieki nad potomstwem były dotychczas podejmowane znacznie rzadziej. Ponieważ opieka rodzicielska jest kosztowna^[37], konflikt pomiędzy partnerami odnośnie podziału ról podczas reprodukcji wydaje się nieunikniony dopóki obydwójce członkowie pary nie odnoszą korzyści z równego podziału opieki nad potomstwem. Taką korzyścią może być szybszy wzrost piskląt przy zaangażowaniu obydwójga rodziców, dzięki czemu skraca się czas ekspozycji lęgu na drapieżniki gniazdowe i wzrasta prawdopodobieństwo sukcesu rozrodczego. W prowadzonych przeze mnie badaniach analizowałem udział samca i samicy w opiece nad lęgiem. Interesowało mnie również czy sposób podziału obowiązków rodzicielskich (równy vs. nierówny) ma wpływ na tempo rozwoju piskląt i prawdopodobieństwo sukcesu lęgowego (**4.** Leniowski i Węgrzyn 2018, *Plos ONE* 13(11): e0207757).

Mechanizmem stabilizującym równomierny podział obowiązków pomiędzy rodzicami w zakresie karmień może być synchronizacja i naprzemiennosc wizyt z pokarmem^[38]. Synchronizacja zachowań rodzicielskich umożliwia każdemu z członków pary monitoring i kontrolę inwestycji partnera. Dzięki temu, jeden z rodziców może wstrzymać karmienie dopóki drugi nie wywiąże się ze swoich obowiązków, co prowadzi do naprzemiennych karmień i równego podziału pracy pomiędzy partnerami. Dodatkowo, synchronizacja rodziców podczas przelotów z pokarmem zmniejsza aktywność przy gnieździe, co może mieć duże znaczenie w ochronie lęgu przed drapieżnictwem^[39]. Każdy przylot z pokarmem niesie ze sobą ryzyko ujawnienia lokalizacji gniazda przed drapieżnikiem^[40], zatem rodzice latający synchronicznie dostarczają do gniazda taką samą ilość pokarmu zmniejszając o połowę ryzyko ograbienia gniazda. Najnowsze badania dowodzą, że kompatybilność behawioralna oraz synchronizacja partnerów stanowią istotne aspekty opieki rodzicielskiej, które mają wpływ na sukces lęgowy niezależnie od jakości genetycznej rodziców^[34, 41]. Ponieważ korzyści jakie każdy z rodziców odnosi z poniesionych nakładów mogą być większe jeśli partnerzy synchronizują swoje działania, można się spodziewać utrwalenia takich zachowań wskutek doboru naturalnego oraz ich szerokiego rozpowszechnienia wśród gatunków o obu-rodzicielskiej opiece nad potomstwem. W moich badaniach analizowałem czy, i do jakiego stopnia, kapturki synchronizują karmienia piskląt, jaki ma to wpływ na aktywność przy gnieździe oraz czy synchronizacja karmień zwiększa prawdopodobieństwo przetrwania gniazda. Badałem również naprzemiennosc rodzicielskich wizyt z pokarmem i zależność pomiędzy synchronizacją i naprzemiennością karmień (5. Leniowski i Węgrzyn 2018, Scientific Reports 8:7385).

Wyniki przeprowadzonych przeze mnie badań dowiodły, że:

1. Kapturki budują gniazda, które sprzyjają ograniczeniu liczby ektopasożytów. Pomimo obecności larw *Protocalliphora* w zdecydowanej większości gniazd kapturek, poziom infestacji był bardzo niski w porównaniu z innymi gatunkami i nie wpływał na kondycję piskląt. Ażurowa i przeziarna konstrukcja gniazda kapturki prawdopodobnie zwiększa zarówno możliwość usunięcia larw przez rodziców podczas regularnej inspekcji gniazda, jak też prawdopodobieństwo, że larwa wypadnie z gniazda poprzez szczeliny (1. Leniowski i Węgrzyn 2014, Ethology, Ecology & Evolution, 26: 49 – 57). Taka struktura gniazda pozwala również rodzicom znacznie zredukować czas niezbędny do jego czyszczenia – przeciętnie kapturki spędzają zaledwie 1 min/h na usuwaniu ektopasożytów (4. Leniowski i Węgrzyn 2018, Plos ONE 13(11): e0207757), uzyskując

znacznie lepsze wyniki niż inne gatunki poświęcające na sanitację gniazda zdecydowanie więcej czasu i energii.

2. Rodzice nie są w stanie rozpoznać nowego zagrożenia w postaci inwazyjnego ślimaka (ślinika luzytańskiego) atakującego pisklęta. Żaden z dorosłych osobników nie próbował przeciwdziałać zaistniałej sytuacji poprzez próby usunięcia ślimaka z gniazda. Pomimo, że stanowi on śmiertelne zagrożenie dla piskląt, a jednocześnie jest na tyle mały, że mógłby być usunięty, dorosłe kapturki ignorowały jego obecność choć z niepokojem obserwowały jak żeruje na pisklętach. Świadczy to o niewielkich zdolnościach dedukcji u badanego gatunku oraz małej plastyczności behawioralnej w zakresie zachowań antydrapieżniczych (**2. Leniowski i Węgrzyn 2013, Ethology, Ecology & Evolution, 25(1): 70-81**).
3. Rodzice kapturki mają ograniczoną świadomość utraty lęgu podczas zetknięcia się z martwymi pisklętami w gnieździe. Część rodziców nie było w stanie rozpoznać, że pisklęta są martwe, pomimo widocznych poważnych obrażeń ciała spowodowanych żerowaniem ślimaka. Rodzice ci dogrzewali martwe pisklęta wraz z żerującym na nich ślimakiem. Inni rodzice wprawdzie właściwie ocenili stan piskląt i po inspekcji ich ciał usunęli martwy lęg z gniazda, jednak chwilę później powracali do gniazda z pokarmem. Najwyraźniej nie uświadamiali sobie, że podczas poprzedniej wizyty oczyścili gniazdo z martwych piskląt i pozostawili je puste (**2. Leniowski i Węgrzyn 2013, Ethology, Ecology & Evolution, 25(1): 70-81**).
4. Samotni rodzice kapturki są w stanie kompensować brak partnera w zakresie karmienia piskląt ale odbywa się to kosztem dogrzewania lęgu. Pisklęta samotnych rodziców rosły wolniej, a ich rozwój był opóźniony o około dwa dni w porównaniu do piskląt wychowywanych przez obydwój rodziców. Wydłużało to ich czas ekspozycji na drapieżnictwo gniazdowe o ok. 20%, co mogło mieć istotny wpływ na szanse przeżycia lęgu do czasu opuszczenia gniazda. Wolniejszy wzrost potomstwa samotnych rodziców prawdopodobnie był skutkiem zredukowanego dogrzewania zmiennocieplnych piskląt w pierwszych dniach życia, co wskazuje na ważną rolę obydwój rodziców w efektywnym rozwoju piskląt i skróceniu okresu gniazdowego. Mimo, że samotni rodzice są w stanie w pełni kompensować brak partnera w jednej aktywności, odbywa się to kosztem innych inwestycji, w rezultacie prowadząc do upośledzenia rozwoju potomstwa (**3. Leniowski i Węgrzyn 2018, Ornis Fennica 95: 128-136**).

5. Samce i samice kapturki biorą udział we wszystkich aspektach opieki rodzicielskiej, tj. inkubacji jaj, czyszczenia gniazda oraz karmienia i dogrzewania piskląt. Z wymienionych obowiązków, obie płcie na równi partycypują w inkubacji jaj i karmieniu lęgu, natomiast samice ponoszą większe nakłady na dogrzewanie piskląt i czyszczenie gniazda. Co ciekawe, pisklęta par o bardziej równym podziale obowiązków rosły szybciej, dzięki czemu skracał się ich czas ekspozycji na drapieżnictwo gniazdowe. Fakt ten sugeruje, że u gatunków, gdzie szybki rozwój piskląt zwiększa prawdopodobieństwo sukcesu lęgowego, współpraca pomiędzy partnerami i równy podział obowiązków rodzicielskich stanowi zwycięską strategię, która przynosi większe korzyści niż realizacja własnych interesów wynikających z konfliktu płci (4. Leniowski i Węgrzyn 2018, Plos ONE 13(11): e0207757).
6. Kapturki nie tylko dzielą po równo obowiązki rodzicielskie ale także synchronizują większość wizyt z pokarmem w ciągu całego okresu pisklęcego. Synchronizacja przelotów z pokarmem obojga rodziców istotnie obniżała aktywność przy gnieździe, co zmniejszało ryzyko ujawnienia lokalizacji gniazda przed drapieżnikiem. W rezultacie okres przetrwania gniazda (*ang. nest survival time*) był dłuższy u bardziej zsynchronizowanych par. Naprzemiennosc karmień obojga członków pary była znacznie większa niż przy rozkładzie losowym, co wskazuje, że zachowanie to było celowe (5. Leniowski i Węgrzyn 2018, Scientific Reports 8:7385).

Podsumowując, przeprowadzone przeze mnie badania wykazały szeroki wachlarz strategii rodzicielskich zwiększających prawdopodobieństwo sukcesu lęgowego, takich jak budowa gniazd sprzyjających niskiej infestacji ektopasożytami, obu-rodzicielska opieka nad potomstwem z równym podziałem obowiązków pomiędzy partnerami oraz synchronizacja aktywności w opiece nad pisklętami. Niemniej jednak, wyniki moich badań ujawniły również zachowania obniżające dostosowanie rodziców, np. niezdolność do rozpoznania nowego typu drapieżnika na podstawie obserwacji skutków jego działalności w gnieździe, co sugeruje małą plastyczność behawioralną badanego gatunku.

Poniżej zamieszczono streszczenie najważniejszych wyników poszczególnych prac, wchodzących w skład przedstawionego do oceny osiągnięcia naukowego.

Streszczenia wyników poszczególnych prac, wykazanych do oceny osiągnięcia naukowego:

- 1. Leniowski K., Węgrzyn E. 2014. Do blackcaps win host-ectoparasite arms race by building lacy nests and shortening nestling period? *Ethology, Ecology & Evolution*, 26: 49 – 57.**

Ektopasożyty gniazdowe mogą stanowić silny nacisk selektywny z powodu niedojrzałego układu immunologicznego piskląt, który odgrywa zasadniczą rolę w obronie organizmu przed patogenami i pasożytami. Szczególnie duży wpływ na kondycję piskląt mogą wywierać krwiopijne larwy z rodzaju *Protocalliphora*, które zmniejszają zasoby konieczne do rozwoju piskląt w bardzo wrażliwym okresie ich szybkiego wzrostu. Z tego powodu możemy spodziewać się strategii obniżających szkodliwy wpływ pasożytów gniazdowych. Wynik tego ewolucyjnego wyścigu zbrojeń, który ma miejsce w większości ptasich gniazd, jest często kluczowym czynnikiem dostosowania, ponieważ kondycja piskląt opuszczających gniazdo często ma wpływ na ich przeżywalność. W moich badaniach analizowałem poziom infestacji gniazd kapturki larwami *Protocalliphora*, wpływ obecności larw na kondycję piskląt, a także strukturę gniazd pod kątem łatwości ich czyszczenia przez rodziców. Badania były prowadzone w latach 2011-2012 w Rezerwacie „Lisia Góra” na obrzeżach Rzeszowa i objęły 26 gniazd, w których lęgi zakończyły się sukcesem. Liczba larw w każdym gnieździe została oszacowana po zabraniu gniazd w dniu opuszczenia ich przez pisklęta, rozłożeniu ich na części składowe i policzeniu obecnych larw. Dodatkowo, materiał został następnie umieszczony w aparacie Tulgrena z 40-woltową żarówką jako źródłem ciepła, jednak procedura ta nie ujawniła większej liczby pasożytów. Poza larwami *Protocalliphora* gniazda kapturek były wolne od innych ektopasożytów. Kondycja piskląt ($n = 99$) została oszacowana na podstawie pomiaru masy i długości skoku w ósmym dniu życia, tj. tuż przed najwcześniejszym możliwym terminem opuszczeniem gniazda. Wyniki badań wykazały obecność larw *Protocalliphora* w 81% (21 z 26) gniazd. Średnia liczba larw w gnieździe wynosiła $6,99 \pm 2,95$ (min. = 2, max. = 14). Średnia liczba larw przypadających na pisklę wynosiła $1,8 \pm 0,92$ (min. = 0,75, max. = 4,67), co w porównaniu z innymi gatunkami należy uznać za wartość niską. Obecność i liczba larw nie wykazywały negatywnego wpływu na masę (GLM: $F = 0,096$, $p = 0,76$, $n = 99$) i długość skoku (GLM: $F = 1,2$, $p = 0,28$, $n = 99$) piskląt. Najprawdopodobniej wynikało to z niskiego poziomu infestacji, gdyż inne badania donoszą o szkodliwym wpływie larw *Protocalliphora* na rozwój piskląt jeśli przypada ich więcej niż 10 na pisklę. Niewielka liczba larw pasożytujących na pisklętach kapturki wydaje się być związana ze strukturą gniazda. W większości (88%) gniazda były

delikatną ażurową konstrukcją z drobnych gałązek, z charakterystyczną cechą wspólną - dno gniazd było wysoce przezierne. Taka budowa ułatwia inspekcję i czyszczenie gniazda przez rodziców oraz zwiększa prawdopodobieństwo samoistnego wypadnięcia larwy z gniazda.



Fot.1 (własna). Ażurowe gniazdo kapturki (po lewej), larwy *Protocalliphora* (po prawej)

2. Leniowski K., Węgrzyn E., Wojton A. 2013. Do birds understand what's going on in their nests? The experimental test of insight in small passerines. *Ethology Ecology and Evolution*, 25(1): 70-81.

Zachowania rodzicielskie, takie jak inkubacja jaj, karmienie piskląt oraz obrona lęgu przed drapieżnikami mają istotny wpływ na sukces lęgowy ptaków. Z tego powodu możemy spodziewać się silnej presji selekcyjnej na dostosowanie tych zachowań do optymalnego poziomu, na przykład zdolności do rozpoznawania nowych drapieżników i odpowiedniej reakcji na nieznane wcześniej zagrożenie. Pomimo licznych badań behawioru ptaków niewiele wiadomo na temat tego, czy są one świadome swoich działań, tj. postrzegają zależność pomiędzy bodźcem a reakcją, czy też działają odruchowo. W naukach behawioralnych przyjmuje się, że najlepszym dowodem na świadome myślenie jest korzystne dla osobnika zachowanie w nowej sytuacji. Jeśli zwierzę w nieoczekiwanych przez siebie okolicznościach wybierze skuteczną strategię możemy wnioskować, że rozumie i świadomie postrzega otaczający go świat. W badaniach zdolności poznawczych zwierząt świadomość (*ang. insight*) jest rozpoznawana jako nagłe pojawienie się nowej, przystosowawczej reakcji nie będącej skutkiem wcześniejszych prób i błędów. Większość dowodów na świadome myślenie u ptaków pochodzi z badań nad krukowatymi i papugami. W przeprowadzonych przeze mnie badaniach testowałem umiejętność rozpoznania nowego zagrożenia przez rodziców kapturki. W tym celu analizowałem reakcję par na inwazyjny gatunek ślimaka (ślinika luzytańskiego *Arion lusitanicus*), żerującego na pisklętach. Interesowało mnie czy rodzice są w stanie rozpoznać nowy rodzaj drapieżnika na podstawie obserwacji jego działalności w gnieździe (tj. żerowania na

pisklętach) oraz czy są w stanie przeciwdziałać utracie lęgu poprzez usunięcie ślimaka z gniazda. Ponadto, chciałem dowiedzieć się czy rodzice są w stanie ocenić, że pisklęta są martwe obserwując ich obrażenia oraz czy rozpoznanie stanu piskląt idzie w parze ze świadomością utraty lęgu. Niniejsze badania są częścią większego projektu, podczas realizacji którego w jednym z gniazd natknęliśmy się na ślimaka, który żerował na pisklętach, doprowadzając do śmierci dwojga z czwórki rodzeństwa. Po usunięciu ślimaka, udokumentowaliśmy poważne obrażenia dwóch zabitych przez niego piskląt, polegające na wżerach w tkankę brzucha, szyi i skrzydeł. Pozostałą dwójkę rodzeństwa pozostawiliśmy w gnieździe w dobrej kondycji. Następnego dnia podczas wizytacji gniazda natknęliśmy się na podobną sytuację – ślimak żerował na pozostałych dwóch pisklętach, które były już martwe. Podobnie jak w poprzednim wypadku zabraliśmy pisklęta i udokumentowaliśmy ich obrażenia. W promieniu 1 metra od gniazda znaleźliśmy 14 śliników luzytańskich, z których dwa znajdowały się na pniu drzewka, na którym założone było gniazdo.



Fot.2 (własna). Ślimak żerujący na martwych pisklętach kapturki (po lewej), obrażenia piskląt spowodowane przez ślimaka (po prawej)

Podobne zagęszczenia stwierdziliśmy na innych terytoriach kapturek. Sytuacja ta uświadomiła nam, że przy powyższym zagęszczeniu ślimaków ich dostanie się do gniazd kapturek jest bardzo prawdopodobne. Z tego powodu chciałem poznać reakcję rodziców na nowe zagrożenie, gdyż teoretycznie rozmiary ślimaka nie wydają się przekraczać możliwości rodziców w zakresie jego usunięcia z gniazda. Ponieważ nie byłem świadkiem reakcji rodziców w wyżej opisanym akcie naturalnego drapieżnictwa dokonanego przez ślinika luzytańskiego, postanowiłem przeprowadzić eksperyment aranżując podobną sytuację w innych gniazdach. Aby moje badania nie były szkodliwe dla par, które poddałem eksperymentowi, wykorzystałem martwe pisklęta, które zabrałem z pierwszego gniazda, jak też martwe pisklęta z jednego gniazda porzuconego przez rodziców. Aby zasymulować atak ślimaka na pisklęta w eksperymentalnych gniazdach

podczas nieobecności rodziców czasowo zamieniałem oryginalny lęg na martwe pisklęta oraz dokładałem do gniazda ślimaka znalezionej w promieniu 1m od gniazda. Średnia masa ślimaków na obszarze badań wynosiła 7 g (min. = 4,3 g, max. = 11,9, SD = 1,78, n = 30) a masa ślimaków użytych do eksperymentów wahała się pomiędzy 7 a 8,7g. Używałem relatywnie dużych ślimaków zbliżonych rozmiarami do ślimaka z pierwszego gniazda aby przekonać się, czy jeśli rodzice nie usuwają ślimaków, to czynią tak dlatego, że nie postrzegają ich jako zagrożenie czy też fizycznie nie są w stanie wynieść ich z gniazda. Dobrałem gniazda tak aby wiek oryginalnych piskląt był zbliżony do wieku martwych piskląt podkładanych do gniazda. Wszystkie pisklęta były nagie i różnica w rozmiarze i masie żywych i martwych piskląt była niewielka (max. 4g). Podczas eksperymentu żywe pisklęta przebywały w sztucznych gniazdach nakrytych ciemnym płótnem i trzymany w ciepłe. Ze względu na konieczność dopasowania wieku żywych i martwych piskląt oraz nie zawsze sprzyjające warunki pogodowe, eksperyment udało się przeprowadzić w 11 gniazdach. Ku mojemu zdziwieniu, żaden z rodziców nie zareagował agresywnie na ślimaka żerującego w gnieździe na pisklętach. Dorosłe ptaki spędzały dość dużo czasu obserwując zaistniałą sytuację (śr. = 26 s., min. = 9 s., max. = 45 s., SD = 10.96, n = 14) lecz w żadnym przypadku nie próbowały jej przeciwdziałać. Nie zaobserwowałem ani jednej próby usunięcia ślimaka z gniazda. W pięciu z jedenastu gniazd przynajmniej jeden z rodziców dogrzewał martwe pisklęta wraz z żerującym na nich ślimakiem, co wskazuje, że mimo wyraźnie widocznych poważnych obrażeń ciała rodzice ci nie zdawali sobie sprawy, że pisklęta są martwe. W czterech gniazdach rodzice rozpoznali, że pisklęta są martwe i usunęli je z gniazda, z czego w trzech gniazdach rodzic usunął pisklęta bezpośrednio po przylocie do gniazda, co wskazuje, że ci rodzice natychmiast zdali sobie sprawę ze śmierci potomstwa. Co jednak zaskakujące, wszyscy rodzice, którzy usunęli z gniazda martwe pisklęta wkrótce powrócili do gniazda przynosząc pokarm. Jest oczywiste, że nie zdawali sobie sprawy, że podczas poprzedniej wizyty oczyścili gniazdo z martwych piskląt i pozostawili je puste. Podczas przeprowadzania eksperymentów nie obserwowałem większych różnic behawioralnych pomiędzy samcami i samicami. W czterech gniazdach, gdzie martwe pisklęta zostały rozpoznane obie płcie uczestniczyły w usuwaniu piskląt. W pozostałych siedmiu gniazdach, z których rodzice nie usunęli martwych piskląt samice spędzały istotnie więcej czasu (śr. = 43 s., min. = 17 s., max. = 80 s., SD = 21,49, n = 7) niż samce (śr. = 11 s., min. = 0 s., max. = 21 s., SD = 6.95, n = 7) na czyszczeniu gniazda ze śluzu (Mann-Whitney U = 1, p = 0,003, n = 14). Była to jedyna widoczna różnica w zachowaniu, co jednak nie jest zaskakujące gdyż u badanego gatunku ogólnie samice poświęcają więcej czasu

na czyszczenie gniazda niż samce. Nie wykazałem międzyplciowych różnic w czasie jaki rodzice poświęcali na obserwację sytuacji w gnieździe (Mann-Whitney $U = 23$, $P = 0,85$, $n = 14$), liczbie przylotów do gniazda (Mann-Whitney $U = 23,5$, $P = 0,89$), lub prób dogrzewania martwego lęgu wraz ze ślimakiem (Mann-Whitney $U = 18,5$, $P = 0,41$, $n = 14$). Łącznie wyniki eksperymentów wskazują na małą plastyczność behawioralną badanego gatunku oraz ograniczoną zdolność do wyciągania poprawnych wniosków w oparciu o obserwację nowych sytuacji. W przypadku pojawienia się nowych, a jednocześnie niegroźnych dla rodziców drapieżników, skutkuje to obniżeniem dostosowania, gdyż rodzice nie przeciwdziałają utracie lęgu choć prawdopodobnie nie przekracza to ich fizycznych możliwości. Jest to tym bardziej zaskakujące, że kapturki zazwyczaj usuwają jakiegokolwiek obce obiekty pojawiające się w gnieździe (np. liście), dlatego też spodziewałem się chociażby pojedynczych prób usunięcia ślimaka.

3. Leniowski K., Węgrzyn E. 2018. The ecological consequences of solitary breeding in a species with bi-parental care. *Ornis Fennica* 95: 128-136.

Wysokie tempo wzrostu piskląt skraca ich czas ekspozycji na drapieżniki gniazdowe, co jest korzystne u gatunków pod silną presją drapieżniczą, lecz jednocześnie wymaga dużych inwestycji rodzicielskich w inkubację jaj, jak też dogrzewanie i karmienie piskląt. Tak wysokie nakłady mogą być trudne do poniesienia przez samotnego rodzica. Powstaje zatem pytanie czy, i do jakiego stopnia, samotny rodzic gatunku o typowo obu-rodzicielskiej opiece i szybkim wzroście piskląt jest w stanie skompensować brak inwestycji ze strony partnera. Teoretyczne modele przewidują, że optymalną reakcją na obniżone inwestycje jednego z partnerów powinien być wzrost wysiłku drugiego z nich. Jednakże inne prace wskazują, że obu-rodzicielska opieka jest strategią stabilną ewolucyjnie tylko wówczas, kiedy każdy z rodziców tylko częściowo kompensuje zmniejszone inwestycje swojego partnera. Wynika to z faktu, że pełna kompensacja ze strony partnera zachęca do ograniczenia własnych inwestycji bez ponoszenia kosztów takiego działania w postaci zmniejszonego sukcesu lęgowego, zatem przyczynia się do ewolucji opieki jedno-rodzicielskiej. Większość badań dotyczących możliwości kompensacji braku partnera u gatunków obu-rodzicielskich skupiała się wyłącznie na karmieniu piskląt, które reprezentowało nakłady rodzicielskie. Niemniej jednak, biorąc pod uwagę, że pisklęta gniazdowników są w pierwszym okresie życia zmiennocieplne, ich dogrzewanie stanowi istotny komponent opieki nad lęgiem.

Ponieważ karmienie i dogrzewanie lęgu nie może być realizowane równocześnie, czas, który jest ograniczonym zasobem, musi zostać podzielony pomiędzy te dwie czynności. Można się spodziewać, że dodatkowy czas przeznaczony na jakąkolwiek z aktywności rodzicielskich będzie skutkował ograniczeniem czasu przeznaczonego na pozostałe obowiązki. Zatem przebadanie możliwości kompensacji braku partnera w odniesieniu do różnych aspektów opieki rodzicielskiej powinno zapewnić szerszy obraz zdolności kompensacyjnych samotnych rodziców. Badania prowadziłem na kapturce, która jest typowym gatunkiem o obu-rodzicielskiej opiece nad pisklętami, jednak podczas realizacji wieloletniego projektu napotkałem na gniazda będące pod opieką samotnych rodziców, co zapewniło wyjątkową sposobność poznania zarówno zdolności samotnych rodziców do wychowania lęgu, jak też porównania wpływu obu- i jedno-rodzicielskiej opieki na rozwój piskląt bez konieczności przeprowadzania inwazyjnych eksperymentów polegających na usunięciu jednego z rodziców. Na podstawie danych zebranych z gniazd o jedno- i obu-rodzicielskiej opiece nad lęgiem testowałem następujące hipotezy: (i) samotni rodzice nie są w stanie w pełni kompensować braku partnera oraz (ii) kosztem samotnej opieki nad lęgiem jest wydłużony czas rozwoju piskląt, zwiększający jednocześnie ich ekspozycję na drapieżnika. Analizowałem również kompromis pomiędzy karmieniem i dogrzewaniem piskląt oraz jego konsekwencje dla piskląt wychowywanych przez samotnych rodziców. Inwestycje rodzicielskie (karmienie, dogrzewanie i czyszczenie gniazda) zostały oszacowane na podstawie nagrań wideo gniazd zawierających 3-4 dniowe pisklęta będące pod opieką par i samotnych rodziców. Rozwój piskląt z obu typów gniazd został oszacowany na podstawie codziennych pomiarów masy piskląt od pierwszego do ósmego dnia życia. Przeprowadzone analizy wykazały, że pisklęta wychowywane przez pary rosły szybciej niż pisklęta samotnych rodziców (LMM: $F = 48,560$, $p < 0,001$) niezależnie od rozmiaru lęgu (LMM: $F = 0,913$, $p = 0,447$) i stopnia zamaskowania gniazda (LMM: $F = 0,008$, $p = 0,769$). Różnica w masie pomiędzy dwoma kategoriami piskląt wzrastała z ich wiekiem. Skutkiem tego masa ośmiodniowych piskląt samotnych rodziców odpowiadała masie sześciodniowych pisklątom wychowywanym przez pary. Wskazuje to na dwudniowe opóźnienie w rozwoju piskląt samotnych rodziców w czasie gdy pisklęta kapturki są bliskie opuszczenia gniazda (co najwcześniej może nastąpić w wieku dziewięciu dni). Tak duże opóźnienie w rozwoju oznacza, że pisklęta samotnych rodziców potrzebują więcej czasu (ok. 20%) na opuszczenie gniazda, co z kolei zwiększa ryzyko ograbienia lęgu przez drapieżnika.

Rozmiar lęgu jak też masa jaj nie różniły się istotnie pomiędzy gniazdami samotnych rodziców i par, co sugeruje brak różnic w jakości rodziców. Częstość karmień nie zależała od liczby rodziców (Mann-Whitney Test: $Z = -0,268$, $p = 0,789$), co wskazuje, że samotni rodzice są w stanie skompensować brak partnera, przynajmniej jeśli chodzi o młode pisklęta. Podobnie czyszczenie gniazda nie różniło się pomiędzy lęgami samotnych rodziców i par zarówno w aspekcie częstości czyszczenia, jak też czasu czyszczenia (Mann-Whitney Test: $Z = -0,693$, $p = 0,488$ i $Z = -0,676$, $p = 0,499$, odpowiednio). Jednakże częstość i czas dogrzewania piskląt były istotnie wyższe w gniazdach par niż w gniazdach samotnych rodziców (Mann-Whitney Test: $Z = -2,956$, $p = 0,003$ i $Z = -2,3256$, $p = 0,02$, odpowiednio). Wynik ten wskazuje, że samotni rodzice zmuszeni do dwukrotnie częstszych wizyt z pokarmem nie byli w stanie dogrzewać lęgu tak efektywnie jak dwoje rodziców, którzy zamieniają się wzajemnie w karmieniu i dogrzewaniu. W porównaniu do lęgów pod opieką par, częstość dogrzewania piskląt samotnych rodziców była niższa o 71%, a czas dogrzewania skrócił się o 42%. Z dużym prawdopodobieństwem było to przyczyną wolniejszego wzrostu piskląt, które w okresie zmiennocieplności (tj. do 7 dnia życia) są uzależnione od ciepła dostarczanego przez rodziców. Przeprowadzone badania wskazują na ważny udział obojga rodziców w efektywnym rozwoju piskląt, gdyż samotny rodzic nie jest w stanie skompensować braku partnera we wszystkich aspektach opieki nad lęgiem, co prowadzi do upośledzenia rozwoju potomstwa. Może to mieć szczególnie poważne konsekwencje u gatunków pod silną presją drapieżnictwa gniazdowego, gdyż wydłuża się wówczas okres ekspozycji lęgu na niebezpieczeństwo ataku drapieżnika.

4. Leniowski K., Węgrzyn E. 2018. Equal division of parental care enhances nestling development. PlosONE, 13(11): e0207757.

Wysoki koszt opieki rodzicielskiej sprawia, że konflikt pomiędzy partnerami odnośnie podziału ról podczas reprodukcji wydaje się nieunikniony dopóki obydwójce członkowie pary nie odnoszą korzyści z równego podziału opieki nad potomstwem. Jednym z czynników kształtujących nasilenie konfliktu pomiędzy rodzicami jest poziom nakładów koniecznych do wyprowadzenia lęgu. Powolny wzrost piskląt, który wymaga od rodziców niewielkich nakładów w jednostce czasu, może sprzyjać konfliktowi płci, gdyż jeden z rodziców jest w stanie skompensować ograniczenie inwestycji ze strony drugiego. Natomiast szybki wzrost piskląt, charakterystyczny na przykład dla gatunków pod silną presją drapieżnictwa gniazdowego, wymaga od obojga rodziców wysokich

inwestycji, aby z sukcesem wyprowadzić lęg. W takiej sytuacji możemy spodziewać się, że każdy z rodziców odniesie większą korzyść z intensywnej współpracy i równego podziału obowiązków w opiece nad potomstwem niż z realizacji własnych interesów wynikających z konfliktu płci. Powyższą hipotezę testowałem na kapturce – niewielkim ptaku wróblowym, którego gniazda podlegają silnej presji drapieżniczej, a pisklęta charakteryzują się wysokim tempem rozwoju. Celem moich badań było określenie podziału obowiązków rodzicielskich na przestrzeni całego okresu lęgowego pomiędzy rodzicami. Interesowało mnie również czy podział inwestycji pomiędzy rodzicami ma wpływ na tempo rozwoju piskląt oraz czy szybszy wzrost piskląt zwiększa ich szanse na przeżycie w przypadku ataku drapieżnika pod koniec okresu gniazdowego. Inwestycje samców i samic w inkubację jaj zostały oszacowane na podstawie danych pochodzących z codziennych obserwacji gniazd od momentu zniesienia. Po wykluciu piskląt codziennie notowana była ich masa oraz przypadki drapieżnictwa. Inwestycje rodziców w postaci karmień, dogrzewania lęgu oraz sanitacji gniazda zostały oszacowane na podstawie nagrań wideo. Łącznie zebrałem 934 obserwacje inkubującego rodzica ze 106 gniazd oraz przeanalizowałem nagrania wideo dokumentujące inwestycje rodzicielskie w 50 gniazdach z pisklętami. Aby stwierdzić czy szybciej rosnące pisklęta mają większe szanse przeżycia jeśli zmuszone są do wczesnego opuszczenia gniazda spowodowanego atakiem drapieżnika, przeanalizowałem losy 14 lęgów, które zostały zaatakowane w 9 dniu życia, tj. w najwcześniejszym okresie kiedy pisklęta są w pełni stałocieplne i są w stanie samodzielnie opuścić gniazdo w obliczu niebezpieczeństwa. Chciałem dowiedzieć się czy masa piskląt jest predyktorem ich przetrwania w przypadku opuszczenia gniazda w najwcześniejszym możliwym momencie. Śledzenie losów piskląt było możliwe dzięki temu, że wszystkie były zaobrączkowane oraz ze względu na fakt, że po opuszczeniu gniazda pisklęta trzymają się razem i są wodzone i dokarmiane przez rodziców w obrębie terytorium pary przez okres 1-3 dni zanim rozproszą się na większym obszarze. Daje to możliwość sprawdzenia przeżywalności piskląt bezpośrednio po opuszczeniu gniazda.

Wyniki przeprowadzonych analiz wykazały, że samce i samice uczestniczyły we wszystkich formach opieki rodzicielskiej, tj. inkubacji jaj, dogrzewaniu i karmieniu piskląt oraz czyszczeniu gniazda. Samce i samice w równym stopniu partycypowały w inkubacji jaj oraz karmieniu piskląt (LMM: $F = 1,520$, $p = 0,219$ oraz $F = 1,269$, $p = 0,263$), natomiast dogrzewanie potomstwa i czyszczenie gniazda w większej mierze przypadają samicom (częstość dogrzewania Wilcoxon test: $Z = 4,196$, $p < 0,001$, czas trwania dogrzewania Wilcoxon test: $Z = 4,996$, $p < 0,001$, częstość

czyszczenia gniazda Wilcoxon test: $Z = 4,134$, $p < 0,001$, czas trwania czyszczenia gniazda Wilcoxon test: $Z = 3,608$, $p < 0,001$).

Podział obowiązków rodzicielskich pomiędzy członkami pary istotnie wpływał na tempo rozwoju piskląt. Pisklęta, których rodzice na równi partycypowali w karmieniu i dogrzewaniu lęgu rosły szybciej niż potomstwo rodziców o nierównym podziale powyższych inwestycji (GLM: $F = 228,491$, $p = 0,042$, $F = 245,785$, $p = 0,047$, odpowiednio). Natomiast podział pracy pomiędzy rodzicami w zakresie czyszczenia gniazda nie wpływał na tempo wzrostu potomstwa (GLM: $F = 34,947$, $p = 0,119$). Istotna interakcja pomiędzy tempem karmienia a podziałem pracy pomiędzy rodzicami (GLM: $F = 171,259$, $p = 0,049$) wskazuje, że korzyści z równomiernego podziału obowiązków wzrastają wraz z tempem karmień. Zatem najszybciej rosną pisklęta par, w których obydwój partnerzy ponoszą duże inwestycje i na równi partycypują w opiece nad potomstwem. Z jednej strony wynik ten wydaje się logiczny, jednak w kontekście licznych prac dokumentujących nasilony konflikt płci i odmienne strategie reprodukcyjne samców i samic nakierowane na realizację własnych interesów, wysoki poziom współpracy pomiędzy rodzicami kapturki udokumentowany w moich badaniach rzuca nowe światło na strategie rodzicielskie ptaków.

Wyniki moich badań wskazują również, że szybki wzrost jest kluczowy w przetrwaniu lęgów kapturki ze względu na wysokie zagrożenie drapieżnictwem gniazdowym. Spośród 14 lęgów, które zostały zaatakowane w 9 dniu życia (tj. najwcześniejszym okresie kiedy pisklęta są w stanie ratować się ucieczką) przetrwało 8. Cięższe pisklęta miały wyższą przeżywalność niż lżejsze, a masa pisklęcia była predyktorem przetrwania ataku i przeżycia poza gniazdem (LMM: $F = 5,451$, $p < 0,001$).

Ważnym wnioskiem wypływającym z przeprowadzonych badań jest to, że opieka obu-rodzicielska sama w sobie może nie gwarantować efektywnego rozwoju piskląt dopóki rodzice nie współdzielą równomiernie obowiązków. Sukces reprodukcyjny pary wydaje się w dużej mierze zależeć od współpracy pomiędzy partnerami i ich behawioralnej kompatybilności. Jest to obszar biologii lęgowej, który dopiero zaczynamy poznawać, gdyż wcześniejsze badania koncentrowały się głównie na analizie konfliktu płci i odmiennych strategii reprodukcyjnych samca i samicy. Jedynie nieliczne prace podejmują w ostatnich latach zagadnienia różnych aspektów współpracy pomiędzy partnerami. Najbardziej uderzającą różnicą behawioralną w zakresie opieki rodzicielskiej pomiędzy kapturką a innymi gatunkami o obu-rodzicielskiej opiece nad lęgiem jest wysokie zaangażowanie

samca we wszystkie aspekty opieki. W innych gatunkach samce przeważnie nie partycypują w inkubacji jaj, często karmią potomstwo z mniejszą intensywnością niż samice oraz rzadko, jeśli w ogóle, biorą udział w dogrzewaniu piskląt i czyszczeniu gniazda. Jest bardzo prawdopodobne, że wysokie inwestycje samców kapturki wynikają z silnej presji drapieżnictwa gniazdowego i konieczności skrócenia czasu ekspozycji piskląt na potencjalny atak drapieżnika. Jedyną czynnością, w której samce brały znikomy udział było czyszczenie gniazda, jednak samice poświęcały tej czynności zaledwie 1 min/h. Tak krótki czas, w porównaniu z innymi gatunkami, przeznaczony na usuwanie ektopasożytów przy jednoczesnym utrzymywaniu infestacji na niskim poziomie jest możliwy dzięki opisanej we wcześniejszej pracy ażurowej konstrukcji gniazda. Tak więc, pomimo braku dużego zaangażowania samców w czyszczenie gniazda, podział obowiązków rodzicielskich u kapturki wydaje się stosunkowo zrównoważony. Taki parytet zwiększa dostosowanie każdego z rodziców prowadząc do równego zaangażowania obu płci w opiekę nad potomstwem. Główną korzyścią opisywanej strategii jest szybszy rozwój piskląt i większe szanse ich przeżycia podczas ataku drapieżnika pod koniec okresu gniazdowego.

5. Leniowski K., Węgrzyn E. 2018. Synchronisation of parental behaviours reduces the risk of nest predation in a socially monogamous passerine bird. *Scientific Reports* 8:7385. DOI: 10.1038/s41598-018-25746-5.

Monogamia socjalna z opieką obu-rodzicielską jest najbardziej rozpowszechnioną strategią lęgową wśród ptaków, jednak do chwili obecnej koordynacja zachowań pomiędzy członkami pary była tematem nielicznych prac. Najnowsze badania dowodzą, że behawioralna kompatybilność partnerów oraz synchronizacja ich zachowań stanowią ważny aspekt opieki rodzicielskiej i mają wpływ na sukces lęgowy pary. Synchronizacja może odgrywać ważną rolę u gatunków pod wysoką presją drapieżnictwa gniazdowego. Karmienie piskląt jest niezbędne do ich rozwoju, jednak dostarczanie pokarmu do gniazda niesie ze sobą ryzyko ujawnienia jego lokalizacji przed drapieżnikiem. Jednym z najprostszych sposobów na ograniczenie aktywności rodzicielskiej przy gnieździe jest synchronizacja przelotów samca i samicy. Dzięki temu para może dostarczyć tą samą ilość pokarmu i zredukować aktywność przy gnieździe nawet o 50% w zależności od poziomu koordynacji karmień. Synchronizacja partnerów może też obniżyć konflikt płciowy i jego potencjalne koszty dla piskląt, gdyż umożliwia monitoring i kontrolę inwestycji drugiego członka pary. Każdy z rodziców może wstrzymać karmienie dopóki drugi nie wywiąże się ze swoich

obowiązków. Skutkiem tego partnerzy synchronizujący swoją aktywność mogą karmić naprzemiennie, co gwarantuje równy podział obowiązków oraz wysokie zaangażowanie obydwójga rodziców. Celem tej części moich badań było: (I) zbadanie poziomu synchronizacji opieki rodzicielskiej u kapturki, (II) określenie wpływu synchronizacji karmiących rodziców na bezpieczeństwo gniazda, (III) zbadanie czy synchronizacja rodziców jest większa w okresie zmienno cieplnych piskląt, gdy te są niezdolne do przeżycia poza gniazdem przez co nie mogą ratować się ucieczką podczas ataku drapieżnika oraz (IV) zbadanie zależności pomiędzy synchronizacją a naprzemiennością karmień. Badania były prowadzone w Rezerwacie „Lisia Góra” na obrzeżach miasta Rzeszowa w latach 2009 – 2014. Aktywność rodziców przy gnieździe była rejestrowana za pomocą kamer, natomiast straty spowodowane drapieżnictwem udokumentowano na podstawie codziennych kontroli gniazd. Wyniki przeprowadzonych przeze mnie badań wskazują na wysoki stopień synchronizacji karmień rodziców zarówno podczas opieki nas zmienno cieplnymi, jak i stałociepłymi pisklętami. Większość badanych par synchronizowało ponad 50% wizyt z pokarmem, jednak poziom synchronizacji, zgodnie z przewidywaniami, był większy w gniazdach z pisklętami zmienno cieplnymi ($67\% \pm 16,7$) niż stałociepłymi ($57\% \pm 15,07$). Podczas karmienia zmienno cieplnych piskląt liczba przelotów synchronicznych w ciągu godziny ($6,6 \pm 2,8$) była istotnie wyższa ($t = -5,23$, $df = 13$, $p < 0,001$) niż liczba przelotów asynchronicznych ($2,4 \pm 1,3$). Podczas karmienia stałociepłych piskląt synchronizacja rodziców spadła, a różnica pomiędzy synchronicznymi ($13,9 \pm 5,5$) i niesynchronicznymi ($11,1 \pm 6,0$) przelotami przestała być statystycznie istotna ($t = -1,37$, $df = 15$, $p = 0,192$). Zmniejszenie aktywności przy gnieździe dzięki synchronicznym przelotom wyniosło $36\% \pm 7,8$ w gniazdach ze zmienno cieplnymi pisklętami i $28\% \pm 7,5$ w przypadku piskląt stałociepłych. Nieliczne asynchroniczne przeloty rodziców podczas karmień zmienno cieplnych piskląt nie miały wpływu na poziom ogólnej aktywności przy gnieździe (LMM: $F = 3,303$, $df = 4$, $p = 0,082$), natomiast wyższy udział asynchronicznych przelotów podczas karmień stałociepłych piskląt istotnie zwiększył obserwowaną aktywność przy gnieździe (LMM: $F = 24,28$, $df = 11$, $p < 0,001$). Gniazda należące do mniej zsynchronizowanych rodziców były bardziej narażone na atak drapieżnika, co potwierdza ujemna korelacja pomiędzy aktywnością przy gnieździe spowodowaną wizytami z pokarmem a czasem przetrwania gniazda, zarówno w okresie zmienno cieplności ($r_s = -0,56$, $p = 0,020$, $n = 14$), jak też stałociepłności ($r_s = -0,66$, $p = 0,003$, $n = 16$) piskląt. Jednocześnie występowała dodatnia korelacja pomiędzy synchronizacją rodziców a czasem przetrwania gniazda, zarówno podczas całego okresu gniazdowego ($r_s = 0,5$, $p = 0,003$, $n =$

30), jak też dla osobno rozpatrywanych gniazd zawierających pisklęta zmiennoceplne ($r_s = 0,77$, $p = 0,001$, $n = 14$) i stałocieplne ($r_s = 0,75$, $p = 0,001$, $n = 16$). Wraz ze wzrostem rodzicielskiej synchronizacji wzrastała naprzemiennność karmień (LMM: $F = 6,63$, $df = 11$, $p = 0,003$), która okazała się niezależna od termoregulacji piskląt (LMM: $F = 0,07$, $df = 1$, $p = 0,800$). Naprzemiennność karmień piskląt zmiennoceplnych ($88,0\% \pm 10,84$) i stałocieplnych ($75,3\% \pm 13,96$) była znacznie większa niż oczekiwana przy losowym rozkładzie karmień ($24,5\% \pm 2,48$ i $23,0\% \pm 2,95$, odpowiednio). Rodzice wykonywali istotnie więcej naprzemiennych niż następujących po sobie karmień zarówno w gniazdach ze zmiennoceplnymi pisklętami ($t = 13,496$, $df = 13$, $p < 0,001$), jak też stałocieplnymi ($t = 7,243$, $df = 15$, $p < 0,001$).

Uzyskane wyniki wskazują na ważną rolę synchronizacji zachowań rodzicielskich u gatunków o obu-rodzicielskiej opiece nad pisklętami. Opisana strategia obniża ryzyko ujawnienia lokalizacji gniazda drapieżnikowi, przez co może istotnie wpływać na dostosowanie rodziców. Ponadto, koordynacja opieki nad pisklętami może obniżać konflikt płci i jego negatywne skutki dla piskląt poprzez sprzyjanie naprzemiennym karmieniom, które nie byłyby możliwe bez wiedzy każdego z rodziców na temat bieżących inwestycji partnera.

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

Moje zainteresowania biologią i przedmiotami ścisłymi towarzyszą mi od czasów szkoły podstawowej. Byłem finalistą dwóch olimpiad chemicznych (etap ogólnopolski) w szkole podstawowej a także uczestnikiem dwóch konkursów przedmiotowych z chemii i ekologii w liceum na szczęblu wojewódzkim. Poza tymi systemowymi działaniami naukowymi w latach szkolnych, szczególnie interesowała mnie tresura zwierząt jako sposób na poznawanie ich osobowości. Być może ta ciekawość z lat dzieciństwa zaważyła na mojej późniejszej fascynacji obszarem nauk behawioralnych.

Udział w badaniach naukowych rozpocząłem wcześniej bo już po I roku jednolitych studiów magisterskich na Uniwersytecie Rzeszowskim. Było to możliwe dzięki przyszłemu promotorowi, kierownikowi Katedry Zoologii, prof. dr hab. Tadeuszowi Puszkowskiemu, który zauważył moje zainteresowanie ekologią zwierząt i zgodził się zostać moim tutorem. Dzięki bardzo dobrym wynikom w nauce i pozytywnej decyzji Rady Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego UR (obecnie

Wydział Biologiczo - Rolniczy) mogłem kontynuować studia wg indywidualnego planu, który umożliwił mi pogodzenie obowiązków studenta i rozpoczęcie praktycznej nauki prowadzenia badań terenowych na kręgowcach. W tym okresie dołączyłem do grupy dr hab. Ewy Węgrzyn, która jako pracownik Katedry Zoologii prowadziła badania w obszarze ekologii behawioralnej ptaków. Mój pierwszy projekt naukowy związany z transmisją śpiewu trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus* w szuwarze trzcinowym został wykonany przy współpracy dr hab. Ewą Węgrzyn pod kierunkiem prof. dr hab. Tadeusza Puszkara i zakończył się pracą magisterską, której wyniki zostały zaprezentowane na studenckiej konferencji naukowej a nieco później w 2008 r na ZEBinarium (cyklicznym seminarium Zakładu Ekologii Behawioralnej UAM w Poznaniu). Studia ukończyłem w ciągu zaledwie 4 lat z wynikiem bardzo dobrym.

Po obronie pracy magisterskiej nadal rozwijałem swój warsztat badawczy współpracując z dr hab. Ewą Węgrzyn w badaniach nad komunikacją wokalną trzciniaka. W tym okresie prace badawcze wymagały ode mnie dużej determinacji z powodu braków sprzętowych i finansowych. Dzięki zdolnościom w kierunku przedmiotów ścisłych i zmysłowi technicznemu konstruowałem z powodzeniem podstawową aparaturę bioakustyczną (przenośne zestawy do playbacku, wzmacniacze mikrofonowe i dedykowane zasilacze) które umożliwiały prowadzenie badań. Niedługo po ukończeniu studiów na Uniwersytecie Rzeszowskim zdałem egzamin na studia doktoranckie Wydziału Biologii UAM w Poznaniu. Konsekwencją tego było rozpoczęcie nowego projektu badawczego w Zakładzie Biologii i Ekologii Ptaków UAM w zakresie ekologii i behawioru dzięcioła średniego *Dendrocopos medius*. Równocześnie zaczęły ukazywać się moje pierwsze prace we współpracy z dr hab. Ewą Węgrzyn. Cykl 3 artykułów opublikowanych w czasopiśmie indeksowanym w JCR (pozycje **P1**, **P2** i **P3** w załączniku 5) dotyczył kodowania sygnatury głosowej w śpiewie trzciniaka, a także stabilności repertuaru sylab oraz jakościowych cech sylab u tego gatunku. Na większą uwagę zasługuje praca o wykonaniu seksownych sylab w wiodącym czasopiśmie behawioralnym **Animal Behaviour** (IF = 3,1; pozycja **P3** w załączniku 5), ponieważ została dostrzeżona przez redaktorów prestiżowego czasopisma **Science** i przedstawiona w elektronicznym wydaniu Science (<http://news.sciencemag.org/2010/05/scienceshot-warbler-local-listen-his-song>). Pozytywne przyjęcie artykułów spowodowało kontynuację prac i powstanie kolejnego manuskryptu, który dotyczył m.in. analizy zmienności śpiewu trzciniaka w czasie (**Ornis Fennica**, IF = 0,676, pozycja **P8** w załączniku 5). Badania nad różnymi aspektami śpiewu trzciniaka we współpracy dr hab. Ewą Węgrzyn prowadzę do chwili obecnej. Obecnie projekt dotyczy

zróźnicowania geograficznego śpiewu oraz roli dialektów w śpiewie badanego gatunku. Ciekawym aspektem jest także analiza śpiewu tej samej populacji po 13 latach od pierwszych nagrań. Pytanie na które poszukujemy odpowiedzi to czy trudne do wykonania sylaby, które odzwierciedlają status śpiewającego samca ulegają zmianom na przestrzeni czasu i kolejnych pokoleń. Obecnie jestem promotorem pomocniczym w przewodzie doktorskim mgr Natalii Tańskiej zatytułowanym „Przekaz kulturowy i dialekty w śpiewie trzciniaaka *Acrocephalus arundinaceus*”.

Podczas studiów doktoranckich prowadziłem badania dotyczące terytorializmu oraz komunikacji wokalne i wizualnej dzięcioła średniego. Terenem moich badań był nadwarciański Rezerwat Czeszewski Las, który jako jedno z nielicznych miejsc w Polsce i Europie charakteryzuje się stabilną populacją i wysokim zagęszczeniem tego dzięcioła. Początkowo celem prac była analiza wybiórczości siedliskowej dzięcioła średniego oraz charakterystyka jego miejsc żerowania. Po serii poczynionych przeze mnie obserwacji w czasie pierwszego sezonu badań i wymaganej akceptacji promotora, dr hab. Ziemowita Kosińskiego, cele pracy zostały rozszerzone o komunikację wokalną i wizualną tego gatunku. Podczas badań wypracowałem technikę, którą potem z sukcesem stosowałem w kolejnych badaniach. Opiera się ona na dobrym poznaniu gatunku w celu obserwacji powtarzalnego, interesującego zachowania występującego w naturalnych warunkach, a następnie zbadaniu podłoża i znaczenia danego zachowania za pomocą odpowiednio skonstruowanych eksperymentów. Wyniki moich prac wykazały, że karotenoidowe ornamenty dzięcioła średniego w postaci czerwonej czapeczki samców i samic odzwierciedlają kondycję osobniczą i jakość rodzica, a przez to mogą funkcjonować jako uczciwa reklama jakości w doborze płciowym (**Ibis**, IF = 1,861, pozycja **P9** w załączniku 5). Dodatkowo stwierdziłem wybiórcze kojarzenie pod kątem intensywności czerwonego ornamentu (**Acta Ornithologica**, IF = 0,745, pozycja **P11** w załączniku 5). Były to pierwsze badania opisujące rolę ornamentów karotenoidowych w komunikacji wizualnej u dzięciołów i możliwość występowania doboru mutulanego u dzięcioła średniego. W dalszej części badań nad dzięciołem średnim udokumentowałem występowanie 3 typów głosów i opisałem ich funkcje oraz wykazałem istnienie sygnatury głosowej u tego gatunku. Poza cyklem publikacji (pozycje **P9**, **P11**, **P12** w załączniku 5) projekt dotyczący dzięcioła średniego zakończył się wyróżnioną pracą doktorską „Terytoria osobnicze, ornamenty barwne i głos jako płaszczyzny sygnalizacji jakości dzięcioła średniego *Dendrocopos medius*” obronioną na Wydziale Biologii UAM w Poznaniu w 2012 roku. Do moich zainteresowań badawczych zalicza się także biologia i ekologia lęgów innych gatunków

gnieźdźcych się w dziuplach. U szpaka *Sturnus vulgaris* badałem funkcję ubarwienia jaj z uwzględnieniem komponentu koloru w niewidocznym dla człowieka ultrafiolecie. Wyniki tych prac zostały opublikowane we współpracy z pracownikami Wydziału Chemii UAM w Poznaniu dr hab. W. Wasiakiem i dr I. Rykowską oraz dr hab. E. Węgrzyn w **Ethology, Ecology & Evolution** (IF = 0,743, pozycja **P4** w załączniku 5). Badania nad biologią lęgową szpaków są przeze mnie kontynuowane do tej pory, obecnie jestem promotorem pomocniczym w przewodzie doktorskim mgr. Rafała Czechowskiego pt. „Wpływ inwestycji i strategii rodzicielskich na sukces lęgowy szpaka *Sturnus vulgaris*”.

W latach 2008 – 2011 pracowałem jako wykonawca w grantie POL-POSTDOC III nr PBZ MNiSW 07/2006/13 kierowanym przez dr hab. E. Węgrzyn, którego tematem była komunikacja rodzic-potomstwo i sygnalizacja potrzeb pokarmowych piskląt w warunkach silnej presji drapieżniczej. Celem prac, w których uczestniczyłem było testowanie następujących hipotez: (I) struktura i natężenie głosów żebrzących piskląt jest zależna od ryzyka drapieżnictwa gniazdowego oraz (II) obniżona wokalizacja piskląt u gatunków wysokiego ryzyka jest kompensowana poprzez sygnały wizualne. Mój wkład w projekt dotyczył współpracy w zbieraniu danych terenowych (nagrania audio i wideo) oraz współpracy przy analizie zachowań żebrzących piskląt następujących gatunków: trzciniaaka *Acrocephalus arundinaceus*, szpaka zwyczajnego *Sturnus vulgaris*, jaskółki dymówki *Hirundo rustica*, pliszki siwej *Motacilla alba*, kapturki *Sylvia atricapilla*, kosa *Turdus merula*, oraz sikor: bogatki *Parus major* i modraszki *Cyanistes caeruleus*, a także przy współtworzeniu manuskryptów artykułów. Do najciekawszych wyników tego projektu można zaliczyć wykazanie, że u gatunku pod silną presją drapieżniczą pisklęta są całkowicie nieme przez większość okresu gniazdowego, a głosy żebrzące pojawiają się dopiero w momencie, kiedy młode ptaki wykształcą stałocieplność i są w stanie opuścić gniazdo (**Ibis**, IF = 1,804, pozycja **P16** w załączniku 5). Ze względu na liczne nowe pytania, projekt dotyczący komunikacji rodzic-potomstwo oraz strategii gatunków pod dużą presją drapieżniczą jest kontynuowany do chwili obecnej. W ramach jego realizacji razem dr hab. E. Węgrzyn monitorujemy kilka populacji kapturki *Sylvia atricapilla* i współpracujemy w ramach jednej grupy badawczej nad różnymi zagadnieniami dotyczącymi tego gatunku.

Od 2012 roku prowadzę także projekt dotyczący inwestycji i zachowań rodzicielskich kapturki, który na przestrzeni lat zaowocował wieloma publikacjami, włączając w to manuskrypty wchodzące w skład osiągnięcia naukowego będącego przedmiotem mojej habilitacji. Badałem

poziom infestacji ektopasożytami oraz jej wpływ na rozwój piskląt w gniazdach kapturki, których struktura wydaje się sprzyjać dokładnej sanitacji (**Ethology, Ecology & Evolution**, IF = 1,103, pozycja **O1** w załączniku 5). Interesowało mnie również czy i w jakim stopniu ptaki są zdolne rozpoznać nowe zagrożenia i efektywnie im przeciwdziałać (**Ethology, Ecology & Evolution**, IF = 1,150, pozycja **O2** w załączniku 5). W pracy opublikowanej w czasopiśmie **Ornis Fennica** (IF = 1,390, pozycja **O3** w załączniku 5) dotyczącej inwestycji rodzicielskich, wykazałem, że u gatunku o oburodzicielskiej opiece pisklęta samotnych rodziców rosną wolniej, gdyż kompensacja karmień odbywa się kosztem dogrzewania lęgu. Inne aspekty zachowań rodzicielskich kapturki, które podjąłem w moich pracach to synchronizacja zachowań rodzicielskich (**Scientific Reports**, IF = 4,122, pozycja **O5** w załączniku 5,) oraz podział obowiązków pomiędzy członkami pary (**PlosONE**, IF = 2,766, pozycja **O4** w załączniku 5).

Moje działania naukowe nie ograniczają się jedynie to badań ptaków. Uczestniczyłem w pracach dr hab. Romy Durak z Zakładu Zoologii Eksperymentalnej Uniwersytetu Rzeszowskiego dotyczących behawioru i ekologii mszyc. Projekt ten nakierowany był na interakcje mutualistyczne pomiędzy mrówkami i mszycami (**Ethology, Ecology & Evolution**, IF = 1,103, pozycja **P13** w załączniku 5). Innym badanym aspektem dotyczącym rodzimych gatunków mszyc był wpływ ocieplenia klimatu na fenologię i woltyzizm (**Ethology, Ecology & Evolution**, IF = 1,655, pozycja **P14** w załączniku 5).

Osobnym obszarem moich zainteresowań naukowo-badawczych są zagadnienia modelowania matematycznego w ekologii. Współpracowałem z dr hab. Tomaszem Durakiem przy projekcie poświęconym zmianom bogactwa gatunkowego flory Karpat na przestrzeni 50 lat (**Forests**, IF = 1,583, pozycja **P 15** w załączniku 5). Mój udział w pracach polegał na zbudowaniu modeli matematycznych i interpretacji wyników oraz współdziałanie w tworzeniu manuskryptu. Ponadto współpracuję z Zakładem Hydrobiologii Uniwersytetu Warszawskiego przy projektach kierowanych przez prof. dr hab. Macieja Gliwicza, które otrzymały finansowanie NCN: 2011/03/B/NZ8/02093 i 2014/15/B/NZ8/00245. Jednym z efektów tej współpracy jest artykuł dotyczący fizjologii wzroku i percepcji bodźców wizualnych u ryb słodkowodnych w kontekście ocieplenia klimatu. Badania dotyczyły m.in. zmian odległości z jakiej gatunki słodkowodne ryb mogą wypatrzyć swoją ofiarę przy wzroście temperatury wody (**Limnology and Oceanography**, IF = 3,595, pozycja **P18** w załączniku 5). Mój wkład w te badania polegał na zbudowaniu modeli

matematycznych w oparciu o dane z eksperymentów, interpretacji otrzymanych wyników oraz współudziale przy pisaniu artykułu.

Poza prowadzeniem własnych projektów naukowych staram się równolegle pomagać młodym pracownikom Zakładu Zoologii UR. Efektem tych działań jest mój współudział w pracach dotyczących biologii i ekologii kwiczoła *Turdus pilaris* (**Biologia**, IF = 0,696, pozycja **P17** w załączniku 5, **Ornithological Science**, IF = 0.405, pozycja **P19** w załączniku 5).

Do chwili obecnej jestem autorem i współautorem 24 publikacji naukowych, z których 22 są indeksowane w bazie JCR (należą do załącznika A wykazu MNiSW). Sumaryczny Impact Factor tych publikacji to **32.030**. Całkowita liczba punktów wg MNiSW wynosi **660**. W momencie składania wniosku mój indeks Hirscha wynosi **6**. Liczba cytacji wynosi odpowiednio (bez autocytacji): wg WoS 66, wg Scopus 73 i 98 wg Google Scholar (GS uwzględnia cytacje w pozycjach książkowych i monografiach, które nie figurują w Scopus i WoS). Stosunkowo mała liczba cytacji wynika z faktu, że liczne prace należące do mojego dorobku zostały opublikowane w ciągu ostatnich 36 miesięcy, a 4 spośród nich w 2018 roku. Szczegółową listę moich publikacji i ocenę parametryczną dorobku naukowego zamieściłem w załączniku nr 5.

Literatura:

- prace własne cytowane w tekście, wymienione w wykazie opublikowanych prac naukowych (Załącznik 5)

- pozostałe prace:

1. Eggers, S., Griesser, M., Nystrand, M. & Ekman, J. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian Jay. *P. Roy. Soc. B-Biol.Sci.* 273,701–706. 2006.
2. Prokop, P. & Trnka, A. Why do grebes cover their nests? Laboratory and field tests of two alternative hypotheses. *J. Ethol.* 29, 17–22. 2011.
3. Kreisinger, J. & Albrecht, T. Nest protection in mallards *Anas platyrhynchos*: untangling the role of crypsis and parental behavior. *Funct. Ecol.*, 22, 872–879. 2008.
4. Kleindorfer, S. & Hoi, H. Nest predation avoidance: an alternative explanation for male incubation in *Acrocephalus melanopogon*. *Ethology* 103, 619–631. 1997
5. Slagsvold, T. & Lifjeld, J.T. Constraints on hatching asynchrony and egg size in Pied Flycatchers. *J. Anim. Ecol.* 58,837-849. 1989.
6. Clark, A.B. & Wilson, D.S. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology* 56,253-277. 1981.
7. Bollinger, P.B. Bollinger, E.K. and Malecki, R.A. Tests of three hypotheses of hatching asynchrony in the common tern. *Auk* 107 : 696–706. 1990.
8. Stoleson, S.H. and Beissinger, S.R. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited: when is the critical period? *Curr. Ornithol.* 13,191–270. 1995.

9. Cockburn, A. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B* 273,1375–1383. 2006.
10. Parker, G.A. Royle, N.J. Hartley, I.R. Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 357,295–307. 2002.
11. Harrison, F. Barta, Z., Cuthill, I. & Székely T. Conflict and cooperation between parents over care: a meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22,1800-1812. 2009.
12. Collias, N.E. The evolution of nests and nest-building in birds. *Am. Zool.* 4,175- 190. 1964
13. Harrison, H.H. A field guide to birds' nests in the United States east of the Mississippi River. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts. 1975.
14. Heenan, C.B. and Seymour, R.S. The effect of wind on the rate of heat loss from avian cup-shaped nests. *PLoS ONE*, 7, e32252. 2012.
15. Deeming, D.C. Importance of nest type on the regulation of humidity in bird nests. *Avian Biol. Res.* , 4 , 23-31. 2011.
16. Loye, J.E. & Zuk, M. Bird-parasite interactions. Ecology, evolution and behaviour. Oxford: Oxford University Press. 1991.
17. Magrath, R.D. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* 60:335–351. 1991.
18. Pettifor, R.A., Perrins, C.M. & McCleery, R.H. The individual optimization of fitness: variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of great tits *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 70,62-79. 2001.
19. Hurtrez-Bousses, S. Renaud, F. Blondel, J.P. & Galan, M. Effects of ectoparasites of young on parents' behaviour in a Mediterranean population of blue tits. *Journal of Avian Biology* 31,266–269. 2000.
20. Weldon, P.J. & Carroll, J.F.. Vertebrate chemical defense: secreted and topically acquired deterrents of arthropods, pp. 47–75. In: Debbon M. et al., Eds. Insect repellents: principles, methods and uses. *New York: CRC Press*. 2006.
21. Shutler, D. & Campbell, A.A.. Experimental addition of greenery reduces flea loads in nests of a non-greenery using species, the tree swallow *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 38,7–12. 2007
22. Suárez-Rodríguez, M. López-Rull, I. Macías Garcia, C. Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biol. Lett.* 9,20120931. 2013.
23. Rytkönen, S. Koivula, K. & Orell, M. Patterns of per-brood and per-offspring provisioning efforts in the Willow Tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology* 27,21–30. 1996.
24. Loye, J.E. & Carroll, S.P. Ectoparasite behavior and its effects on avian nest site selection *Annals of the Entomological Society of America* 91 (2),159–163. 1998.
25. Bennett, G.F. & Whitworth, T.L. Host, nest and ecological relationships of species of *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae). *Canadian Journal of Zoology* 70,51–61. 1992.
26. Bañbura, J. Perret, P. Blondel, J. Thomas, D.W. Cartan-Son, M. & Lambrechts, M.M. Effects of *Protocalliphora* parasites on nestling food composition in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*: consequences for nestling performance. *Acta Ornithologica* 39,93–103. 2004.
27. Hannam, K. Ectoparasitic blow flies (*Protocalliphora* sp.) and nestling Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*): direct effects and compensatory strategies. *Canadian Journal of Zoology* 84,921–930. 2006.
28. Montgomerie, R.D., & Weatherhead, P.J. Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Q. Rev.Biol.* 63, 167–187. 1988.
29. Martin, T.E. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecol. Monogr.* 65,101–127. 1995.
30. Cheng, Y-R & Martin, T.E. Nest predation risk and growth strategies of Passerine species: grow fast or develop traits to escape risk? *Am. Nat.* 180,285–295. 2012.
31. Hua, F. Sieving, K.E. Fletcher, R.J. & Wright C.A. Increased perception of predation risk to adults and offspring alters avian reproductive strategy and performance. *Behavioural Ecology* 25,509-519. 2014.
32. Redfern, C.P.F. Brood patches. *Ringers' Bulletin* 12, 39-41. 2008.
33. Węgrzyn, E. Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. *J. Avian Biol.* 44,383–389. 2013.

34. Mariette, M.M. & Griffith, S.C. Nest visit synchrony is high and correlates with reproductive success in the wild Zebra finch *Taeniopygia guttata* *Journal of Avian Biology* 43,131–140. 2012.
35. Arnqvist, G. Ran Rowe, L. *Sexual Conflict*: Princeton University Press. 2005.
36. Shouse, B. Conflict over cooperation. *Science* 299,644–646. <https://doi.org/10.1126/science.299.5607.644> PMID: 12560524. 2003.
37. Royle, N.J. Smiseth, P.T. & Kolliker, M. *The evolution of parental care*: Oxford University Press. 2012.
38. Bebbington, K. & Hatchwell, B.J. Coordinated parental provisioning is related to feeding rate and reproductive success in a songbird. *Behavioral Ecology* 27,652–659
39. Raihani, N.J., Nelson-Flower, M.J., Moyes, K., Browning, L.E. & Ridley, A.R. Synchronous provisioning increases brood survival in cooperatively breeding pied babblers. *Journal of Animal Ecology* 79,44–52. 2010
40. Martin, T.E., Scott, J. & Menge, C. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267,2287–2293. 2000.
41. Mainwaring, M.C. & Griffith, S.C. Looking after your partner: sentinel behaviour in a socially monogamous bird. *PeerJ* 1, e83, <https://doi.org/10.7717/peerj.83>. 2013.

Konrad Leniowski