

„Wpływ czynników klimatycznych i wewnątrzgatunkowych na terminy migracji dwóch gatunków z rodzaju *Sylvia*: gajówki i kapturki, przez południowe wybrzeże Bałtyku”
mgr Agata Pinszke

Wiele gatunków ptaków migruje dwa razy w roku między lęgowiskami a zimowiskami, wykorzystując miejsca odpoczynku na trasach wędrówki do żerowania i odbudowy zapasów energetycznych (Newton 2008). Warunki środowiska na tych trasach wpływają na przebieg i terminy tych wędrówek (Gordo 2007). Zmiany klimatu w Europie i Afryce wpływają na terminy ptasich wędrówek w obrębie palearktyczno-afrykańskiego systemu migracji (Jenni i Kéry 2003; Lehikoinen i in. 2019). Chociaż terminy ptasich wędrówek są uwarunkowane genetycznie, mogą być modyfikowane przez temperatury na zimowiskach i wzdłuż tras przelotu, które oddziałują na ptaki bezpośrednio, wpływając na koszty termoregulacji, oraz pośrednio, kształtując dostępność ich bazy pokarmowej (Newton 2008). Poza regionalnymi temperaturami, na wędrówkę ptaków wpływają także systemy cyrkulacji atmosferycznej, które kształtują temperatury, oraz opady i wiatry nad Europą i Afryką (Saji i Vinayachandran 1999; Hurrell i in. 2003). Wielkoskalowe wskaźniki klimatyczne, takie jak Oscylacja Północnoatlantycka (NAO), Oscylacja Skandynawska (SCI), Oscylacja Śródziemnomorska (MOI) oraz Dipol Oceanu Indyjskiego (IOD), które odzwierciedlają wzorce cyrkulacji atmosferycznej na dużych obszarach obu kontynentów, są powiązane z terminami wędrówek ptaków (Stenseth i in. 2002; Jonzén i in. 2007). Ponieważ klimat stale się zmienia, odpowiedź populacji ptaków na warunki pogodowe może ulegać modyfikacjom na przestrzeni dziesięcioleci (Jonzén i in. 2006; Romano i in. 2023).

Jednym z efektów ocieplenia klimatu na ptasie wędrówki jest ich coraz wcześniejszy przelot wiosenny, a co za tym idzie, wcześniejsze przybycie na lęgowiska na północy (Forchhammer i in. 2002). Choć przyspieszenie terminów wiosennej migracji jest dobrze udokumentowane, zwłaszcza w Europie, wędrówce jesiennej poświęcono mniej uwagi, przez co mniej wiadomo o tym, jak zmiany klimatu wpłynęły na terminy tej wędrówki (Gallinat i in. 2015). Fenologia jesiennej wędrówki różnych gatunków ptaków wróblowych w odmienny sposób dostosowała się do zmian klimatu, wykazując przyspieszenie lub opóźnienie terminów przelotu (Jenni i Kéry 2003). Badania nad wpływem pogody napotkanej przez dorosłe migranty podczas wiosennej wędrówki na jesienną migrację kolejnego pokolenia, czyli ich potomstwa, są nieliczne (Jenni i Kéry 2003; Tomotani i in. 2018). Ciepłe wiosny mogą sprzyjać wczesnemu przylotowi dorosłych osobników na lęgowiska i ich wczesnemu gniazdowaniu, co prowadzi do wczesnego wyklucia i odlotu młodych ptaków na południe (Hałupka i in. 2017). Większość

badan do tej pory skupiała się na międzygatunkowych różnicach w fenologii migracji, podczas gdy zmienność wewnątrzgatunkowa, w tym możliwe różnice między płciami, pozostaje słabo zbadana (Nakazawa i in. 2023). U wielu migrujących ptaków wróblowych protandria, czyli wcześniejszy przylot samców niż samic na lęgowiska, występuje już w trakcie wiosennej migracji, i zaznacza się na miejscach odpoczynku (Morbey i Ydenberg 2001; Rubolini i in. 2004). Głównym mechanizmem wyjaśniającym protandrię jest hipoteza „szansy na znalezienie partnerki” (*mate opportunity hypothesis*), według której wcześniejszy przylot pozwala samcom zająć najlepsze terytoria, co zwiększa ich szanse na zdobycie samic i sukces lęgowy (Kokko 1999; Møller 2004). Wcześniejszy przylot samców na miejsca odpoczynku i lęgowiska może również wynikać z przestrzennego rozdzielania płci w sezonie pozalęgowym, jeśli samce i samice korzystają z częściowo różnych zimowisk lub tras wędrówek (Catry i in. 2006). Różnice w terminach wędrówek są również powiązane z odmiennymi strategiami zarządzania energią w trakcie migracji u obu płci, ponieważ samice muszą utrzymać zapasy tłuszczu i białka do produkcji jaj oraz unikać zbyt wczesnego przylotu na lęgowiska podczas surowych wiosen, co mogłoby wyczerpać te zasoby (Francis i Cooke 1986; Schmaljohann i in. 2016). Natomiast produkcja plemników jest mniej wymagająca energetycznie, co pozwala samcom podjąć ryzyko związane z niekorzystną pogodą, w celu zdobycia najlepszych terytoriów i partnerek (Péczeley 2017). Dlatego wiosną samce często stosują strategię minimalizacji czasu wędrówki (*time-minimization strategy*), stawiając na szybkie tempo wędrówki ponad oszczędzanie energii, podczas gdy samice stosują strategię minimalizacji wydatków energii na wędrówkę (*energy-minimization strategy*), aby utrzymać dobrą kondycję ciała, która jest kluczowa do produkcji jaj (Dierschke i in. 2005).

Dla zbadania tych złożonych reakcji migrantów na zmieniający się klimat wybrałam jako gatunki modelowe dwa spokrewnione gatunki małych ptaków wróblowych z rodzaju *Sylvia*, które korzystają z podobnych siedlisk w okresie lęgowym i migrują przez południowe wybrzeże Bałtyku, ale różnią się dystansem wędrówki oraz liczbą lęgów w roku (Cramp i Brooks 1992). Kapturka (*Sylvia atricapilla*) to ptak o wyraźnym dymorfizmie płciowym, który może wyprowadzać do kilku lęgów w roku, zimuje w południowej Europie oraz zachodniej i wschodniej Afryce, a także wykazuje w ostatnich dziesięcioleciach niezwykle plastyczność w dostosowywaniu wędrówek do zmian klimatu przez skracanie dystansu migracji i tworzenie nowych zimowisk, położonych coraz bliżej lęgowisk (Pulido i Berthold 2004; Spina i in. 2022). Natomiast gajówka (*Sylvia borin*) to gatunek monomorficzny, u którego płcie nie różnią się zewnętrznymi cechami, wyprowadzający jeden lęg w roku, ale o dłuższym dystansie wędrówki niż

kapturka, między Fennoskandią a Afryką subsaharyjską i środkową (Maciąg i in. 2017; Spina i in. 2022).

Cele i hipotezy

Celem niniejszej rozprawy jest określenie wpływu wybranych czynników zewnętrznych (temperatur regionalnych i wielkoskalowych oscylacji klimatycznych) oraz wewnątrzpopulacyjnych (płci) na terminy wiosennej i jesiennej wędrówki dwóch gatunków z rodzaju *Sylvia* przez południowe wybrzeże Morza Bałtyckiego, z wykorzystaniem unikalnych danych z obrączkowania ptaków od lat 1960-tych w ramach projektu Akcja Bałtycka.

Po pierwsze, zbadałam wieloletnie zmiany w terminach wędrówek: fenologię wiosennej migracji samców i samic kapturki (1982–2025) oraz terminy jesiennej migracji gajówki (1967–2018). Wcześniejsze prace wykazały, że terminy wiosennej wędrówki kapturki na terenie Europy uległy przyspieszeniu pod koniec XX wieku. Dlatego postawiłam hipotezę o dalszym przyspieszeniu terminów wiosennej wędrówki u obu płci. Biorąc pod uwagę wcześniejsze badania pokazujące coraz wcześniejszą jesienną wędrówkę gajówek przez Europę, spodziewałam się przyspieszenia terminów jesiennego przelotu tego gatunku na polskim wybrzeżu Bałtyku w latach 1967–2018.

Po drugie, celem badań było określenie dla obu gatunków zależności między terminami ich wędrówek a zmianami klimatu. W przypadku gajówki zbadałam zależności między terminami jesiennej wędrówki a temperaturami na lęgowiskach oraz wzdłuż tras wiosennej i jesiennej wędrówki. Zmienność w terminach jesiennej wędrówki do tej pory wiązano z biologią lęgową i dystansem migracji poszczególnych gatunków, jednak rzadko badano jej związek z temperaturami napotykanymi przez dorosłe ptaki podczas wędrówki wiosennej. Dlatego wysunęłam hipotezę, że terminy jesiennej wędrówki młodych gajówek są powiązane z temperaturami, jakich doświadczyły na lęgowiskach i podczas tej wędrówki, jak również z temperaturami, jakie dorosłe ptaki (ich rodzice) napotkały wcześniej, podczas wiosennej wędrówki na lęgowiska. W przypadku kapturki, celem badań było określenie zależności między terminami wiosennej wędrówki a wielkoskalowymi wskaźnikami klimatycznymi (NAO, SCI, MOI i IOD), a także regionalnymi temperaturami zimą i wiosną w Europie i Afryce. Oczekiwałam, że te wielkoskalowe wskaźniki klimatyczne oraz temperatury regionalne mają wpływ na terminy wiosennej wędrówki kapturki na południowym wybrzeżu Bałtyku.

Po trzecie, chciałam zweryfikować hipotezę, że stopień protandrii w trakcie wiosennej wędrówki u kapturki zmienił się w okresie 1982–2025 oraz określić wpływ czynników klimatycznych na każdą z płci. Spodziewałam się zwiększenia stopnia protandrii w badanym okresie, biorąc pod uwagę bardziej gwałtowne zmiany klimatu i wzrosty temperatur w ciągu ostatnich dekad. Ponadto spodziewałam się, że samce i samice mogą inaczej reagować na te zmiany klimatyczne.

Po czwarte, podzieliłam wieloletnie dane dotyczące samców i samic kapturki na dwa okresy (1982–2004 oraz 2005–2025), aby sprawdzić, czy wieloletnie trendy, stopień protandrii oraz specyficzny dla płci wpływ regionalnych temperatur na terminy migracji, różniły się między tymi okresami. Ponieważ w poprzedniej pracy z tej rozprawy wykazałam, że kapturki przyspieszyły terminy wiosennej wędrówki w ciągu całych 44 lat badań, postawiłam hipotezę, że trendy wieloletnie będą podobne między tymi dwoma okresami. Spodziewałam się również, że regionalne temperatury zimą i wiosną w Europie i Afryce będą wpływać na terminy migracji w obu okresach.

Materialy i metody

W badaniach przedstawionych w tej rozprawie wykorzystałam wieloletnie dane zebrane podczas codziennego chwytania ptaków w sieci ornitologiczne według standardu metodycznego projektu badawczego Akcja Bałtycka (Busse i Meissner 2015) na Terenowej Stacji Obrączkowania Ptaków Bukowo-Kopań na polskim wybrzeżu Morza Bałtyckiego. Analizowany materiał obejmował dane z obrączkowania (pierwsze schwytanie) gajówek podczas jesiennej wędrówki (14 sierpnia – 15 października) w latach 1967–2018, oraz kapturek podczas wiosennej wędrówki (26 marca – 16 maja) w latach 1982–2025. Gajówki są wiosną nieliczne na stacji Bukowo-Kopań, co uniemożliwiło porównanie wiosennej wędrówki obu gatunków. W celu określenia regionów, w których badane populacje przebywają na kolejnych etapach swojego rocznego cyklu, naniosłam na mapę wiadomości powrotne o osobnikach z tych gatunków schwytanych na wszystkich stacjach Akcji Bałtyckiej, w tym Bukowo-Kopań, na polskim wybrzeżu, a następnie porównałam je z danymi z literatury (Spina et al. 2022). Średnie dzienne temperatury oraz wielkoskalowe wskaźniki klimatyczne (NAO, SCI, MOI, IOD) dla regionów geograficznych wyodrębnionych w obrębie zasięgów tych gatunków, uzyskałam z baz danych European Climate Assessment and Dataset (ECA&D), NOAA oraz KNMI Climate Explorer.

Terminy wędrówki określiłam za pomocą dat (wyrażonych jako numery dnia w roku), w których schwytano 10%, 50% i 90% ptaków w danym sezonie. Daty te obliczyłam dla przelotu jesiennego młodych gajówek (Publikacja 1), a dla przelotu wiosennego kapturek oddzielnie dla samców i samic (Publikacje 2, 3). Ponadto, aby ocenić międzysezonowe zmiany w terminach jesiennego wędrówki wszystkich gajówek łącznie, obliczyłam anomalię roczną (Annual Anomaly, AA) dla każdej jesieni jako odchylenie dziennej skumulowanej krzywej przelotu w danym roku od średniej wieloletniej krzywej przelotu (Publikacja 1). Aby oszacować wieloletnie trendy tych parametrów przelotu, zastosowałam regresję liniową. Dla kapturki oszacowałam trendy wieloletnie oddzielnie dla samców i samic. Następnie podzieliłam dane o wiosennej wędrówce kapturki na dwa okresy (1982–2004 i 2005–2025), aby sprawdzić różnice między nimi w trendach wieloletnich, wykorzystując modele regresji liniowej, w których zmiennymi objaśniającymi były: rok, płeć, okres badań i ich interakcje (Publikacja 3).

Aby określić wpływ czynników klimatycznych na terminy migracji, zbudowałam modele wielorakiej regresji liniowej. W tych modelach zmiennymi objaśnianymi były daty przelotu 10%, 50% i 90% ptaków, i dodatkowo AA dla gajówki. Zmienne objaśniające obejmowały numer roku oraz czynniki klimatyczne odpowiednio wybrane dla każdego gatunku. Aby sprawdzić wpływ temperatur regionalnych (Publikacje 1, 3), jako zmienne objaśniające wykorzystałam dwumiesięczne średnie temperatury wiosną, latem i jesienią na terenach lęgowych i wzdłuż tras migracji dla gajówki (Publikacja 1), oraz trzymiesięczne średnie temperatury regionalne zimą i wiosną w Europie i Afryce dla kapturki (Publikacja 3). Aby ocenić wpływ wielkoskalowych wskaźników klimatycznych na wędrówkę kapturki (Publikacja 2), zmiennymi objaśniającymi były trzymiesięczne średnie zimowe oraz wiosenne wielkoskalowych wskaźników klimatycznych. Wszystkie zmienne objaśniające zostały zestandaryzowane, ponieważ miały różne skale. Ponieważ zmiennych klimatycznych było zbyt wiele, aby uwzględnić je we wspólnym modelu, najpierw stworzyłam modele cząstkowe dla każdego sezonu osobno (wiosna, lato i jesień dla gajówki; zima i wiosna dla kapturki). Następnie połączyłam zmienne objaśniające z najlepszych modeli sezonowych we wspólne modele dla obu sezonów. Najlepsze z tych wspólnych modeli poddałam dalszej interpretacji. Aby zbadać, czy zależności między terminami migracji a temperaturami u kapturki zmieniły się między dwoma okresami, stworzyłam modele porównujące te okresy. Te modele uwzględniały kombinacje zmiennych temperaturowych z najlepszych wspólnych modeli "zimowych i wiosennych", a także interakcje między okresem badań a tymi zmiennymi

(Publikacja 3). Aby określić różnice między płciami we wpływie tych czynników klimatycznych na wiosenną wędrówkę kapturki, w tych modelach uwzględniłam interakcje między czynnikami klimatycznymi a płcią (Publikacje 2, 3). Aby sprawdzić występowanie protandrii i przetestować, czy jej stopień zmienił się na przestrzeni lat, wykonałam modele wielorakiej regresji liniowej obejmujące płeć, rok (numer roku od 1982) i ich interakcję (Publikacje 2, 3), oraz przetestowałam różnice w protandrii między dwoma podokresami, włączając do modeli podokres badań jako czynnik (Publikacja 3). Wszystkie modele wielorakiej regresji liniowej wykorzystane w tej rozprawie zbudowałam przy użyciu podejścia „all-subsets” (sprawdzającego wszystkie kombinacje zmiennych), a modele zostały uszeregowane za pomocą Kryterium Informacyjnego Akaikego skorygowanego dla małych prób (AICc). Najlepszym modelem w każdej analizie był ten z najniższą wartością AICc. Wszystkie analizy statystyczne przeprowadziłam w programie R (wersje 4.1.2, 4.4.2 i 4.6.1).

Wyniki i dyskusja

Publikacja nr 1:

U gajówki termin całego przelotu jesiennego (AA) młodych ptaków uległ przyspieszeniu o 7 dni, a daty przelotu 50% i 90% schwytanych ptaków uległy przyspieszeniu o 6–11 dni, w latach 1967–2018, co doprowadziło do skrócenia okresu migracji. Prawdopodobnie jest to wynikiem skrócenia sezonu lęgowego, w którym ten gatunek, wyprowadzający jeden lęg w roku, dostosował termin składania jaj do szczytu zasobów pokarmowych, który również przesunął się na wcześniejszy termin w odpowiedzi na rosnące temperatury (Hałupka i in. 2017). Cały przelot (AA) oraz daty przelotu 10%, 50% i 90% schwytanych ptaków jesienią na wybrzeżu Bałtyku były wczesne przy ciepłych wiosnach na trasach wiosennej wędrówki we Włoszech, lub późne przy niskich temperaturach we Włoszech, ponieważ te zależności działają w obie strony. Taka zależność sugeruje międzypokoleniowy efekt przeniesienia (*carry-over effect*), ponieważ ciepłe wiosny sprzyjają szybkiej wędrówce, a tym samym wczesnemu przylotowi i gniazdowaniu dorosłych ptaków powracających na lęgowiska, co prowadzi do wcześniejszego klucia i szybszego wzrostu młodych (Tomotani i in. 2018). Ponadto, wysokie temperatury latem na terenach lęgowych w południowej Szwecji i Norwegii były powiązane z wcześniejszym jesiennym przelotem gajówek przez Bukowo-Kopań. Ciepłe lato sprzyja szybkiemu dojrzewaniu, pozwalając młodym ptakom szybciej rosnąć i opuścić terenów lęgowe wcześniej niż po chłodnym lecie (Sparks i Crick 1999). Jednak wysokie temperatury lata w Finlandii opóźniały środkową fazę (50%) i cały jesienny

przelot (AA) na stacji Bukowo-Kopań. Te wyniki sugerują, że dobre warunki żerowania podczas ciepłych lat na tych lęgowskich i miejscach postojowych opóźniały przelot, ponieważ niedoświadczone młode ptaki wykorzystywały te warunki do zgromadzenia zapasów tłuszczu przed wędrówką na południe (Ożarowska 2015).

Publikacja nr 2:

U kapturki, zarówno u samców, jak i u samic, terminy początkowej fazy (10%) i mediany (50%) wiosennego przelotu uległy przyspieszeniu o 7–9 dni w latach 1982–2025. Podobne przyspieszenie u obu płci sugeruje, że wcześniejszy wiosenny przelot przynosi im równe korzyści, umożliwiając samcom maksymalizację szans na znalezienie partnerki, a samicom wydłużenie sezonu lęgowego pozwalające na drugie lęgi (Fontaine and Martin 2006). Ponieważ obie płcie podobnie zmieniły terminy migracji, stopień protandrii w pierwszej fazie (10%) migracji pozostał stabilny, a samce wędrowały średnio o około 2 dni wcześniej niż samice w całym okresie badań. Ten stabilny stopień protandrii jest zgodny z hipotezą szansy na znalezienie partnerki (*mating opportunity hypothesis*) wskazując, że presja selekcyjna utrzymuje różnice w terminach wędrówki między płciami niezależnie od zmienności warunków pogodowych w poszczególnych latach (Tøttrup i Thorup 2008). Samce i samice wykazywały podobne relacje z wielkoskalowymi wskaźnikami klimatycznymi, co sugeruje, że warunki pogodowe na dużych obszarach wpływają na terminy migracji obu płci w podobny sposób, nawet jeśli stosują one różne strategie inwestycji energii podczas wędrówki lub zimują na nieco innych terenach. Dodatkowo wartości NAO zimą i wiosną oraz SCI wiosną, odzwierciedlające ciepłe i wilgotne zimy oraz wiosny w Europie, były skorelowane z wczesnym przelotem 10% i 50% schwytanych ptaków, a dodatni wskaźnik IOD zimą wiązał się z opóźnionym przelotem 90% schwytanych ptaków. Wskazuje to, że kolejne grupy migrantów przybywają z obszarów znajdujących się pod wpływem różnych czynników klimatycznych, dostosowując tempo wędrówki do różnych układów cyrkulacji w Europie i Afryce, podobnie u obu płci.

Publikacja nr 3:

Porównanie terminów wiosennej migracji kapturki między dwoma okresami (1982–2004, 2005–2025) pokazało, że dwudniowa protandria w początkowej fazie przelotu (10%) utrzymała się w obu okresach. Jednak protandria nie zaznaczyła się już w medianach (50%) przelotu samców i samic. Stabilna protandria na początku przelotu utrzymuje się

prawdopodobnie dlatego, że wcześniej przylatujące samce mają większe szanse na znalezienie partnerki, niezależnie od postępującego ocieplenia. Brak protandrii w środkowej (50%) i końcowej (90%) fazie przelotu prawdopodobnie odzwierciedla strategię minimalizacji wydatków energetycznych na wędrówkę u niedoświadczonych młodych ptaków, które dominują na miejscach odpoczynku na wybrzeżach, takich jak Bukowo-Kopań (Neate-Clegg i Tingley 2023). Mediany przelotu obu płci uległy przesunięciu o 10 dni wcześniej w latach 1982–2004, ale ustabilizowały się w okresie 2005–2025. Początkowa (10%) faza i mediana (50%) przelotu obu płci były wczesne podczas ciepłych wiosen w Europie Środkowej i Afryce Wschodniej. Sugeruje to, że te wczesne migranty dynamicznie dostosowują się do warunków środowiskowych, opuszczając wysychające siedliska w Afryce i wykorzystując korzystne warunki wiosenne do przyspieszenia przelotu przez Europę (Aloni i in. 2019). Co istotne, wpływ wiosennych temperatur w Europie Środkowej na medianę przelotu był słabszy w drugim okresie (2005–2025), mimo że ocieplenie w tym regionie postępowało. Ta słabsza zależność i niedawna stabilizacja środkowej fazy przelotu wskazują, że część migrującej populacji osiągnęła biologiczną granicę przyspieszania terminu wiosennej migracji. Wpływ rosnących temperatur na przyspieszenie szczytu dostępności bazy pokarmowej ma swoje ograniczenia, gdyż fenologia roślin i owadów na lęgowiskach ostatecznie zależy również od czynników środowiska, które się nie zmieniają, takich jak fotoperiod (Tougeron i in. 2019). Obserwowana stabilizacja terminów przelotu zapobiega przedwczesnemu pojawianiu się ptaków na lęgowiskach, co pozwala im uniknąć drastycznego niedopasowania ekologicznego do dostępności pożywienia u progu sezonu lęgowego (Romano i in. 2023). Z kolei późna faza przelotu (90%) opóźniała się przy ciepłych zimach w zachodnim rejonie Morza Śródziemnego. Ciepłe zimy na tym obszarze często powodują wczesny rozwój roślinności (Solakis-Tena i in. 2025), przez co szczyt liczebności owadów przypada zbyt wcześnie dla osobników wędrujących późno w sezonie. Przez to mają one trudności z odbudową zapasów energii i muszą robić dłuższe postoje w tym regionie (Mayor i in. 2017; Maggini i in. 2020), stąd ich opóźniony przelot na wybrzeżu Bałtyku.

Wnioski

W niniejszej rozprawie wykazałam wpływ czynników klimatycznych i wewnątrzgatunkowych na fenologię wędrówek dwóch gatunków pokrzewek z rodzaju *Sylvia*, przelatujących wiosną lub jesienią przez południowe wybrzeże Morza Bałtyckiego. Analiza wieloletnich serii danych dotyczących terminów wędrówek w zestawieniu z danymi

klimatycznymi pokazała, jak te spokrewnione gatunki ptaków reagują na globalne zmiany klimatu. U gajówki terminy jesiennej wędrówki młodych ptaków są bezpośrednio kształtowane przez warunki środowiska na terenach lęgowych, a pośrednio przez wpływ temperatur wiosną na wiosenną wędrówkę ich rodziców, przez międzypokoleniowy efekt przeniesienia (*transgenerational carry-over effect*). U kapturki dwudniowa protandria na początku wiosennego przelotu utrzymywała się przez 44 lata badań oraz w obu podokresach. Jest to zgodne z hipotezą szansy na znalezienie partnerki (*mate opportunity hypothesis*), co wskazuje, że presja selekcyjna pozwala zachować różnice w wiosennej fenologii między płciami, niezależnie od postępującego ocieplenia klimatu. Ponadto, pomimo odmiennych strategii wędrówki, zarówno samce, jak i samice kapturki podobnie odpowiadały na zmiany regionalnych temperatur i wielkoskalowych wskaźników klimatycznych. Jednakże, chociaż zmiana terminów wędrówki jest powszechną reakcją ptaków na zmieniający się klimat, ta zdolność do adaptacji fenologicznej wydaje się ograniczona przez limity ekologiczne i niższą skuteczność żerowania niedoświadczonych młodych ptaków, które dominują podczas wędrówki wzdłuż wybrzeża. Przyspieszenie terminów wiosennego przelotu w latach 1982–2004 oraz stabilizacja tych terminów w latach 2005–2025 wskazują na osiągnięcie przez kapturkę biologicznej granicy plastyczności fenologicznej. Prawdopodobnie zapobiega to ekologicznemu niedopasowaniu pojawienia się migrantów do szczytu dostępności pokarmu na miejscach postojowych i lęgowiskach.

Porównanie tych dwóch gatunków z rodzaju *Sylvia* wskazuje, jak różnice w dystansie wędrówki i liczbie lęgów kształtują ich reakcje na zmiany klimatu. Kapturka, która migruje na krótsze odległości i może wyprowadzać kilka lęgów w roku, wykazuje niezwykłą plastyczność. Ta plastyczność fenologiczna pozwoliła na znaczne przyspieszenie terminu wiosennego przelotu kapturki w minionych dziesięcioleciach, dla maksymalizacji sukcesu lęgowego. W przeciwieństwie do niej, wyprowadzająca jeden lęg i wędrująca na większe dystanse gajówka ma bardzo napięty roczny terminarz kolejnych etapów życia w ciągu roku. Przy takich ograniczeniach, jej adaptacja do zmieniających się warunków środowiskowych przejawiała się w skróceniu okresu jesiennego przelotu, prawdopodobnie w wyniku coraz bardziej skoncentrowanego sezonu lęgowego. Wszystkie te wyniki podkreślają, że mimo iż ptaki wędrowne podlegają wpływom ocieplenia klimatu, ich adaptacje fenologiczne są ograniczone przez ich biologię lęgową i dystans wędrówki. Zrozumienie, w jaki sposób te biologiczne ograniczenia kształtują specyficzne dla danego gatunku reakcje na zmiany klimatu, jest

niezbędne do przewidywania ich podatności na zagrożenia i opracowania skutecznych strategii ochrony wędrownych ptaków.

Literatura

Aloni I, Markman S, Ziv Y (2019) Autumn temperatures at African wintering grounds affect body condition of two passerine species during spring migration. PLoS ONE 14: e0217619. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217619>

Busse P, Meissner W (2015) Bird Ringing Station Manual. De Gruyter Open, Warszawa, Polska; Berlin, Niemcy. <https://doi.org/10.2478/9788376560533>

Catry P, Phillips RA, Croxall JP (2006) Sexual segregation in birds: Patterns, processes and implications for conservation. W: Ruckstuhl K, Neuhaus P (red). *Sexual Segregation in Vertebrates*. Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes. str. 351–378. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525629.019>

Cramp S, Brooks DJ (red.) (1992) The Birds of the Western Palearctic. Warblers. Oxford University Press, Oxford

Dierschke V, Mendel B, Schmaljohann H (2005) Differential timing of spring migration in northern wheatears *Oenanthe oenanthe*: hurried males or weak females? Behav Ecol Sociobiol 57:470–480. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0872-8>

Fontaine JJ, Martin TE (2006) Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. Ecology Letters 9:428–434. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x>

Forchhammer MC, Post E, Stenseth NChr (2002) North Atlantic Oscillation timing of long- and short-distance migration. Journal of Animal Ecology 71:1002–1014. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00664.x>

Francis CM, Cooke F (1986) Differential Timing of Spring Migration in Wood Warblers (*Parulinae*). The Auk 103:548–556

Gallinat AS, Primack RB, Wagner DL (2015) Autumn, the neglected season in climate change research. Trends in Ecology & Evolution 30:169–176. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.004>

Gordo O (2007) Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research* 35:37–58. <https://doi.org/10.3354/cr00713>

Halupka L, Wierucka K, Sztwiertnia H, Klimczuk E (2017) Conditions at autumn stopover sites affect survival of a migratory passerine. *Journal of Ornithology* 158:979–988. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1472-5>

Hurrell JW, Kushnir Y, Ottersen G, Visbeck M (2003) An overview of the North Atlantic Oscillation. *Geophysical Monograph Series* 134:1–35. <https://doi.org/10.1029/134GM01>

Jenni L, Kéry M (2003) Timing of autumn bird migration under climate change: Advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:1467–1471. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2394>

Jonzén N, Ergon T, Lindén A, Stenseth NC (2007) Bird migration and climate: The general picture and beyond. *Climate Research* 35:177–180. <https://doi.org/10.3354/cr00724>

Jonzén N, Lindén A, Ergon T, i in. (2006) Rapid Advance of Spring Arrival Dates in Long-Distance Migratory Birds. *Science* 312:1959–1961. <https://doi.org/10.1126/science.1126119>

Kokko H (1999) Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 68:940–950. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00343.x>

Lehikoinen A, Lindén A, Karlsson M, i in. (2019) Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: Asymmetric advancement in time and increase in duration. *Ecological Indicators* 101:985–991. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.083>

Maciąg T, Nowakowski JK, Redlisiak M, i in. (2017) Website of the Bird Migration Research Station. Maps of ringing recoveries. <https://en-sbwp.ug.edu.pl/badania/monitoringwyniki/maps-of-ringing-recoveries/>. Dostęp: 15 lipca 2025 r.

Maggini I, Cardinale M, Sundberg JH, i in. (2020) Recent phenological shifts of migratory birds at a Mediterranean spring stopover site: Species wintering in the Sahel advance passage more than tropical winterers. *PLoS ONE* 15:e0239489. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239489>

Mayor SJ, Guralnick RP, Tingley MW, i in. (2017) Increasing phenological asynchrony between spring green-up and arrival of migratory birds. *Sci Rep* 7:1902. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02045-z>

Møller AP (2004) Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology* 10:2028–2035. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00874.x>

Morbey YE, Ydenberg RC (2001) Protandrous arrival timing to breeding areas. *Ecology Letters* 4:663–673

Nakazawa T, Hsu YH, Chen IC (2023) Why sex matters in phenological research. *Oikos* 2023:1–14. <https://doi.org/10.1111/oik.09808>

Neate-Clegg MHC, Tingley MW (2023) Adult male birds advance spring migratory phenology faster than females and juveniles across North America. *Global Change Biology* 29:341–354. <https://doi.org/10.1111/gcb.16492>

Newton I (2008) *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, Londyn, Wielka Brytania

Ożarowska A (2015) Contrasting fattening strategies in related migratory species: The blackcap, garden warbler, common whitethroat and lesser whitethroat. *Annales Zoologici Fennici* 52:115–127. <https://doi.org/10.5735/086.052.0210>

Péczely P (2017) *The Eco-Physiology of Avian Reproduction*. Agroinform Publishing and Printing House Ltd., Budapest, Węgry.

Pulido F, Berthold P (2004) Microevolutionary Response to Climatic Change. *Advances in Ecological Research* 35:151–183. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(04\)35008-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(04)35008-7)

Romano A, Garamszegi LZ, Rubolini D, Ambrosini R (2023) Temporal shifts in avian phenology across the circannual cycle in a rapidly changing climate: A global meta-analysis. *Ecological Monographs* 93:e1552. <https://doi.org/10.1002/ecm.1552>

Rubolini D, Spina F, Saino N (2004) Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds. *Behavioral Ecology* 15:592–601. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh048>

Saji NH, Vinayachandran PN (1999) A dipole mode in the tropical Indian Ocean. *Nature* 401:360–363.

Schmaljohann H, Meier C, Bairlein DAF, i in. (2016) Proximate causes of avian protandry differ between subspecies with contrasting migration challenges. *Behavioral Ecology* 27:321–331. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv160>

Solakis-Tena A, Casimiro-Soriguer Solanas F, Hidalgo-Triana N (2025) Retrospective phenology in western Mediterranean plants: revealing climate change patterns through herbarium specimens. *AoB PLANTS* 17:plaf064. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaf064>

Sparks T, Crick H (1999) The times they are a-changing? *Bird Conservation International* 9:1–7. <https://doi.org/10.1017/S0959270900003300>

Spina F, Baillie S, Bairlein F, i in. (2022) The EURING Atlas of Bird Migration. <https://migrationatlas.org/>. Dostęp: 10 kwietnia 2025 r.

Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, i in. (2002) Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* 297:1292–1296. <https://doi.org/10.1126/science.1071281>

Tomotani BM, van der Jeugd H, Gienapp P, i in. (2018) Climate change leads to differential shifts in the timing of annual cycle stages in a migratory bird. *Global Change Biology* 24:823–835. <https://doi.org/10.1111/gcb.14006>

Tougeron K, Brodeur J, Le Lann C, van Baaren J (2019) How climate change affects the seasonal ecology of insect parasitoids. *Ecological Entomology* 45:24–37. <https://doi.org/10.1111/een.12792>

Tøttrup AP, Thorup K (2008) Sex-differentiated migration patterns, protandry and phenology in North European songbird populations. *J Ornithol* 149:161–167. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0254-x>