

AGNIESZKA OŻAROWSKA

Stacja Badania Wędrówek Ptaków Uniwersytetu Gdańskiego
Przebendowo, 84-210 Choczewo
e-mail: bioat@univ.gda.pl

BADANIA PREFERENCJI KIERUNKOWYCH PTAKÓW WĘDRUJĄCYCH NOCĄ – TESTY KLATKOWE

WĘDRÓWKI PTAKÓW – CZY WIEMY JUŻ DUŻO?

Wydawałoby się, że dzięki pozornie olbrzymiej wiedzy na temat wędrówek ptaków (gromada Aves) i ponad 100 lat badań, które upłynęły od założenia pierwszej obrączki na dzikiego przedstawiciela tej gromady, potrafimy dobrze przedstawić przebieg migracji na kontynencie europejskim. Szlaki zachodnio-europejski (skandynawsko-iberyjski; atlantycki) i środkowośroziemnomorski (alpejski) uważane są za te główne, wykorzystywane jesienią przez większość ptaków wróblowych (rząd Passeriformes) naszego kontynentu. O wschodnim i południowo-wschodnim (bałkańskim) kierunkach wędrówek tak naprawdę wiemy niewiele ponad to, że istnieją. Dziwonia (*Carpodacus erythrinus*), gąsiorek (*Lanius collurio*), muchołówka mała (*Ficedula parva*), piegża (*Sylvia curruca*) czy słowik szary (*Luscinia luscinia*) to przykładowe gatunki, które korzystają wyłącznie z tych szlaków. Szlak południowo-wschodni wykorzystują również populacje różnych gatunków ptaków ze środkowej i wschodniej części

Europy [np. pokrzewka czarnołbista (*Sylvia atricapilla*), trzcinniczek (*Acrocephalus scirpaceus*), rokitniczka (*Acrocephalus schoenobaenus*)] (MOREAU 1972, ZINK 1973-1985, BERTHOLD i współaut. 1990b za BERTHOLD 1993, GLUTZ i BAUER 1991), a także niektóre populacje z Półwyspu Skandynawskiego [piecuszek *Phylloscopus trochilus* (HEDENSTRÖM i PETERSSON 1984, 1987); rudzik *Erithacus rubecula* ze Szwecji, Finlandii, a także północnej Rosji (NORDSTRÖM 1963, ERARD 1966, RENDAHL 1966, PAYEVSKY 1971, PETERSSON i współaut. 1990)]. Bardzo prawdopodobne wydaje się, że na obszarze Bliskiego Wschodu szlak ten może łączyć się z kolejnym, prowadzącym z obszarów azjatyckich. Trasa „południowo-wschodnia” może być zatem równie ważna jak wymienione już trasy „zachodnie”. Niestety na uzyskanie większej liczby wiadomości powrotnych¹ z obszaru Bliskiego i Środkowego Wschodu, Syberii, basenów Morza Czarnego i Kaspijskiego, trudno było do niedawna² liczyć.

METODY TERENOWE W BADANIACH WĘDRÓWEK PTAKÓW

Wśród metod terenowych stosowanych w badaniach wędrówek ptaków do najpowszechniejszych należy odławianie i indywidualne znakowanie poszczególnych osobników – głównie za pomocą metalowych ob-

raćzek. Analiza wiadomości powrotnych wyjaśniła szereg zagadnień dotyczących migracji tych zwierząt. Jednak badacz musi zdawać sobie sprawę z obciążeń, jakimi obarczony jest tego typu materiał. Do podstawowych należy

¹Wiadomość powrotna to informacja o ponownym stwierdzeniu zaobraczkowanego ptaka.

²W 1996 r. utworzono międzynarodową sieć stacji ornitologicznych SEEN („SE European Bird Migration Network”), której celem są wszechstronne badania wędrówek ptaków na szlaku południowo-wschodnim wiodącym z Europy i zachodniej Syberii, poprzez obszary Bliskiego Wschodu na zimowiska do Afryki Wschodniej i Południowej. Koordynatorem sieci jest Stacja Badania Wędrówek Ptaków Uniwersytetu Gdańskiego.

to, że rozmieszczenie uzyskanych wiadomości powrotnych nie jest losowe, gdyż, zarówno czasowo jak i przestrzennie, zróżnicowana jest wykrywalność zaobrączkowanych ptaków. Do wielu czynników, które na to wpływają należą: zagęszczenie ludności, poziom świadomości przyrodniczej danego społeczeństwa, sytuacja polityczna w określonym regionie, aktywność obrączkarzy i obserwatorów ptaków na danym obszarze (również jej zmienność w czasie), zróżnicowanie geograficzne i czasowe czynników wpływających na śmiertelność ptaków, zwłaszcza myślistwo (PAYEVSKY 1973, BUSSE i KANIA 1977, PERDECK 1977, BUSSE 1981a, KANIA i BUSSE 1987). Z innych czynników wpływających bezpośrednio na wykrywalność obrączkowanych osobników wymienić można wydawałoby się tak błahe szczegóły, jak miejsce na nodze ptaka, w którym zakładana jest obrączka czy adres, który jest na niej podany (SALES 1973). W konsekwencji brak wiadomości powrotnych z jakiegoś obszaru wcale nie musi oznaczać, że badany gatunek nie wędruje przez ten rejon. W przypadku drobnych ptaków wróblowych poważny problem stanowi bardzo niska wykrywalność zaobrączkowanych osobników, znacznie niższa niż u większych gatunków ptaków czy gatunków łownych. BUSSE (2000a) podaje, że w przypadku rudzika, jednego z najliczniej obrączkowanych gatunków na stacjach „Akcji Bałtyckiej”³, na ponad 200 000 osobników zaobrączkowanych w latach 1960–1996, uzyskano mniej niż tysiąc wiadomości powrotnych, co daje wykrywalność obrączkowanych ptaków na poziomie 0,46%. W praktyce oznacza to, że musi być schwytana i zaobrączkowana bardzo duża liczba osobników. Jest to zadanie czasochłonne, które wymaga ogromnego nakładu pracy ze strony zespołu badawczego. Musi ponadto upłynąć wiele lat zanim liczba wiadomości powrotnych będzie umożliwiała przeprowadzenie jakiegokolwiek analizy na poziomie gatunkowym (w cytowanym przykładzie upłynęło ponad 30 lat, aby uzyskać tak obszerny materiał!).

Pozostałe metody badania wędrowek ptaków stanowią zwykle uzupełnienie informa-

cji zebranych na podstawie obrączkowania migrantów, np. umożliwiając oszacowanie intensywności migracji czy zbadanie kierunków przelotu w danym rejonie. Do metod tych należą, między innymi, badania prowadzone za pomocą radaru (np. szereg prac przeprowadzonych przez badaczy szwajcarskich, m.in. BRUDERER 1971 czy z nowszych BRUDERER i współaut. 2000, KOMENDA-ZEHNDER i współaut. 2002 oraz badaczy amerykańskich, np. WILLIAMS 1985) oraz bezpośrednio obserwacje – zarówno dziennej wędrówki (BUSSE i współaut. 2002), jak i liczenia ptaków wędrujących nocą – przelatujących w silnym świetle reflektora bądź na tle tarczy Księżycy (ZEHTINDJIEV i LIECHTI 2003). Niestety, z wyjątkiem bezpośrednich obserwacji w ciągu dnia oraz nocą w świetle reflektora, w badaniach tych nie jest możliwa identyfikacja przelatującego gatunku, co stanowi znaczne ograniczenie możliwości analizy uzyskanego materiału.

Szybki postęp techniczny i rozwój systemów komunikacji oraz miniaturyzacja urządzeń elektronicznych umożliwiły wprowadzenie rozwiązań technicznych, z których rozwojem i upowszechnieniem badacze wędrowek ptaków mogą wiązać duże nadzieje. Na przykład nadajniki satelitarne umożliwiają bardzo dokładne śledzenie trasy migracji danego osobnika. Jednak jak dotąd, ze względu na ograniczenia techniczne, metoda ta jest stosowana w przypadku badań nad dużymi gatunkami ptaków [jastrzębiowate Accipitridae, rybołowy Pandionidae (MEYBURG i współaut. 1996); żurawie *Grus vipio* (HIGUCHI i współaut. 1996); czy bociany *Ciconia ciconia* (BERTHOLD i współaut. 2002)]. Jej wysokie koszty powodują ponadto, że liczba znakowanych w ten sposób osobników jest ograniczona. W przypadku prac poświęconych różnicowaniu populacyjnemu migrantów, przyszłość może należeć do popularnych obecnie badań nad izotopami trwałymi (np. CHAMBERLAIN i współaut. 2000) oraz badań nad polimorfizmem markerów genetycznych, allozymami czy wreszcie sekwencjami DNA (np. BENSCH i współaut. 1999, WENNERBERG 2001). Przegląd nowoczesnych metod ba-

³Akcja Bałtycka jest trwającym już ponad 40 lat programem badania wędrowek ptaków, szczególnie wróblowych. Rodowód Akcji wywodzi się z obozów studenckiego Koła Naukowego Biologów Uniwersytetu Warszawskiego, obecnie od wielu lat organizowana jest przez Stację Badania Wędrowek Ptaków Uniwersytetu Gdańskiego. Prace prowadzone są wiosną oraz jesienią na dwóch stacjach terenowych. Migrujące ptaki chwytane są w specjalne sieci ornitologiczne, obrączkowane, mierzone, a w przypadku niektórych gatunków prowadzone są dodatkowe badania w ramach realizowanych projektów. Problematyka badawcza Stacji obejmuje kompleksowe badania wędrowek ptaków – strategii migracji, zróżnicowań populacyjnych i biometrycznych oraz wieloletnich trendów liczebności migrantów (monitoring).

dawczych oraz możliwości ich zastosowania można znaleźć w specjalnym wydaniu czaso-

pisma *Ardea* z roku 2001 (GAUTHIER-CLERC i LE MAHO 2001, WILSON 2001).

MECHANIZMY ORIENTACJI I NAWIGACJI PTAKÓW – TESTY KLATKOWE

Odrębnym zagadnieniem w badaniach wędrowek ptaków są mechanizmy rządzące tym zjawiskiem oraz orientacją i nawigacją migrantów. Mechanizmy te bada się przeprowadzając różnego rodzaju eksperymenty. Ma to miejsce najczęściej w warunkach laboratoryjnych, na osobnikach, które na czas badań, zwykle wynoszący co najmniej jeden sezon wędrowkowy (kilka miesięcy), trzymane są w warunkach hodowlanych. Mogą to być ptaki dorosłe (łac. *adultus*) i młode (łac. *immaturus*) pochodzące z konkretnej populacji lęgowej bądź schwytane podczas migracji lub pisklęta odłowione z populacji dzikich, a później hodowane przez człowieka. Badania laboratoryjne, w kontrolowanych warunkach, stały się podstawą studiów nad mechanizmami orientacji i nawigacji ptaków. Rozkwit tej dziedziny nastąpił po wprowadzeniu rozmaitych typów klatek, w których rejestrowano zachowanie testowanych osobników (np. klatka Kramera czy Emlena) (KRAMER 1952, EMLEN i EMLEN 1966). Badania te wykorzystują tzw. niepokój wędrowkowy ptaków (w literaturze obcojęzycznej często

stosuje się pochodzący z języka niemieckiego termin *Zugunruhe*), szczególnie łatwy do zaobserwowania u migrantów nocnych. Według definicji „jest to stan fizjologiczny objawiający się u ptaków trzymanyh w niewoli zwiększeniem aktywności ruchowej, intensywnymi próbami zerwania się do lotu [...]” (BUSSE 1991), a także bardzo szybkimi o niskiej amplitudzie uderzeniami skrzydeł, co prawdopodobnie odpowiada aktywnej fazie lotu (BERTHOLD 1996) (Ryc. 1). To charakterystyczne zachowanie po raz pierwszy opisał Naumann (za BERTHOLD 1993), natomiast KRAMER (1952) zauważył, że zachowanie to jest ukierunkowane.

Późniejsi badacze stwierdzili, że większość aktywności ruchowej badanych migrantów jest ukierunkowana i zgodna z kierunkiem migracji danego gatunku (GWINNER i WILTSCHKO 1978 za BERTHOLD 1996; HELBIG 1992a, b; HELBIG i współaut. 1989; MUNRO i współaut. 1993). HELBIG (1992a) udowodnił, że wyniki testów orientacyjnych prowadzonych w okresie migracji są zgodne z analizowanym rozkładem wiadomości powrotnych

290

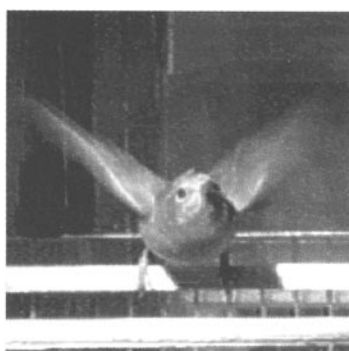


Abb. 2.3 – Fig. 2.3

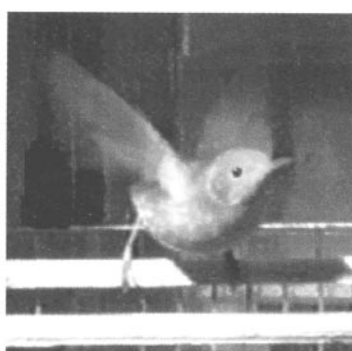


Abb. 2.4 – Fig. 2.4

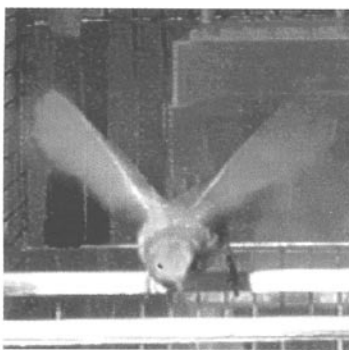


Abb. 2.5 – Fig. 2.5

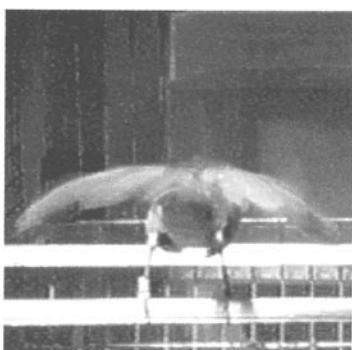


Abb. 2.6 – Fig. 2.6

Ryc. 1. Niepokój wędrowkowy obserwowany u pokrzewki czarnołbistej. Zdjęcia wykonano nocą, w podczerwieni (wg BERTHOLDA i współaut. 2000).

gatunku, czyli odzwierciedlają „genetycznie zakodowane preferencje kierunkowe”. Dzięki temu, że praca ta była prowadzona na osobnikach pochodzących z populacji wędrujących na różne zimowiska, autor ten wykazał ponadto, że testy klatkowe umożliwiają badanie zróżnicowania populacyjnego wędrujących ptaków pod względem kierunku migracji. W cytowanych pracach testy prowadzono wyłącznie na ptakach wróblowych, ale metoda ta okazała się równie dobrą także w przypadku przedstawicieli innych grup systematycznych, np. biegusa zmiennego z rzędu siewkowych (SANDBERG i GUDMUNDSSON 1996). Porównanie z innymi metodami, na przykład badaniami prowadzonymi za pomocą radaru (HILGERLOH 1988, 1989a, b; NIEVERGELT i współaut. 1999) czy obserwacjami wędrujących ptaków na tle tarczy Księżyca (ZEHTINDJIEV i LIECHTI 2003, ZEHTINDJIEV i współaut. 2003), wykazało zgodność obserwowanych kierunków przelotu i preferencji kierunkowych testowanych osobników.

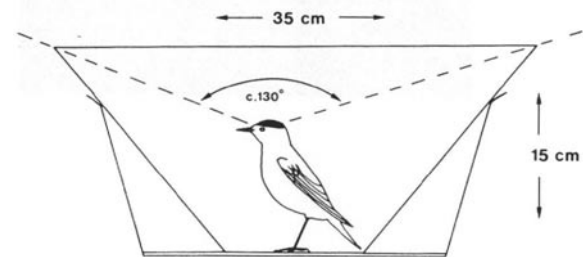
Na podstawie testów klatkowych wykazano również, że początek okresu niepokoju wędrowkowego pokrywa się z terminem odlotu właściwym dla populacji, z której pochodziły testowane ptaki (BERTHOLD 1996). Czas jego trwania odpowiada długości czasu wędrowki danego gatunku i jest związany z dystansem, który ten gatunek pokonuje (GWINNER 1968, BERTHOLD i QUERNER 1988). Warto jednak, za GWINNEREM i CZESCHLIKIEM (1978), podkreślić, że są to pewne uproszczenia. Badacze ci zwrócili bowiem uwagę, że taka zgodność charakteryzuje przede wszystkim migranty dalekodystansowe i to osobniki młode, które po raz pierwszy podjęły jesienną wędrowkę.

Obecnie wiemy, że niepokój wędrowkowy powtarza się cyklicznie w określonych porach roku i, przynajmniej w pewnym zakresie, jest kontrolowany przez endogenne „zegar” osobnika, a konkretnie roczny cykl biologiczny; ponadto, podobnie jak wiele pozostałych zachowań ptaków związanych z okresem wędrowki, jest on kodowany genetycznie (BERTHOLD 1983, 1996; BERTHOLD i współaut. 1990a; BERTHOLD i PULIDO 1994).

Gdy zostało udowodnione, że zachowanie dzikich ptaków gatunków wędrownych, przetrzymywanych w niewoli podczas sezonu migracyjnego, odzwierciedla zachowanie osobników w warunkach naturalnych, doświadczenia prowadzone w kontrolowanych warunkach

w klatkach orientacyjnych⁴ stały się istotnym elementem badań dotyczących mechanizmów kontrolujących wędrowkę migrantów. Za prekursora współczesnych studiów poświęconych orientacji i nawigacji ptaków uważa się Gustava Kramera. W swych badaniach nad szpakami (*Sturnus vulgaris*) (KRAMER 1952), których wyniki zasugerowały, że ptaki wykorzystują w orientacji położenie Słońca, zastosował okrągłą klatkę. Klatka miała dno wykonane z pleksiglasu, stała na specjalnej ramie na środku okrągłego pokoju, a obserwator leżał pod nią i notował kierunek ruchu badanego ptaka z dokładnością do 45°. W kolejnych doświadczeniach klatka została umieszczona w okrągłym namiocie i wyposażona w dwanaście karmników rozmieszczonych równomiernie na jej obwodzie; tylko w kilku, losowo wybranych, ptakom podawano pokarm. Na zewnątrz namiotu umieszczono reflektor, który był „sztucznym Słońcem”. Ruch testowanych osobników rejestrowała kamera.

Najprostszym i obecnie najchętniej stosowanym modelem jest klatka Emlena (Ryc. 2) oraz jej zmodyfikowane formy (RABØL 1979).



Ryc. 2. Schematyczny przekrój przez klatkę Emlena.

Podano wymiary klatki oraz zakres pola widzenia testowanego ptaka (wg HELBIGA 1992b).

Klatka ma kształt lejki. Pochyłe ścianki pierwotnie były zrobione z papieru, natomiast na dnie znajdowała się poduszeczka nasączona tuszem. Później klatki te wyłożone były papierem korektorskim, który ptak ściera skacząc na pochyłe ścianki. Po zakończonym teście zadrapania pazurami liczone są na podświetlonym ekranie. Współcześnie niektórzy badacze zastosowali także skomputeryzowany system umożliwiający automatyczne zliczanie tych śladów (SANDBERG i współaut. 1988, BERTHOLD 1996) czy wręcz całe układy klatek połączonych z urządzeniami rejestrującymi (WALLRAFF i GELDERLOOS 1978).

⁴W niniejszym artykule świadomie pominięto opisy przykładowych klatek, w których rejestrowany jest jedynie poziom niepokoju migracyjnego.

TESTY KLATKOWE A BADANIA TERENOWE

Przy tak stosunkowo dobrze poznanym zachowaniu, dobrze opracowanej technice jego badania, trochę zaskakuje bardzo ograniczona liczba studiów terenowych, dotyczących preferencji kierunkowych ptaków chwypanych podczas migracji na licznych stacjach regularnie prowadzących obrączkowanie migrantów. Oczywiście lukę tę niekiedy wypełniają, ale tylko do pewnego stopnia, badania przy użyciu radaru oraz bezpośrednio obserwacje prowadzone w ciągu dnia oraz nocą, dzięki którym możliwe jest poznanie ogólnych kierunków migracji na danym obszarze. Być może przyczyną rzadkiego stosowania testów z wykorzystaniem klatek orientacyjnych w warunkach terenowych (zwykle bardzo skromnych i z samej natury rzeczy narzucających pewne ograniczenia) jest przyjmowana dotychczas technika eksperymentu. Ptaki schwypane

wcześniej rano bądź w godzinach popołudniowych testowano nocą, co pociągało za sobą konieczność przetrzymywania osobników wybranych do testów przez wiele godzin. Taka procedura wynikała z tego, że nocą nie jest możliwy odlów wędrujących wróblowych – ptaki te wędrują zbyt wysoko⁵.

Poza tym wśród rozmaitych klatek stosowanych w badaniach orientacyjnych większość jest dość skomplikowana i wymaga dodatkowego sprzętu rejestrującego zachowanie ptaków. Jedynie zastosowanie najprostszej – klatki Emlena – umożliwiło badaczowi przeprowadzenie testów w takich warunkach. Jednak, być może, ze względu na żmudne i bardzo czasochłonne zliczanie wyników testów, co znacznie ogranicza liczbę testowanych ptaków, nie jest to metoda popularna.

KLATKA BUSSEGO – Z LABORATORIUM NA STACJĘ TERENOWĄ

W ornitologii, podobnie jak i w innych dziedzinach nauki, wciąż poszukuje się nowych metod, które uzupełniłyby zgromadzoną dotychczas wiedzę i byłyby „narzędziem” komplementarnym do metod już stosowanych. Szczególnie trudne okazuje się opracowanie metody terenowej, która poza wymogami stawianymi każdej metodzie badań musi być jednocześnie wystarczająco prosta do stosowania w takich warunkach. I tak, w 1995 r., polski naukowiec, prof. Przemysław Busse, zaproponował nową technikę badania preferencji kierunkowych nocnych migrantów oraz kolejny, tym razem wyjątkowo prosty, model klatki orientacyjnej (Ryc. 3).

Jest to okrągła klatka o średnicy 36 cm i wysokości 10 bądź 12 cm (wyższe klatki stosowane są podczas testów z większymi gatunkami ptaków, np. śpiewakiem *Turdus philomelos*). Ściana boczna podzielona jest pionowymi pręcikami na osiem równych sektorów; przed testem naciągana jest na nią przezroczysta folia spożywcza, która mocowana jest za pomocą bezbarwnej taśmy klejącej. Wierzch klatki pokryty jest siatką o oczku 10 x 10 mm. Siatka ta jest mocno naciągnięta, a oczko jest wystarczająco drobne, by żaden testowany ptak przypadkowo nie zaplątał się w nią. W czasie testu klatka stawiana jest na podstawie ułożonej bezpośrednio

na ziemi. Podstawa wykonana jest z materiału zapewniającego stabilność testowanemu osobnikowi – ptak nie ślizga się, a jej wymiar przekracza nieco średnicę klatki. W czasie testu cały zestaw znajduje się wewnątrz jednolitego walca o neutralnym kolorze, o średnicy 110 cm i wysokości 40 cm, która może być zwiększona ze względu na warunki panujące na danym terenie (patrz niżej). Walec ten pełni funkcję ekranu, który powoduje, że testowany ptak widzi jedynie wycinek nieba bezpośrednio nad zestawem orientacyjnym, nie może natomiast widzieć żadnych elementów topograficznych, które mogłyby wpływać na jego zachowanie, tj. drzew, linii wysokiego napięcia, itp. Na zewnątrz ekranu za pomocą palika (niewidocznego dla testowanego ptaka) zaznaczony jest kierunek północny. Oczywiście przed każdym testem klatka musi także być prawidłowo zorientowana – zadanie to ułatwia inny kolor jednego z prętów dzielących ścianę boczną na sektory.

W dotychczasowych badaniach testy orientacyjne na nocnych migrantach prowadzono wyłącznie nocą. Założenie to wydawało się oczywiste i wynikało z tego, że właśnie o tej porze doby ptaki te wędrują. Należy jednak pamiętać, że przyjęty podział na migranty dzienne i nocne jest umowny. Migranty dzienne z reguły wędrują w ciągu dnia, a wyjątkowo nocą

⁵Wyjątkowo na rosyjskiej stacji obrączkowania ptaków „Rybacy” położonej na Mierzei Kurońskiej stosuje się specjalne wysokie sieci (BOLSHAKOV i współaut. 2000), jednak liczba odławianych w ten sposób osobników jest niewielka.



Ryc. 3. Klatka Bussego (rysunek schematyczny wg BUSSEGO 2000b).

(Busse inf. ustna). Natomiast migranty nocne w szczycie wędrówki mogą wędrować zarówno dniem, jak i nocą (ALERSTAM 1990, BUSSE

1995, BERTHOLD 1996, REMISIEWICZ i BAUMANIS 1996). Można więc założyć, że u tej grupy ptaków zachowanie kierunkowe charakterystyczne dla okresu migracji powinno się ujawniać bez względu na porę doby. BUSSE (1995), w swym artykule wprowadzającym nową technikę zbierania materiału, zaproponował prowadzenie testów na nocnych migrantach w ciągu dnia. W badaniach pilotażowych ptaki testowane były w obu porach doby. Badacz udowodnił, że w przypadku typowego nocnego migranta – rudzika, rozkład kierunków wskazywanych przez osobniki testowane nocą i w ciągu dnia nie różniły się istotnie. Natomiast w ciągu dnia ptaki były bardziej aktywne oraz silniej ukierunkowane. Wyniki tych badań potwierdzili później na obszerniejszym materiale NOWAKOWSKI i MALECKA (1999), a także OŻAROWSKA i YOSEF (2004), tym razem porównując zachowanie różnych gatunków migrantów oraz wyniki testów prowadzonych na tych samych osobnikach w dwóch typach klatek – Emlena oraz Bussego.

W badaniach, których głównym celem jest poznanie kierunków wędrówki na danym obszarze, prowadzenie testów w ciągu dnia nie wpływa więc zasadniczo na zachowanie kierunkowe nocnych migrantów. Ptaki schwytane w ciągu dnia nie muszą być ponadto przetrzymywane przez dłuższy czas w sztucznych dla nich warunkach. Konsekwencją jest także zwiększenie liczby przeprowadzonych testów, a więc w efekcie zebranie znacznie obszerniejszego materiału. Przy użyciu tej klatki, w ciągu jednego sezonu badawczego (jesienią: połowa sierpnia – koniec października) dla gatunku licznie chwytanego na danej stacji badawczej, jedna osoba może przeprowadzić około 300 testów⁶.

Dla porównania w pracach, w których wykorzystano klatkę Emlena przeciętnie wykonano około 50, maksymalnie 100 testów (SANDBERG i współaut.1988).

ZACHOWANIE MIGRANTÓW W KLATKACH ORIENTACYJNYCH - DEZORIENTACJA CZY WIELOMODALNOŚĆ?

Prosty model klatki Bussego zapewnia łatwość wykonywania testów, a przyjęta technika umożliwia zebranie dużej ilości danych. Zastosowanie tej klatki w badaniach preferencji kierunkowych migrantów umożliwiło więc uzyskanie niedostępnego do tej pory obszernego materiału. Jego analiza wskazała

na nowe zjawisko – ptaki testowane w klatkach orientacyjnych wykazują zróżnicowany model zachowań kierunkowych. Testowane osobniki mogą wskazywać jeden bądź kilka preferowanych kierunków (!)⁷.

Analizę wykonano na podstawie kilku tysięcy testów prowadzonych na trzech ga-

⁶W ciągu 10 lat badań na polskiej stacji terenowej „Bukowo” przeprowadzono prawie 2,5 tysiąca testów na rudziku.
⁷Przyjęto określenie „modalność” zachowania – gdy osobnik preferuje jeden kierunek mówimy o jednomodalności, gdy dwa jest to dwumodalność itd.

tunkach nocnych migrantów (rudzik, piegża, pokrzewka czarnołbista) na dwóch stacjach terenowych (Bukowo 54°28'N, 16°25'E, Polska; Eilat 29°33'N, 34°57'E, Izrael), a także na podstawie testów prowadzonych w dwóch różnych typach klatek orientacyjnych – Emlena i Bussego. BUSSE i TROCINSKA (1999) oraz OŻAROWSKA (2005) zaproponowali więc przyjęcie nowych podstaw teoretycznych, a mianowicie zaakceptowanie wielomodalności zachowania osobników testowanych w klatkach i wprowadzili odmienną od dotychczasowej procedurę obliczeniową. Badacze udowodnili na podstawie analizy preferencji kierunkowych różnych gatunków, że jeżeli dana grupa migrantów wskazuje jeden kierunek migracji, zaproponowana metoda opracowania danych prowadzi do uzyskania wyników porównywalnych z metodą stosowaną dotychczas⁸.

Natomiast, gdy mamy do czynienia z gatunkiem o skomplikowanym systemie migracji, w przypadku którego osobniki należące do różnych populacji wędrowkowych kierują się na odmienne lęgowiska, analizowany obraz modelu zachowania testowanych migrantów będzie przedstawiał skomplikowany

układ. W takim przypadku metoda standardowa zawodzi i eliminuje z analizy tego typu warianty prowadząc do fałszywych wniosków.

Warto podkreślić, że zachowanie „wielomodalne” migrantów jest obserwowane w warunkach naturalnych – na przykład zjawisko wędrowki w kierunku „przeciwnym” (ang. reversed migration) do standardowego dla danego sezonu było obserwowane przez wielu ornitologów (RICHARDSON 1978; BUSSE 1981b; SANDBERG i współaut. 1988; FRANSSON i STOLT 1993; KESSON i współaut. 1996; REMISIEWICZ i BAUMANIS 1996; ZEHNDER i współaut. 2001, 2002; KOMENDA-ZEHNDER i współaut. 2002). Jedynie w opracowaniu SANDBERGA i współaut. (1988) materiałem wyjściowym do analizy były testy w klatkach orientacyjnych. Pozostałe prace oparte są o wyniki badań z użyciem radaru, urządzeń wykorzystujących podczerwień bądź analizę wiadomości powrotnych. Może to być kolejny argument świadczący o tym, że standardowa metoda obliczeniowa stosowana dotychczas do opracowania danych uzyskanych w testach klatkowych powoduje wykluczenie pewnej grupy osobników z analizy.

OD TEORII DO PRAKTYKI

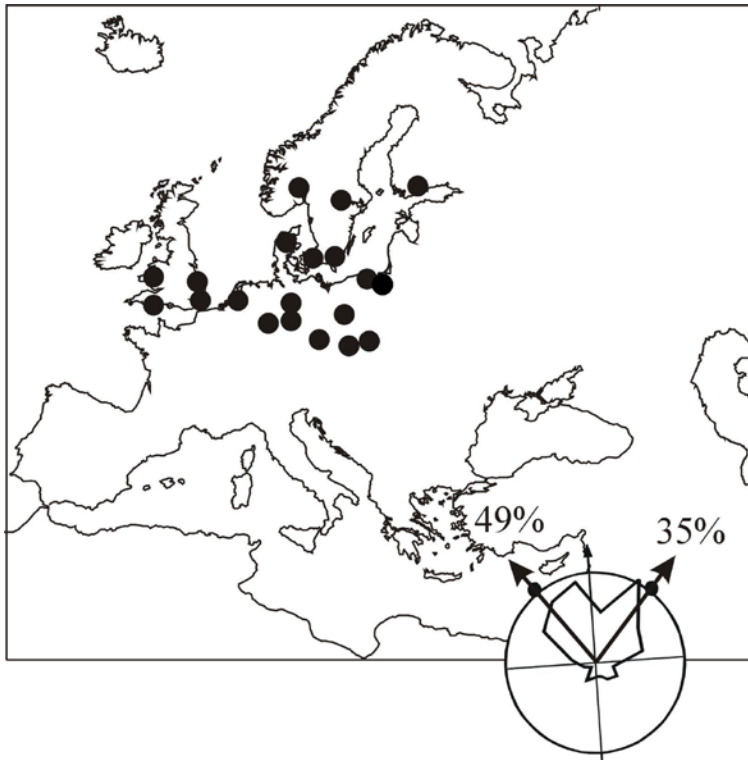
Przyjrzyjmy się wynikom opracowania przygotowanego na podstawie testów przeprowadzonych w klatce Bussego, zgodnie z techniką zaproponowaną przez autora, a opracowanych za pomocą nowej metody obliczeniowej uwzględniającej wielomodalność zachowania testowanych osobników. Badania prowadzono wiosną 1999 r. na izraelskiej stacji Eilat. Stacja jest zlokalizowana na południowo-wschodnim szlaku migracji. Każdego roku tysiące migrantów z Północnej Afryki przelatuje nad tym terenem podczas wiosennej i jesiennej wędrowki; wiele z nich zatrzymuje się by odpocząć i uzupełnić zapasy energetyczne. Cały obszar położony jest na północnym krańcu Zatoki Akaba, na skraju niemal nieprzerwanego pasa pustyń Sahelu, Sahary i Synaju, obejmującego około 2500 km. Rycina 4 przedstawia wyniki testów prowadzonych na piegży oraz ich porównanie z rozmieszczeniem wiadomości powrotnych uzyskanych dla tego gatunku.

Wyniki wskazują na dwa główne kierunki migracji tego gatunku, z których jeden, przy-

padający w sektorze północno-zachodnim, jest potwierdzony przez wiadomości powrotne i wydaje się dominować. Odpowiada on prawdopodobnie kierunkowi wędrowki ptaków pochodzących z obszaru Europy. Gatunek ten jest wyjątkowy, gdyż cała populacja europejska przemieszcza się na zimowiska położone we wschodniej części Afryki, na południe od Sahary. Tym samym, piegża nie wykazuje na tym terenie rozdziału populacyjnego obserwowanego u wielu innych gatunków, np. u blisko spokrewnionej pokrzewki czarnołbistej. Kolejnym potwierdzeniem tej tezy jest piegża, zaobrazczowana w Palestynie 14 kwietnia 2000 r. i 12 maja tego samego roku, schwytana na stacji terenowej Akcji Bałtyckiej „Hel” położonej w pobliżu miejscowości Kuźnica na Półwyspie Helskim.

Z kolei, drugi ze stwierdzonych kierunków nie jest potwierdzony przez żadną wiadomość powrotną. Należy jednak pamiętać, że brak informacji z obszarów Bliskiego Wschodu, Turcji czy Rosji, nie musi wcale oznaczać, że ptaki tam nie wędrują. Na ten

⁸Podstawą tej metody jest uśrednianie kierunków wskazywanych przez testowane osobniki oraz analizowaną grupę migrantów. Tego typu procedura obliczeniowa jest prawidłowa wyłącznie w przypadku rozkładów jednomodalnych, zastosowanie jej do rozkładów wielomodalnych jest błędem.



Ryc. 4. Porównanie preferencji kierunkowych piegży (N = 195) testowanych na stacji Eilat podczas wiosennej migracji 1999 r. oraz rozmieszczenia wiadomości powrotnych uzyskanych dla tego gatunku (wg BUSSEGO 2000a, zmodyfikowana).

(● - średnie wartości kątowe kierunków dominujących policzono w dwu północnych sektorach róży wiatrów: NW i NE oraz podano ich udział procentowy w całym rozkładzie)

obraz wpływają rozmaite czynniki powodujące niską wykrywalność zaobraczkowanych osobników, omówione nieco dokładniej na początku niniejszej pracy. Ten hipotetyczny kierunek wędrówki potwierdzają obserwacje osobników pochodzących ze wschodnich podgatunków piegży (*Sylvia curruca blythi*, *S. c. caucasica*, *S. c. halimodendri*) zasiedlających obszary Bliskiego Wschodu, Turcji, środkowej i wschodniej Syberii. Ptaki te były chwywane na stacji Eilat w okresie wędrów-

ki (MORGAN i SHIRIHAI 1997 – praca podsumowująca wyniki dziesięciu lat badań na tej stacji). Szczegółowe analizy związków między obserwowanymi preferencjami kierunkowymi testowanych ptaków oraz dynamiką przelotu gatunku, a także analiza danych biometrycznych testowanych osobników przeprowadzone w pracy OŻAROWSKIEJ (2005), dostarczyły kolejnych argumentów na poparcie tej tezy.

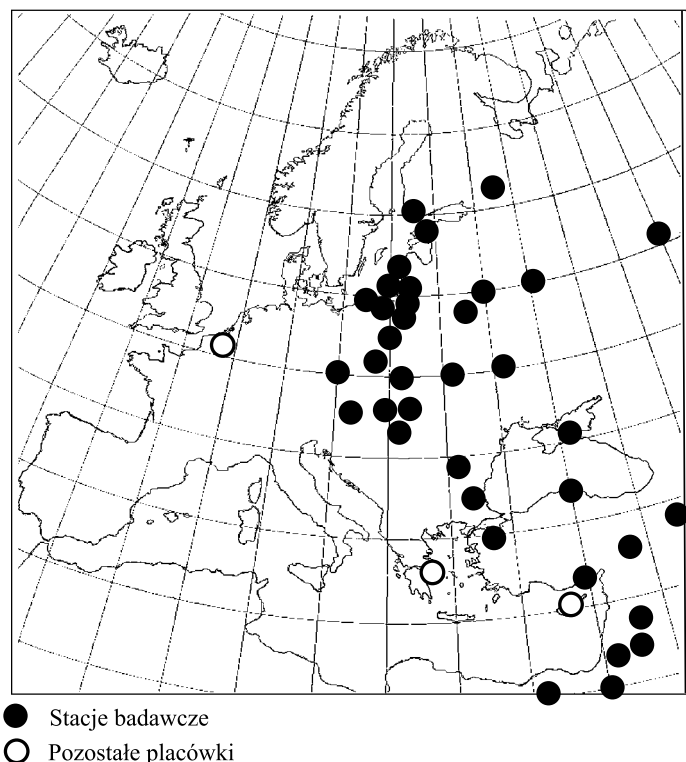
SEEN⁹

Badanie preferencji kierunkowych migrantów z użyciem klatki Bussego jest jedną z metod włączonych do standardu prac prowadzonych na stacjach ornitologicznych należących do wspomnianej już sieci SEEN. Zrzesza ona obecnie ponad 40 stacji i zespołów badawczych z 20 krajów – od Finlandii po Afrykę Południową i od Grecji po Kazachstan (Ryc. 5).

Wiele placówek ma długoletnie doświadczenie badawcze, ale są i takie, które dzięki aktywności sieci SEEN powstały – stacje w Turcji, Jordanii, Egipcie. Wszechstronne, zstandardyzowane i skoordynowane badania

mają doprowadzić do poznania roli, jaką pełni południowo-wschodni szlak wędrówki w systemie migracji ptaków obejmującym Palearktykę i Afrykę, a także strategii migracji gatunków/populacji wędrujących właśnie wzdłuż tego szlaku. Testy klatkowe, które doskonale uzupełniają wiedzę o wędrówkach ptaków na obszarach, gdzie prace prowadzone są od wielu lat, stają się niezastąpionym narzędziem wszędzie tam, gdzie badania prowadzone są po raz pierwszy. Dzięki tej metodzie uzyskujemy informacje, na zebranie których musielibyśmy poświęcić co najmniej dziesięciolecie.

⁹SEEN: ang. see what have never been seen before – w nieco dowolnym tłumaczeniu: zobaczyć to, czego dotychczas nie zauważano.



Ryc. 5. Międzynarodowa sieć stacji ornitologicznych SEEN („SE European Bird Migration Network”).

Na mapie nie umieszczono stacji położonych daleko na wschodzie: Omsk (Rosja), Chokpak (Kazachstan) oraz południu: Asuan i Sharm El Sheikh (Egipt), SAFRING (RPA).

PODSUMOWANIE

Na podstawie przytoczonych w tym artykule opracowań można stwierdzić, że testy klatkowe mogą być metodą stosowaną w pracach dotyczących migracji ptaków. Metoda ta znajduje zastosowanie w badaniach poświęconych poznaniu mechanizmu orientacji i nawigacji, ale również w opracowaniach na temat zróżnicowania kierunków wybieranych przez migranty. Niestety faktem jest, że do niedawna w drugim z wymienionych kierunków badań była wykorzystywana rzad-

ko. Wydaje się, że metoda analizy preferencji kierunkowych nocnych migrantów oparta o nowe podstawy teoretyczne (wielomodalność zachowania ptaków testowanych w klatkach orientacyjnych), uwzględniająca technikę zaproponowaną przez BUSSEGO (1995), która umożliwi zebranie obszernego materiału w warunkach terenowych, może doprowadzić do wykorzystywania tego typu badań w szerszym niż dotychczas zakresie.

STUDIES OF NIGHT MIGRANTS' DIRECTIONAL PREFERENCES – ORIENTATION CAGE TESTS

Summary

Different publications cited in this paper proved that orientation cage tests could be used in bird migration studies. This method was commonly applied in bird orientation and navigation mechanism studies, and far less often in the analyses that focused on migration direction differentiation at local/regional scales. The reasons for such a situation could be complicated by very expensive equipment used,

or a laborious study technique. It can be that the method of studying night migrants' directional preferences based on new theoretical principles (multimodal behaviour of birds tested in orientation cages) with the use of a technique proposed by Busse (1995) that allows a researcher to collect large data sets under natural conditions, will become popular and finally change this situation.

LITERATURA

ALERSTAM T., 1990. *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
ÅKESSON S., KARLSSON L., WALINDER G., ALERSTAM T., 1996. *Bimodal orientation and the occurrence of temporary reverse bird migration during autumn in south Scandinavia*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38, 293–302.

BENSCH S., ANDERSSON T., KESSON S., 1999. *Morphological and molecular variation across a migratory divide in willow warblers, *Phylloscopus trochilus**. *Evolution* 53, 1925–1935.
BERTHOLD P., 1983. *Genetic basis of bird migration*. *Ornis Fenn. Suppl.* 3, 14–16.
BERTHOLD P., 1993. *Bird Migration. A general survey*. Oxford University Press, Oxford.

- BERTHOLD P., 1996. *Control of bird migration*. Chapman & Hall, London.
- BERTHOLD P., QUERNER U., 1988. *Was Zugunruhe wirklich ist-eine quantitative Bestimmung mit Hilfe von Video-Aufnahmen bei Infrarotlichtbeleuchtung*. J. Ornithol. 129: 372-375.
- BERTHOLD P., PULIDO F., 1994. *Heritability of migratory activity in a natural bird population*. Proc. R. Soc. Lond. B 257, 311-315.
- BERTHOLD P., MOHR G., QUERNER U., 1990a. *Steuerung und potentielle Evolutionsgeschwindigkeit des obligaten Teilziehverhaltens: Ergebnisse eines Zweiweg-Selektionsexperiments mit der Mönchsgrasmücke (Sylvia atricapilla)*. J. Ornithol. 131, 33-45.
- BERTHOLD P., QUERNER U., SCHLENKER R., 1990b. *Die Mönchsgrasmücke*. Die Neue Brehm-Bücherei 603. Wittenberg Lutherstadt.
- BERTHOLD P., FIEDLER W., QUERNER U., 2000. *Die Zugunruhe bei Vögeln - eine Darstellung nach Videoaufnahmen bei Infrarotlichtbeleuchtung*. J. Ornithol. 141, 285-299.
- BERTHOLD P., BOSSCHE W. V. D., JAKUBIEC Z., KAAZT C., KAAZT M., QUERNER U., 2002. *Long-term satellite tracking sheds light upon variable migration strategies of White Storks (Ciconia ciconia)*. J. Ornithol. 143, 489-495.
- BOLSHAKOV C. V., BULYUK V. N., SINELSHIKOVA A., 2000. *Study of nocturnal departures in small passerine migrants: retrapping of ringed birds in high mist-nets*. Vogelwarte 40, 250-257.
- BRUDERER B., 1971. *Radarbeobachtungen über den Frühlingzug im Schweizerischen Mittelland*. Ornithol. Beob. 68, 89-158.
- BRUDERER B., LIECHTI F., KESTENHOLZ M., PETER D., SPAAR R., STARK H., STEURI T., 2000. *Vogelzugstudien mit Zielfolgeradar im Süden Israels*. Ornithol. Beob. 97, 21-44.
- BUSSE P., 1981a. *A quantitative estimation of the distribution of ringed birds on the basis of recovery dispersal - the method and its application*. Ring 108-109, 233-241.
- BUSSE P., 1981b. *Próba ustalenia kierunku przelotu mysikrólików (Regulus regulus) za pomocą analizy lokalnych krótkoterminowych kontroli obrączkowanych ptaków*. Not. Orn. 22, 31-39.
- BUSSE P. (red.), 1991. *Mały słownik zoologiczny. Ptaki. Tom I*. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- BUSSE P., 1995. *New technique of a field study of directional preferences of night passerine migrants*. Ring 17, 97-116.
- BUSSE P., 2000a. *Augmentation of ringing recovery data by means of field experiments: a new look at migration of nocturnal migrants*. Vogelwarte 40, 265-270.
- BUSSE P., 2000b. *Bird Station Manual*. SE European Bird Migration Network, Uniwersytet Gdański, Gdańsk.
- BUSSE P., KANIA W., 1977. *A quantitative estimation of distribution of ringed birds on the basis of recovery dispersal*. Not. Orn. 18, 79-93.
- BUSSE P., TROCIŃSKA A., 1999. *Evaluation of orientation experiment data using circular statistics - doubts and pitfalls in assumptions*. Ring 21, 107-130.
- BUSSE P., FORNASARI L., YOSEF R., 2002. *South of the sea: long term results of migrating raptors spring counts along the Polish Baltic Coast*. [W]: *Raptors in the New Millennium*. YOSEF R., MILLER M. L., PEPLER D. (red.), Proceedings of the World Conference on Birds of Prey and Owls, Eilat.
- CHAMBERLAIN C. P., BENSCH S., FENG X., KESSON S., ANDERSSON T., 2000. *Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (Phylloscopus trochilus trochilus and Phylloscopus trochilus acredula) reflect their African winter quarters*. Proc. R. Soc. Lond. B 267, 43-48.
- EMLEN S. T., EMLEN J. T. Jr., 1966. *A Technique for Recording Migratory Orientation of Captive Birds*. Auk 83, 361-367.
- ERARD C., 1966. *Sur le mouvements migratoires du Rougegorge Erithacus rubecula (L.) a l'aide des donnees du fichier de baguage français*. L'Oiseau et Revue Française d'Ornithologie 36, 4-51.
- FRANSSON T., STOLT B.-O., 1993. *Is there an autumn migration of continental Blackcaps (Sylvia atricapilla) into northern Europe?* Vogelwarte 37, 89-95.
- GAUTHIER-CLERC M., LE MAHO Y., 2001. *Beyond bird marking with rings*. Ardea 89 (Special issue), 221-230.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U., BAUER K., 1991. *Handbuch der Vogel Mitteleuropas*. Vol. 11/I, 12/I, 12/II, 13/I. Wiesbaden: AULA-Verlag.
- GWINNER E., 1968. *Circaannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (Phylloscopus trochilus) und am Walddlaubsänger (P. sibilatrix)*. J. Ornithol. 109, 70-95.
- GWINNER E., CZESCHLIK D., 1978. *On the significance of spring migratory restlessness in caged birds*. Oikos 30, 364-372.
- GWINNER E., WILTSCHKO W., 1978. *Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, Sylvia borin*. J. Comp. Physiol. 125, 267-273.
- HEDENSTRÖM A., PETTERSSON J., 1984. *Lövs ngarens Phylloscopus trochilus flyttning vid Ottenby*. Vår Fågelvärld 43, 217-228.
- HEDENSTRÖM A., PETTERSSON J., 1987. *Migration routes and wintering areas of Willow Warblers Phylloscopus trochilus (L.) ringed in Fennoscandia*. Ornithol. Fenn. 64, 137-143.
- HELBIG A. J., 1992a. *Population differentiation of migratory directions in birds: comparison between ringing results and orientation behaviour of hand-raised migrants*. Oecologia 90, 483-488.
- HELBIG A. J., 1992b. *Ontogenetic stability of inherited migratory directions in a nocturnal bird migrant: comparison between the first and second year of life*. Ethol. Ecol. Evol. 4, 375-388.
- HELBIG A. J., BERTHOLD P., WILTSCHKO W., 1989. *Migratory orientation of blackcaps (Sylvia atricapilla): population-specific shifts of direction during the autumn*. Ethology 82, 307-315.
- HIGUCHI H., OZAKI K., FUJITA G., MINTON J., UETA M., SOMA M., MITA N., 1996. *Satellite Tracking of White-naped Crane Migration and the Importance of the Korean Demilitarized Zone*. Conservation Biology, 806-812.
- HILGERLOH G., 1988. *Radar observations of passerine trans-Saharan migrants in Southern Portugal*. Ardeola 35, 221-232.
- HILGERLOH G., 1989a. *Orientation of trans-Saharan passerine migrants in Southwestern Spain*. Auk 106, 501-502.
- HILGERLOH G., 1989b. *Autumn migration of trans-Saharan migrating passerines in the Straits of Gibraltar*. Auk 106, 233-239.
- KANIA W., BUSSE P., 1987. *An analysis of the recovery distribution based on finding probabilities*. Acta Orn. 23, 121-128.
- KOMENDA-ZEHNDER S., LIECHTI F., BRUDERER B., 2002. *Is reverse migration a common feature of nocturnal bird migration? - an analysis of radar data from Israel*. Ardea 90, 325-334.
- KRAMER G., 1952. *Experiments on bird orientation*. Ibis 94, 265-285.
- MEYBURG B.-U., MEYBURG C., SCHELLER W., PAILLAT P., 1996. *Satellite tracking of Eagles: method, technical progress and first personal experiences*.

- [W:] *Eagle Studies*. MEYBURG B.-U., CHANCELLOR R. D. (red.), World Working Group on Birds of Prey. Berlin, 529-549.
- MOREAU R. E., 1972. *The Palaearctic-African Bird Migration Systems*. Academic Press, London.
- MORGAN J. H., SHIRIHAI H., 1997. *Passerines and Passerine Migration in Eilat*. Int. Birdw. Cent. Eilat Tech. Publ. 6, 1.
- MUNRO U., WILTSCHKO W., FORD H. A., 1993. *Changes in migratory direction of Yellow-faced Honeyeaters Lichenostomus chrysops (Meliphagidae) during autumn migration*. Emu 93, 59-62.
- NIEVERGELT F., LIECHTI F., BRUDERER B., 1999. *Migratory directions of free-flying birds versus orientation in registration cages*. J. Exp. Biol. 202, 2225-2231.
- NORDSTRÖM G., 1963. *Einige Ergebnisse der Vogelberingung in Finnland in der Jahren 1913-1962*. Ornis Fenn. 3, 81-121.
- NOWAKOWSKI J. K., MAŁECKA A., 1999. *Test of Busse's method of studying directional preferences of migrating small Passeriformes*. Acta Orn. 34, 37-44.
- Ożarowska A., 2005. *Badania preferencji kierunkowych ptaków wędrujących nocą – propozycja nowego standardu metodycznego*. Praca doktorska wykonana w Instytucie Biologii, Wydział Biologii, Geografii i Oceanologii Uniwersytetu Gdańskiego.
- OŻAROWSKA A., YOSEF R., 2004. *A comparison of the Emlen funnel and Busse's flat cage for orientation studies*. Ring 26, 59-69.
- PAYEVSKY V. A., 1971. *Atlas migracji ptic po danych kol'cevanija na Kurshskoj Kose*. [W:] *Ekologiticheskie i fiziologiticheskie aspekty pereletov ptic*. Nauka, Leningrad.
- PAYEVSKY V. A., 1973. [Reliability of the information on ways of migration of the Passerines according to ringing results.] *Ekologiya* 2, 98-100.
- PERDECK A. C., 1977. *The analysis of ringing data: pitfalls and prospects*. Vogelwarte 29, 33-44.
- PETTERSSON J., HJORT CH., LINDSTRÖM A., HEDENSTRÖM A., 1990. *Wintering Robins, Erithacus rubecula, in the Mediterranean region and migrating Robins at Ottenby – a morphological comparison and analysis of the migration pattern*. Vår Fågelvärld 49, 267-278.
- RABØL J., 1979. *Magnetic orientation in night migrating Passerines*. Ornis Scand. 10, 69-75.
- REMISIEWICZ M., BAUMANIS J., 1996. *Autumn migration of Goldcrest (Regulus regulus) at the eastern and southern Baltic coast*. Ring 18, 3-36.
- RENDAHL H., 1966. *Die Zugverhältnisse schwedischer Rotkehlchen (Erithacus rubecula L.)*. Mit Berücksichtigung der norwegischen und finnischen Beringungsergebnisse. Ark. Zool. 18, 462-488.
- RICHARDSON W. J., 1978. *TIMING AND amount of bird migration in relation to weather: a review*. Oikos 30, 224-272.
- SALES D. J., 1973. *A ring address experiment*. Ring 77, 89-90.
- SANDBERG R., GUDMUNDSSON G. A., 1996. *Orientation cage experiments with Dunlins during autumn migration in Iceland*. J. Avian Biol. 27, 183-188.
- SANDBERG R., PETTERSSON J., ALERSTAM T., 1988. *Why do migrating robins, Erithacus rubecula, captured at two nearby stop-over sites orient differently?* Anim. Behav. 36, 865-876.
- WALLRAFF H. G., GELDERLOOS O. G., 1978. *Experiments on migratory orientation of birds with simulated stellar sky and geomagnetic field: Method and preliminary results*. Oikos 30, 207-215.
- WENNERBERG L., 2001. *Breeding origin and migration pattern of dunlin (Calidris alpina) revealed by mitochondrial DNA analysis*. Molecular Ecology 10, 1111-1120.
- WILLIAMS T. C., 1985. *Autumnal bird migration over the windward Caribbean Islands*. Auk 102, 163-167.
- WILSON R. P., 2001. *Beyond rings on birds for determination of movements: wether the archival tag?* Ardea 89 (Special issue), 231-240.
- ZEHNDER S., ÅKESSON S., LIECHTI F., BRUDERER B., 2001. *Nocturnal autumn bird migration at Falsterbo, South Sweden*. J. Avian Biol. 32, 239-248.
- ZEHNDER S., ÅKESSON S., LIECHTI F., BRUDERER B., 2002. *Observation of free-flying nocturnal migrants at Falsterbo: occurrence of reverse flight directions in autumn*. Avian Sci. 2, 103-113.
- ZEHTINDJIEV P., LIECHTI F., 2003. *A quantitative estimate of the spatial and temporal distribution of nocturnal bird migration in south-eastern Europe – a coordinated moon-watching study*. Avian Sci. 3, 37-45.
- ZEHTINDJIEV P., ILIEVA M., OŻAROWSKA A., BUSSE P., 2003. *Directional behaviour of the Sedge Warbler (Acrocephalus schoenobaenus) studied in two types of orientation cages during autumn migration – a case study*. Ring 25, 53-63.
- ZINK G., 1973-1985. *Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel*. 1-4. Vogelzug-Verlag, Möggingen.

