

## Autoreferat przedstawiający opis dorobku i osiągnięć naukowych

### 1. Imię i Nazwisko

**Katarzyna Wojczulanis-Jakubas**

### 2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe/ artystyczne – z podaniem nazwy, miejsca i roku ich uzyskania

Stopień magistra – Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii, Geografii i Oceanologii, kierunek biologia, specjalność: biologia środowiskowa, 2003.

Stopień doktora nauk biologicznych – Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii, Geografii i Oceanologii, zakres: biologia, 2007.

### 3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych/ artystycznych

Uniwersytet Gdański, Wydział Biologii, Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców  
2007 – chwila obecna – adiunkt

### 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.):

Osiągnięciem było zbadanie **strategii życiowych samców i samic morskiego gatunku ptaka, alczyka (*Alle alle*)**. Zostało ono udokumentowane w formie siedmiu, powiązanych tematycznie publikacji [1-7]. Oświadczenia wszystkich współautorów tychże publikacji zawarte są w Załączniku 4.

a) (autor/autorzy, tytuł/tytuły publikacji, rok wydania, nazwa wydawnictwa), wkład w powstanie publikacji i wskaźniki bibliometryczne

[1] Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D. 2012. **When and why does my mother leave me? The question of brood desertion in the dovekie**. The Auk 129: 632-637, [IF = 2.404]

*Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na wypracowaniu koncepcji pracy, zbiorze danych w terenie, pracy laboratoryjnej - molekularna analiza płci, przeprowadzeniu analiz statystycznych, napisaniu tekstu manuskryptu, w tym interpretowaniu wyników. Mój wkład w powstanie artykułu szacuję na 85%.*

[2] Jakubas D., Wojczulanis-Jakubas K. 2013. **Rates and consequences of relaying in little auks *Alle alle* breeding in the High Arctic – an experimental study with egg removal**. Journal of Avian Biology 44: 62–68, [IF = 2.235]



1

*Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na wypracowaniu koncepcji pracy, zbiorze danych w terenie, pracy nad manuskrypcem - komentowanie i edycja. Mój wkład w powstanie artykułu szacuję na 40%.*

[3] Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D., Kidawa D., Kośmicka A. 2012. **Is the transition from biparental to male-only care in a monogamous seabird related to changes in body mass and stress level?** Journal of Ornithology 153: 793-800, [IF = 1.632]

*Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na wypracowaniu koncepcji pracy, zbiorze danych w terenie, pracy laboratoryjnej - molekularna analiza płci, przeprowadzeniu analiz statystycznych, napisaniu tekstu manuskryptu, w tym interpretowaniu wyników. Mój wkład w powstanie artykułu szacuję na 75%.*

[4] Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D., Kulaszewicz I., Kidawa D., Taylor J.R.E. 2014. **Influence of primary reproductive investments on blood chemistry, leukocyte profile, and body mass in a small Arctic seabird.** The Auk 131, DOI: 10.1642/AUK-14-62.1, [IF 2013 = 2.627]

*Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na wypracowaniu koncepcji pracy, zbiorze danych w terenie w okresie przedinkubacyjnym i inkubacyjnym, pracy laboratoryjnej - molekularna analiza płci z materiału zebranego w okresie przedinkubacyjnym i inkubacyjnym, przeprowadzeniu analiz statystycznych, napisaniu tekstu manuskryptu, w tym interpretowaniu wyników. Mój wkład w powstanie artykułu szacuję na 66%.*

[5] Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D., Chastel O. 2013. **Different tactics, one goal: initial reproductive investments of males and females in a small Arctic seabird.** Behavioural Ecology and Sociobiology 68: 1521-1530, [IF = 3.049]

*Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na wypracowaniu koncepcji pracy, zbiorze danych w terenie, pracy laboratoryjnej - molekularna analiza płci, przeprowadzeniu analiz statystycznych, napisaniu tekstu manuskryptu, w tym interpretowaniu wyników. Mój wkład w powstanie artykułu szacuję na 74%.*

[6] Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D., Chastel O. 2013. **Behavioural and hormonal stress responses during chick rearing period do not predict brood desertion by female in a small Arctic seabird.** Hormones and Behavior 64: 448-453, [IF = 4.511]

*Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na wypracowaniu koncepcji pracy, zbiorze danych w terenie, pracy laboratoryjnej - molekularna analiza płci, przeprowadzeniu analiz statystycznych, napisaniu tekstu manuskryptu, w tym interpretowaniu wyników. Mój wkład w powstanie artykułu szacuję na 72%.*

[7] Wojczulanis-Jakubas K., Dynowska M., Jakubas D. 2011. **Fungi prevalence in breeding pairs of a monogamous seabird – little auk, *Alle alle*.** Ethology Ecology & Evolution 23: 240–247, [IF = 0.743]

*Mój wkład w powstanie tej pracy polegał na wypracowaniu koncepcji pracy, zbiorze danych w terenie, pracy laboratoryjnej - molekularna analiza płci, przeprowadzeniu analiz statystycznych, napisaniu tekstu manuskryptu, w tym interpretowaniu wyników. Mój wkład w powstanie artykułu szacuję na 74%.*

b) omówienie celu naukowego/artystycznego ww. pracy/prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania.

--

Przedstawiane prace składające się na osiągnięcie habilitacyjne omawiają strategie życiowe samców i samic u alczyka (*Alle alle*). Gatunek ten jest kolonijnym ptakiem morskim gnieźdzącym się wyłącznie w Arktyce Wysokiej, z zasięgiem obejmującym wyspy i archipelagi leżące na Oceanie Atlantyckim, powyżej koła podbiegunowego, tj. Grenlandię, Svalbard, Jan Mayen, Ziemię Franciszka Józefa, Nową Ziemię, Ziemię Północna. Pojedyncze, bardzo małe populacje są notowane na Oceanie Spokojnym. Jest to najliczniejszy ptak alkowaty Atlantyku i prawdopodobnie jeden z najliczniejszych ptaków morskich na świecie (>37 mln par lęgowych, zebrane w P19).

Gniazdowanie tego dwuśrodowiskowego gatunku w Arktyce stanowi dlań energetyczne wyzwanie, począwszy od inkubacji jaj, która musi odbywać się w sposób ciągły z powodu niskich temperatur otoczenia, a skończywszy na karmieniu pisklęcia. Zdobycie pokarmu (znalezienie i transport z żerowiska do gniazda) jest niezwykle kosztowne czasowo i energetycznie. Wysoki koszt żerowania wiąże się z: a) rozmieszczeniem preferowanego pokarmu daleko od kolonii i/lub występowaniem w suboptymalnym zagęszczeniu (np. P26, P27, P32, P34, P36); b) ograniczeniami morfologicznymi alczyka – kompromis między lataniem a nurkowaniem skutkuje wysokimi kosztami lotu]. W związku z tymi ograniczeniami wielkość lęgu alczyka ograniczona jest do jednego pisklęcia rocznie (Stempniewicz 2001). Mimo tej redukcji, nadal do wyprowadzenia lęgu z sukcesem niezbędna jest opieka obojga rodziców (np. Harding *et al.* 2004, P24).

Redukcja wielkości lęgu i dwu-rodzicielska opieka są typowymi cechami wszystkich ptaków morskich (Schreiber & Burger 2001). To co czyni alczyka nietypowym, to opuszczanie lęgu przez samicę w końcowej fazie okresu gniazdowego (Stempniewicz 2001). Dezercja lęgu przez samicę (a nie samca) jest dość wyjątkową strategią, spotykaną u nielicznych gatunków siewkowych *Charadriiformes*, w tym alkowatych *Alcidae* - choć cecha dotyczy wyłącznie plemienia *Alcini*, do którego należy alczyk wraz z dwoma gatunkami nurzyków (*Uria algae*, *U. lomvia*) i alką krzywonosą (*Alca torda*). Przyczyny i mechanizmy opuszczania lęgu przez samice generalnie u ptaków są słabo poznane. Alczyk, ze względu na opisane wyżej uwarunkowania ekologiczne i biologiczne stanowi więc doskonały gatunek do badania takiej strategii.

Dla wyjaśnienia strategii wcześniejszego opuszczania lęgu przez samicę sformułowanych zostało kilka hipotez. Najczęściej przywoływana bazuje na modelu Maynarda-Smitha (1977), wg którego opuszczanie lęgu przez jednego z rodziców ma miejsce w sytuacji, gdy jej/jego pozostanie nie przynosi korzyści, podczas gdy opuszczenie pierwszego lęgu i zaangażowanie się w kolejny przynosi zysk w postaci dodatkowego potomstwa. Dwie z prac przedstawione w ramach osiągnięcia habilitacyjnego pokazują

wyraźnie, że hipoteza ta nie ma zastosowania dla alczyka z powodu czasu kiedy samica opuszcza lęg. Praca [1] po raz pierwszy określiła dokładny czas opuszczania lęgu przez samice, który to wypada na średnio 26 dzień życia pisklęcia, a więc sam koniec okresu gniazdowego. Koniec okresu gniazdowego alczyka zbiega się w czasie z końcem okresu arktycznego lata, poza którym, wyprowadzenie lęgu nie jest możliwe ze względów klimatycznych. Wyniki eksperymentalnej pracy [2], jeszcze dobitniej podkreślają, że u alczyka wyprowadzenie kolejnego lęgu z sukcesem, nawet jeśli jest on spóźniony o nie więcej niż dwa tygodnie w stosunku do pozostałych ptaków w kolonii, jest utrudnione, i skutkuje obniżonym sukcesem reprodukcyjnym.

Inną przyczyną opuszczania lęgu przez samice alczyka mogą być jej nadwyrężone opieką rodzicielską rezerwy energetyczne. Choć samce i samice wykonują obowiązki rodzicielskie w podobnym natężeniu (wyniki mojej pracy doktorskiej, [3]), ich koszt wykonania może być różny dla każdej z płci ze względu na uwarunkowania anatomiczne i fizjologiczne. Hipoteza ta została przetestowana w pracy [3], gdzie zbadane zostały zmiany leukocytnego poziomu stresu i masy ciała u samców i samic w okresie inkubacji oraz przez cały okres pisklęcy. Wyniki pracy pokazały, że poziom stresu ptaków rodzicielskich wzrastał po inkubacji, adekwatnie do obciążeń związanych z opieką nad pisklęciem. Zmiany te jednak były podobne u samców i samic, co było odpowiadało zbliżonej liczbie karmień wykonywanych przez każdą z płci. Jednocześnie, nie stwierdzone zostały zmiany masy ciała w trakcie okresu karmienia piskląt u ptaków rodzicielskich, choć samice były generalnie lżejsze od samców. Wszystko to łącznie pokazuje, że samice alczyka opuszczające kolonię pod koniec okresu pisklęcego znajdują się we względnie dobrej formie, a przynajmniej nie gorszej niż na jego początku.

Nieco niższa masa ciała samic, wykazana w pracy [3] silnie sugeruje, że mimo podobnego wymiaru czynności rodzicielskich wykonywanych przez obie płcie, samice ponoszą wyższe koszty związane z reprodukcją niż samce. Wyjaśnieniem relatywnie gorszej kondycji samicy mogą być koszty początkowych inwestycji rodzicielskich. Podstawową różnicą między samcem i samicą jest jednak koszt produkcji gamet, który powszechnie uważa się, że jest wyższy dla samic. Zwłaszcza w przypadku alczyka może mieć to znaczenie, biorąc pod uwagę wielkość składanego przez samice jaja (ok. 20% masy ciała samicy, Stempniewicz 2001). Koszt złożenia jaja przez samice, może więc bezpośrednio wpływać na jej kondycję. Kumulacyjny efekt wszystkich obciążeń w trakcie okresu rozrodczego może sprzyjać wcześniejszemu opuszczeniu lęgu przez samice. Hipoteza ta została przetestowana w pracy [4], gdzie zostało zmierzonych kilka parametrów hematologicznych i biochemicznych (nie badanych dotąd u alczyka) oraz masa ciała u samców i samic przede wszystkim w okresie składania jaj. Efekty były maksymalizowane poprzez eksperymentalne wymuszenie lęgów powtórzonych i zwiększanie związanego z tym wysiłku reprodukcyjnego. Po raz pierwszy została stwierdzona rzeczywista wartość energetyczna jaja i czas trwania jego formowania. Praca pokazała, że produkcja jaja nie jest aż tak kosztowna energetycznie jak to wcześniej zakładano i cały proces trwa średnio 5 dni. W tym ilość energii potrzebnej dziennie do wyprodukowania takiego jaja odpowiada ilościowo tylko dwóm porcjom pokarmu, jaki samice przynoszą później pisklętom. W porównaniu z innymi gatunkami ptaków, proces formowania się jaja u alczyka okazał się nadzwyczajnie krótki. Niezwykle interesujący w pracy był też wynik wyraźnych zmian w parametrach hematologicznych i biochemicznych w

całym badanym okresie, z jednoczesnym brakiem różnic między płciowych. Sugeruje to, że ewentualne koszty produkcji jaja przez samicę są związane ze zmianami hormonalnymi. Koszty te mogą być podobne do tych, które ponoszą samce w związku z obroną samicy i terytorium w analogicznym czasie [5]. Niemniej, biorąc pod fakt, że składane przez samicę jaja w lęgach powtórzonych są mniejsze niż pierwsze jaja ([2], [4]), jak również, że samice miały niższą masę ciała od samców na różnych etapach sezonu lęgowego ([3], [4]), wydaje się, że mogą być one bardziej podatne na utratę rezerw energetycznych związanych z wysiłkiem rodzicielskim i z tego powodu mogą też szybciej opuszczać lęg.

Niezależnie od przyczyn, dla których samica opuszcza wcześniej lęg, samiec może z nim pozostawać ze względu na konieczność minimalizacji presji drapieżniczej w okresie opuszczania kolonii i potem opieki na morzu. Będąc nieco większy i bardziej agresywny, samiec może być bardziej predestynowany do opieki na tym etapie niż samica. Hipoteza ta została przetestowana w pracy [6]. Przeprowadzając eksperymenty terenowe zbadana została behawioralna i hormonalna odpowiedź na stres u samców i samic. Wyniki jednoznacznie pokazały, że w sytuacji stresowej samce i samice reagują zarówno behawioralnie jak i fizjologicznie bardzo podobnie, co z kolei podważa hipotezę o specjalnych predyspozycjach samca do wykonania finalnych obowiązków rodzicielskich, przynajmniej w zakresie odpowiedzi na stres związany z obroną pisklęcia.

W pracy [1] pokazano, że samica opuszcza lęg w momencie, kiedy obojga rodzicielska opieka nie jest już niezbędna. Uzupełniającym wyjaśnieniem przyczyn dla których samiec pozostaje w kolonii, podczas gdy samica ją opuszcza może być również jego funkcja opieki i pilnowania miejsca gniazdowego. Czas spędzony przez samce w kolonii jest zdecydowanie dłuższy w porównaniu z samicami, co wykazano w pracy [5].

Praca [5], rozważa inną ważną składową strategii życiowej, związaną z kojarzeniem się poza parą. Powszechnie uważa się, że kontakty z wieloma partnerami mogą zwiększyć dostosowanie zarówno samców jak i samic (Petrie & Kempenaers 1998). Z tego powodu kontakty poza partnerskie są częstym zjawiskiem nawet u monogamicznie socjalnych gatunków. Jednak w sytuacji gdy w efekcie kontaktów poza partnerskich, opiekujący się lęgiem rodzic nie jest z nim spokrewniony, jego dostosowanie ulega obniżeniu, przy czym problem ten z natury zjawiska dotyczy samców. Najkorzystniejszą zatem strategią dla samca jest utrzymanie czystości genetycznej w obrębie własnej 'rodziny', z jednoczesnym zachowaniem prób kontaktów poza partnerskich. Taka sytuacja w skali lokalnej populacji, zwłaszcza kolonii lęgowej (bliskość innych osobników) generuje naturalny konflikt. U alczyka, kopulacje poza partnerskie są częste, jednak ojcostwo poza parą jest zjawiskiem rzadkim (<2%, P10). Praca [5], badając zachowania ptaków w okresie przed inkubacyjnym, pokazuje, że monogamia genetyczna u alczyka jest przede wszystkim efektem kontroli samicy. Wszystkie zarejestrowane kontakty poza partnerskie odbyły się z inicjatywy samców, a samice były im niechętne, co manifestowały przyjmując wyprostowaną pozycję i w ten sposób uniemożliwiając kontakt z kloaką obcego samca. Mimo to samce również próbowały pilnować ojcostwa własnego lęgu angażując się w interakcje antagonistyczne z innymi samcami i towarzysząc samicy podczas jej całej obecności w kolonii.

Najbardziej prawdopodobną przyczyną, dla której samice unikają kontaktów poza partnerskich może być konieczność 'przekonania' samca o ojcostwie lęgu, którym ma się tak intensywnie opiekować. Samiec 'świadomy' niespokrewnienia z lęgiem mógłby zaniechać

opieki, obniżając w ten sposób również sukces lęgowy samicy. Hipotezę tę trudno testować w terenie, zwłaszcza dla alczyka, u którego ojcostwo poza parą jest tak rzadkie. Jednak wyniki pracy badającej eksperymentalne obciążanie/usuwanie jednego z rodziców alczyka pokazują, że rzeczywiście jednorodzielska opieka u alczyka skutkuje obniżonym sukcesem reprodukcyjnym (P28). Alternatywnym, lub dodatkowym wytłumaczeniem strategii samicy polegającej na unikaniu molestowania seksualnego ze strony obcych samców może być minimalizowanie ryzyka zakażenia się drobnoustrojami przenoszonymi drogą płciową. Hipoteza ta jest rzadko przywoływana w takim kontekście, niemniej była proponowana przez innych autorów (np. Lombadro & Thorpe 2000, Hupton et al. 2003). Została ona przetestowana w pracy [7]. Analizując skład mikrogrzybów (drożdżaki, pleśniowe) występujących w kloace alczyków, stwierdzono, że 34% ptaków było zainfekowanych, przy czym wszystkie gatunki grzybów były potencjalnie patogenne. Grzyby mogą zatem stanowić pewnie czynnik ryzyka. Jednak porównując skład mikroflory samców i samic nie znaleziono zależności pozwalających na stwierdzenie, że grzyby te przekazywane są drogą płciową, a przynajmniej mechanizm nie jest taki prosty jak się to zakłada.

Przedstawione do osiągnięcia prace zostały wykonane w ramach realizacji grantów badawczych, których byłam/jestem kierownikiem (G11, G13, prace 2-6) oraz przy okazji realizacji grantu G7 (prace: 1, 7), gdzie byłam wykonawcą.

## **5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo – badawczych**

### **a) Okres przed doktoratem i doktorat**

Działalność naukowo-badawczą rozpoczęłam realizacją pracy magisterskiej pt. *„Znaczenie ryb wykrztuszonych przez kormorana czarnego *Phalacrocorax carbo* L. jako bazy pokarmowej czapli siwej *Ardea cinera* L. w mieszanej kolonii lęgowej w Kątach Rybackich*”, wykonywanej pod kierunkiem prof. dr. hab. Lecha Stempniewicza, w Katedrze Ekologii i Zoologii Kręgowców Uniwersytetu Gdańskiego. Wyniki pracy pokazały, że wykrztuszone przez kormorana ryby stanowią ważne źródło pokarmu dla lokalnej populacji czapli, szczególnie w okresie pisklęcym, w tym na etapie opuszczania gniazd przez młode czaple. Stwierdzone zostało również, że wykorzystanie tego rodzaju pokarmu przez czaple zachodzi tylko w miejscach wspólnego gniazdowania kormorana i czapli. Wyniki pracy zostały opublikowane dwa lata po jej ukończeniu (P2).

Zaraz po ukończeniu studiów magisterskich rozpoczęłam studia doktoranckie na Środowiskowym Studium Doktoranckim Uniwersytetu Gdańskiego, przygotowując pracę doktorską pt. *„Inwestycje rodzicielskie samca i samicy u monogamicznego gatunku ptaka morskiego (alczyk *Alle alle*) w warunkach dnia polarnego*”, pod kierunkiem prof. dr. hab. Lecha Stempniewicza, w Katedrze Ekologii i Zoologii Kręgowców Uniwersytetu Gdańskiego. Podczas czterech sezonów badawczych (2003-2006) w kolonii lęgowej alczyka w Hornsundzie (Spitsbergen, Nowegia), w ramach realizacji grantów G2 i G3, oceniałam nakłady rodzicielskie samców i samic alczyka na poszczególnych etapach sezonu lęgowego (okres przedinkubacyjny, inkubacyjny i pisklęcy). Oceny tej dokonywałam poprzez obserwacje bezpośrednie zachowań ptaków, zbiór i analizę prób pokarmowych oraz analizę parametrów kondycyjnych (masa ciała oraz leukocytny poziom stresu). W związku z bardzo

niewielkim dymorfizmem płciowym u alczyka (samce są nieznacznie większe od samic, brak różnic w upierzeniu, P4) płeć ptaków była ustalana przede mną molekularnie. Metody tej nauczyłam się (stosuję ją i rozwijam do dziś) podczas szkoleń i staży w Polsce (Katedra Mikrobiologii Uniwersytetu Gdańskiego, Instytut Zoologii Polskiej Akademii Nauk w Warszawie) i zagranicą (Muzeum Historii Naturalnej w Oslo, Norwegia).

W oparciu o materiał zgromadzony w ramach pracy doktorskiej, przygotowanej w postaci rozprawy w języku polskim, powstało pięć publikacji, w tym dwie jeszcze przed obroną doktoratu. Pierwsza z tych prac, dotyczyła wiarygodności ustalania płci ptaków w oparciu o pomiary biometryczne (P4). Wraz ze współautorem, stwierdziliśmy że różnice w wielkości ciała samców i samic, zwłaszcza jeśli są to osobniki losowo odławiane z populacji (nie tworzące pary lęgowej) są zbyt małe aby można było stosować ustaloną w pracy funkcję dyskryminacyjną. Druga z prac (P3) wykazała, że samce i samice alczyka przynoszą pisklęciu różny jakościowo pokarm. Wynik ten jest o tyle ciekawy, że alczyk jako ptak o niezwykle wysokim poziomie metabolizmu (najwyższy odnotowany dla ptaków morskich, Gabrielsen *et al.* 1991) koncentruje się podczas żerowania na wybranych, wysoce energetycznych taksonach zooplanktonu. W związku z tym można oczekiwać, że pokarm dostarczany pisklęciu będzie dość jednolity taksonomicznie, niezależnie od płci rodzica. Wyniki pracy P4 pokazały jednak, że jest to znacznie bardziej złożone.

W trzech kolejnych pracach, opublikowanych już po doktoracie, zostały przedstawione zachowania samców i samic w okresie przedinkubacyjnym (P10) i inkubacyjnym (P11), a także porównano masę ciała i poziom stresu u ptaków obu płci w okresie inkubacji (P6). W pracy P10 wykazałam wraz ze współautorami, że kopulacje poza partnerskie są częste, choć nieefektywne (niski odsetek ojcostwa poza parą). Praca ta dała podstawę do dalszych badań na temat mechanizmów i przyczyn utrzymywania monogamii genetycznej u alczyka (prace z osiągnięcia habilitacyjnego [5], [7]). Porównując behavior ptaków w okresie inkubacyjnym w pracy P11, pokazałam wraz ze współautorami, że choć ptaki rodzicielskie inkubację jako taką dzielą między siebie po równo, to czynności związane z obroną miejsca gniazdowego są wykonywane głównie przez samce. Ma to istotne przełożenie na stres fizjologiczny, który rośnie u samców a u samic maleje w czasie inkubacji, co zostało przedstawione w pracy P6.

Kolonijne gniazdowanie i silna synchronizacja rozrodu u alczyka, eksploatowanego przez różne drapieżniki, w tym mewę bładą (*Larus hyperboreus*), dały asumpt do badań nad wpływem synchronizacji lęgów w kolonii lęgowej ptaków na relację typu drapieżnik-ofiara. Dzięki istnieniu danych zgromadzonych przez jednego ze współautorów pracy 20 lat wcześniej, możliwe było również zbadanie tej relacji w dłuższej perspektywie czasowej, kiedy to zmianie mogła ulec liczebność lokalnej populacji drapieżnika. Wyniki tych badań, opublikowane w P1, pokazały, że dzięki synchronizacji rozrodu alczyka presja mewy bladej jest osłabiona, choć wyraźnie zwiększona w porównaniu z okresem sprzed dwudziestu lat.

## b) Okres po doktoracie

Moją aktywność badawczą po doktoracie można podzielić na pięć głównych tematów. Pierwszy z nich, obejmuje strategię życia samców i samic alczyka i stanowi główne osiągnięcie habilitacyjne (opisane powyżej). Drugim obszarem mojego działania były reakcje alczyków na zmiany klimatyczne i oceanograficzne zachodzące w ekosystemie Arktycznym.

Trzecim tematem, jakim się zajmowałam było przestrzenne zróżnicowanie populacji kolonijnych ptaków morskich. Czwartym obszarem naukowej eksploracji była ekofizjologia, morfologia i migracja ptaków wróblowych *Passeriformes* zbiorowisk szuwaru trzciniowego. Wreszcie piątym aspektem badań była kwestia proporcji płci w lęgach kormorana zmieniającej się zależnie od fenologii i przestrzennego rozmieszczenia gniazd. Poniżej omówię tematy szczegółowo.

### *Reakcja alczyków na zmiany klimatyczne i oceanograficzne w ekosystemie Arktyki*

Po zakończeniu doktoratu zostałam zatrudniona na stanowisku adiunkta w Katedrze Ekologii i Zoologii Kręgowców Uniwersytetu Gdańskiego i byłam wykonawcą projektów badawczych (G1, G4-G7) kierowanych przez prof. dra. hab. Lecha Stempniewicza. Pozwoliło mi to na eksplorowanie zagadnienia reakcji planktonożernych ptaków na postępujące zmiany klimatyczne w ekosystemie arktycznym, co było tematem przewodnim tychże projektów. W tym czasie przygotowywałam również do druku materiał zgromadzony w czasie doktoratu (trzy publikacje, opisane w części: 'Okres przed doktoratem i doktorat')

Z względu na specyfikę żerowania i liczebność populacji, alczyk stanowi modelowy gatunek dla badania zmian zachodzących w ekosystemie morsko-ładowym Arktyki. Zdecydowaną większość diety alczyka stanowi zooplankton pochodzenia arktycznego, który w porównaniu z zooplanktonem bytującym w atlantyckich, cieplejszych masach wodnych jest znacznie bardziej kaloryczny. Tylko taki wysoce energetyczny zooplankton jest w stanie pokryć wysokie zapotrzebowanie energetyczne alczyka. W związku z tym, oczekuje się, że przy zmieniających się układach mas wodnych w Arktyce, gdy zimne prądy odsuwają się od kolonii lęgowych, alczyki powinny odpowiednio reagować – wydłużać loty żerowiskowe w poszukiwaniu właściwych żerowisk, albo zwiększać ich częstość i/lub czas trwania żerowania, gdy żerują na suboptymalnym żerowisku. Hipotezy te testowaliśmy z interdyscyplinarnym i międzynarodowym zespołem w trzech koloniach alczyków na Spitsbergenie (Hornsund, Magdalenefjorden i Isfjorden), charakteryzujących się zróżnicowanymi warunkami oceanograficznymi (prace: P18, P23, P32, P36, P43, P46). Do badania reakcji ptaków na zachodzące zmiany wykorzystaliśmy również zmienność między sezonową prowadząc badania w tym obszarze przez jedenaście kolejnych sezonów (prace: P5, P16, P27). Wyniki tych prac pokazują, że alczyki wykonują więcej karmień w miejscach, sezonach z dużym udziałem ciepłych wód atlantyckich w pobliżu kolonii. Próbują w ten sposób zrekompensować gorszą jakość pokarmu, który przynoszą. Wydłużony czas trwania lotów żerowiskowych pokazany w tych pracach sugeruje, że ptaki żerują na suboptymalnym żerowisku. Dzięki zastosowaniu miniaturowych nadajników GPS stwierdziliśmy, również, że alczyki stosują mieszaną strategię radzenia sobie w sytuacji napływu atlantyckich mas wodnych w pobliżu kolonii (P26, P34, P44). Ptaki latają zarówno na pobliskie żerowiska (do 60 km), jak i całkiem odległe (do 150 km od kolonii). Zmienny zasięg lotów żerowiskowych jest również związany z bimodalną strategią żerowania alczyków w okresie pisklęcym, kiedy ptaki rodzicielskie wykonują serię krótkich lotów (głównie na potrzeby piskląt), naprzemiennie z lotami dłuższymi (przede wszystkim na potrzeby własne ptaków dorosłych) (P16). Choć alczyki wyraźnie dostosowują strategię żerowania do aktualnych warunków na żerowisku, nie stwierdziliśmy jak dotąd żadnych efektów przejawiających się w kondycji i



poziomie stresu ptaków dorosłych (P23, P36). Niemniej, czas opuszczania kolonii przez młode wydłuża się, a masa ciała piskląt i sukces reprodukcyjny ulegają obniżeniu w gorszych troficznie warunkach (P34, P36, P43).

Osobną kwestią odpowiedzi alczyków na postępujące w Arktyce zmiany klimatyczne jest fenologia rozrodu. Alczyki są silnie zależne od terminu stopnienia śniegu w kolonii. Widoczne jest to nawet w mikroskali, gdzie różna ekspozycja różnych części kolonii sprawia, że śnieg ustępuje tam w różnym czasie. To z kolei istotnie wpływa na moment przystępowania ptaków do rozrodu (P22). W pracy P12, pokazaliśmy wraz ze współautorami, że alczyki zmieniają moment rozpoczęcia lęgów w tempie średnio 1 dnia na dekadę, rozpoczynając lęgi wcześniej w związku z coraz wcześniej ustępującą pokrywą śnieżną. Choć 4 dni przesunięcia mediany klucia piskląt w kolonii, które ostatecznie stwierdziliśmy dla 40 letniego okresu badań mogą się wydawać niewielką zmianą, w ekosystemie Arktycznym może mieć to kolosalne znaczenie. W tej samej pracy stwierdziliśmy również istotną zależność daty przystępowania do rozrodu i klimatu dla mewy trójpalczastej *Rissa tridactyla*, gdzie wzrost temperatury powierzchni morza na przestrzeni czterech dekad przesunął datę przystępowania do lęgów na wcześniejszą. W oparciu o te wyniki aktualnie, wraz z zespołem przygotowujemy kolejny polsko-norweski projekt, który będzie badał dopasowanie/niedopasowanie fenologii lęgów ptaków Arktyki do fenologii występowania pokarmu.

### *Zróżnicowanie morfologiczne i genetyczne populacji*

Poza biologią i ekologią lęgową zajmowałam się również ekologią populacji. Główną uwagę przy tym skoncentrowałam również na alczyku, jako, że jest to gatunek stanowiący kluczowy element ekosystemu Arktyki, a stopień zróżnicowania jego populacji i sposób jej funkcjonowania (tu rozumiany jako przepływ genów między koloniami) nie był poznany. Prace w tym zakresie realizowałam w oparciu o granty badawcze (G9, G12), których byłam kierownikiem. Materiał do badań uzyskałam zbierając go samodzielnie w terenie, lub nawiązując współpracę ze osobami zajmującymi się alczykiem w innych rejonach, co w sumie pozwoliło na przebadanie pod tym kątem całej globalnej populację tego gatunku. Realizacja tego tematu wymagała określonych umiejętności laboratoryjnych (genotypowanie i sekwencjonowanie) i analitycznych, które zdobyłam na dwóch stażach w Muzeum Historii Naturalnej w Oslo (Norwegia) oraz stażu na Uniwersytecie Queen's w Kingston (Kanada), a także na różnych szkoleniach organizowanych przez Polskie Towarzystwo Genetyczne (Sopot) oraz Instytut Zoologii Polskiej Akademii Nauk w Warszawie. W efekcie tych prac powstały dwie publikacje dotyczące zróżnicowania morfologicznego i genetycznego alczyka (P19, P37). Pierwsza z nich pokazała istotne różnice w wielkości ciała ptaków między różnymi częściami zajmowanego arealu lęgowego. Ptaki z Grenlandii są mniejsze od ptaków z kolonii spitsbergeńskich (gatunek nominatywny, *A. a. alle*), a największe osobniki należące do innego podgatunku (*Alle a. polaris*) gniazdują na Ziemi Franciszka Józefa. Stwierdzone zróżnicowanie morfologiczne wydaje się być związane z surowością klimatu w miejscu gniazdowania i prawdopodobnie również zimowania, zgodnie z ekologiczną regułą Bergmana. Pomimo istotnego zróżnicowania morfologicznego, w pracy badającej zróżnicowanie genetyczne populacji nominatywnego podgatunku *A. a. alle*, nie stwierdzono

różnic w frekwencji badanych alleli mikrosatelitarnych i haplotypów mitochondrialnych pomiędzy koloniami. Jedynie niewielka kolonia zlokalizowana na Pacyfiku była nieco odmienna (najwyższa frekwencja alleli prywatnych). Wyniki pracy wyraźnie więc sugerują silny przepływ genów między koloniami, z wyjątkiem najbardziej odległych lokalizacji, które mogą być bardziej izolowane. Prace dotyczące tej tematyki są nadal przeze mnie kontynuowane. Aktualnie złożyłam do redakcji czasopisma (*The Auk*) manuskrypt, w którym szacuję wraz z zespołem czas rozdzielenia się dwóch podgatunków – *Alle. a. alle* i *a. a. polaris* (25 tys. lat temu) i pokazuję podobieństwa genetyczne między dwoma podgatunkami stwierdzone przy pomocy markerów neutralnych. Stwierdzony brak wyraźnych różnic genetycznych, przy tak dużych różnicach morfologicznych jest intrygujący. Jedną z prawdopodobnych przyczyn stwierdzenia braku różnic genetycznych mogą być właściwości markerów neutralnych, które wprawdzie szybko mutują jednak bywają mało efektywne w pokazywaniu różnic między populacjami, jeśli te izolowane są od siebie od niedawna. Pracuję więc również aktualnie nad charakterystyką kodujących rejonów DNA (geny rejonu zgodności tkankowej, *ang. major histocompatibility complex*, MHC). Zastosowanie takich markerów może pomóc oszacować stopień izolacji obu podgatunków.

Temat zróżnicowania przestrzennego populacji jest wciąż przeze mnie kontynuowany nie tylko w odniesieniu do alczyka. W ramach realizacji grantu G10, rozpoczęłam projekt nad zróżnicowaniem genetycznym populacji kormorana czarnego *Phalacrocorax carbo sinensis*. Projekt realizowany jest we współpracy z dr Robertem Rutkowskim z Muzeum i Instytutu Zoologii Polskiej Akademii Nauk w Warszawie, oraz naukowcami zajmującymi się ekologią kormorana w Polsce i za granicą. Populacja kormorana w całej Europie zwiększyła się znacząco powodując liczne konflikty z przedsiębiorstwami rybackimi i leśnikami, przez których kormoran jest postrzegany jako konkurent i szkodnik. W związku z tym podejmuje się różne działania mające na celu ograniczenie wielkości populacji, w tym odstrzał osobników na stawach rybnych, lub na noclegowiskach po sezonie lęgowych. Działania te jednak podejmowane są bez znajomości mechanizmów funkcjonowania populacji (m.in. stopienia wymiany osobników między koloniami, zasięgu migracji, itp.), w związku z tym są raczej mało efektywne. Prowadzony przeze mnie projekt ma uzupełnić tę lukę, wykorzystując do poznania mechanizmów funkcjonowania populacji narzędzia molekularne. W związku ciągłym napływem nowych porcji prób z różnych lokalizacji, które należy uwzględnić w projekcie, prace w tym zakresie wciąż trwają. Jednak wstępne analizy pokazują silny przepływ osobników/genów między koloniami, co jest prawdopodobnie wyjaśnia brak efektywności eksterminacji lokalnych populacji poprzez ich odstrzał.

Pozostając przy tematyce zróżnicowania populacji w przestrzeni, w ramach realizacji grantu, którego byłam kierownikiem, dotyczącego ekologii lęgowej innego ptaka morskiego, nawałnika burzowego *Hydrobates pelagicus* (G14), którego byłam kierownikiem, wraz z zespołem w pracy P39 zbadaliśmy morfologiczne zróżnicowanie populacji nawałnika w całym zasięgu jego występowania. Materiał wykorzystany w pracy, w części dotyczącej Wysp Owczych został zgromadzony w czasie prac terenowych związanych z realizacją ww grantu; dane biometryczne z innych kolonii pochodziły z dostępnej literatury. Praca ukazuje zróżnicowanie morfologiczne populacji w różnych skalach (dla całego gatunku, dla podgatunku), jak również bada stopień dymorfizmu płciowego. Wyniki pokazują silną zależność wielkości ciała ptaków od warunków klimatyczno-pogodowych w miejscu

gniazdowania. W pracy tej przedstawiono również funkcję dyskryminacyjną pozwalającą poprawnie oznaczyć 75% ptaków używając do tego odpowiednich pomiarów ciała (długość skrzydła i długość głowy z dziobem).

W końcu, pozostając przy tematyce populacyjnej, dokonałam wraz ze współautorami podsumowania liczebności poszczególnych gatunków ptaków występujących w Hornsundzie (P9). Praca porównuje stan aktualny awifauny z istniejącymi w literaturze danymi z przeszłości, wskazując na istotne zmiany (np. zmiana liczebności lokalnych populacji bernikli białolicej *Branta leucopsis* i gęsi krótkodziobej *Anser brachyrhynchus*). Również, dokumentując aktualny stan awifauny praca stanowi podstawę do ewentualnych porównań tego typu w przyszłości.

#### *Występowanie różnych drobnoustrojów (w tym patogennych) w ekosystemach Arktyki*

Dzięki realizacji różnych projektów dotyczących alczyka, siłą rzeczy realizowanych w Arktyce, miałam możliwość zgłębiania zagadnień związanych z funkcjonowaniem ekosystemu arktycznego. Arktyka jest specyficznym ekosystemem - z racji surowości klimatu nie występuje tam wiele grup organizmów, pospolitych w innych strefach klimatycznych. Niemniej w związku z postępującymi zmianami klimatu, jak również pod wpływem działania człowieka, globalna dystrybucja różnych organizmów wciąż się zmienia. Monitorowanie więc stanu rzeczy oprócz dostarczania informacji o rozmieszczeniu organizmów *per se*, może być również jednym z narzędzi kontroli zmian zachodzących w ekosystemie. Działając we współpracy ze specjalistami zajmującymi się różnymi grupami organizmów, sprawdzałam: a) obecność pasożytniczych pierwotniaków w krwi alczyków (P17) w trzech różnych koloniach lęgowych na Spitsbergenie, b) obecność pasożytniczych grzybów w organizmach alczyków (P31) oraz c), lekooporność bakterii występujących w odchodach mewy bladej (P42). W pracy P17, dotyczącej pasożytniczych pierwotniaków stwierdziliśmy, że jak dotąd alczyki są wolne od tych organizmów, co prawdopodobnie oznacza, że nie ma ich wciąż w ekosystemie Arktyki. Badając skład gatunkowy grzybów bytujących w gardzieli i kloace alczyków w pracy P31, stwierdziliśmy obecność 12 gatunków drożdżaków, w tym trzy gatunki zostały odnotowane po raz pierwszy u ptaków w ogóle. Choć obecność tych grzybów nie powodowała żadnych zmian chorobowych u alczyków, wszystkie stwierdzone gatunki uważane są za potencjalnie patogenne (w tym groźne dla człowieka). Wyniki pracy pokazują, że rozmaite patogeny są obecne nawet w tak jałowym środowisku jakim jest Arktyka. Badając lekooporność bakterii w pracy P42, stwierdziliśmy obecność lekoopornych szczepów bakterii w odchodach mewy bladej. Co więcej, ustaliliśmy, że za tę lekooporność odpowiedzialna jest nowa, zmutowana postać genu AmpC beta-laktamazy.

Przy okazji wykonywania wspomnianego wyżej grantu dotyczącego biologii lęgowej nawałnika burzowego (G14), zbadalam wraz ze współautorami wpływ powszechnej u tego gatunku puffinozy (choroba objawiająca się degeneracją stóp, etiologia nieznaną) na parametry hematologiczne. Wyniki tych badań przedstawione zostały w pracy, przyjętej do druku w *Wilson Journal of Ornithology* (nie uwzględniona w spisie, w związku z brakiem numerów woluminu i stron w dniu składania wniosku o rozpatrzenie osiągnięcia habilitacyjnego)

*Dodatkowe zagadnienia - obserwacje*

Przy okazji realizacji różnych projektów w Arktyce udało się zaobserwować i opisać szereg zachowań (nietyczne pozycje samca i samicy podczas kopulacji, zachowania homoseksualne, P7) i zjawisk dotyczących alczyka (aberracje chromatyczne P25, podwojona liczba jaj w lęgu P14) oraz jego głównego drapieżnika mewy bladej (nieznane dotąd techniki polowania na alczyki, P15). Choć były to tylko przypadkowe obserwacje wzbudziły zainteresowanie różnych badaczy (np. P7 - cytowane Poiani 2010, MacFarlane et al. 2010). Praca o zwiększonej liczbie jaj w lęgu (P14) stała się również inspiracją dla przeprowadzenia przeze mnie i współautora eksperymentu terenowego, mającego na celu przetestowanie hipotezy o możliwości wyprowadzenia większej liczby młodych przez alczyka (P38). W pracy Kozłowej (1957) zaproponowano bowiem, że posiadanie rozległej plamy lęgowej przez alczyka może być związane z możliwością wyprowadzania przez niego zwiększonych lęgów. Wyniki pracy P38 potwierdziły, że choć inkubacja dwóch jaj jednocześnie jest możliwa, jej efektywność jest niska, a więc zredukowany do jednego jaja/pisklęcia lęg alczyka jest prawdopodobnie cechą ewolucyjnie starą i związaną z adaptacją do warunków ekosystemu Arktyki.

*Ekofizjologia i morfologia ptaków wróblowych zbiorowisk szuwarowych*

Badając różne aspekty biologii i ekologii lęgowej alczyka zainteresowałam się ogólną ekofizjologią ptaków, a w szczególności wpływem różnych czynników na mierzone często w badaniach ornitologicznych parametry kondycyjne. W oparciu o bazę terenową Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców UG nad jez. Drużno (dominujący habitat – szuwar trzcinowy) oraz fundusze grantu G8 i statutowe, wraz z współpracownikami badaliśmy wpływ różnych czynników zewnętrznych i wewnętrznych na parametry kondycyjne drobnych ptaków wróblowych związanych z szuwarem trzcinowym. W pierwszych dwóch pracach powstałych w efekcie tych badań, stwierdziliśmy istotny wpływ wieku i płci oraz fazy rozrodu i wędrówki jesiennej na parametry hematologiczne i masę ciała ptaków u trzciniczka (*Acrocephalus scirpaceus*) i rokitniczki (*A. schoenobenus*) (P33), a także potrzosa *Emberiza schoeniclus* (P21). W kolejnej pracy stwierdziliśmy istotny wpływ pasożytów krwi na parametry hematologiczne u trzciniczka i rokitniczki (P24). Aktualnie, w tej serii przygotowujemy również pracę z moim udziałem nt wpływu pierzenia na parametry kondycyjne u brzęczki (*Locustella fluviatilis*).

Dla dwóch gatunków badanych w projektach dotyczących ekofizjologii ptaków, zaproponowaliśmy w dwóch odrębnych pracach, funkcje dyskryminacyjne pozwalające oznaczyć płeć ptaków w oparciu o pomiary biometryczne, tj. rokitniczki (P20) i dla brzęczki (P35).

Badania nad zgrupowaniem ptaków trzcinowych na Drużnie obejmowały również okres ich migracji jesiennej, kiedy są one najliczniej chwywane. Zróżnicowany przelot samców i samic stanowi jedną z komponentów życiowych strategii samców i samic. Dotychczas stwierdzono taki zróżnicowany przelot dla płci w czasie wiosennej migracji, i głównie dla gatunków o wyraźnie zaznaczonym dymorfizmie płciowym. Zbadaliśmy więc fenologię przelotu molekularnie oznaczonych samców i samic monomorficznych gatunków jakimi są trzciniczki i rokitniczka w czasie ich jesiennej migracji (P13). Stwierdziliśmy istotne

różnice w dacie przelotu przez miejsce przystankowe jakim jest jez. Družno u trzcinniczka, gdzie młode samce rozpoczynały przelot wcześniej niż samice, choć nie stwierdziliśmy takich zależności dla rokitniczki, ani ptaków dorosłych obojga gatunków. Chcąc zbadać na ile zjawisko zróżnicowanej daty przelotu samców i samic w czasie jesiennej migracji jest powszechne zbadaliśmy tę kwestię u wodniczki (*Acrocephalus paludicola*) migrującej masowo przez zachodnie wybrzeże Francji. Zgodnie z oczekiwaniami, stwierdziliśmy zróżnicowane daty przelotu dla obu płci, z wcześniejszym przelotem dorosłych samców w porównaniu z dorosłymi samicami i młodymi obojga płci (P30). Jako że zjawisko zróżnicowanego przelotu samców i samic, w tym wodniczki badane było przez nas tylko w jednym sezonie i jednym miejscu przystankowym, w sezonie 2013, we współpracy z prof. Frédéric'iem Jiguet (Muzeum Historii Naturalnej w Paryżu) rozpoczęłam pracę nad projektem pozwalającym na analizę dat przelotu samców i samic wzdłuż całego wybrzeża zachodniej Francji. Badając strategię migracji samców i samic wodniczki dotychczas przeanalizowaliśmy również zapasy tłuszczowe gromadzone przez samce i samice w badanym miejscu przystankowym (estuariusm Loary, Francja). Wyniki tych analiz, przedstawione w pracy P40, pokazują, że w oparciu o zgromadzone rezerwy ptaki są w stanie pokonać dystans około 1000 km, jest on wystarczający do pokonania basenu Morza Śródziemnego i dotarcia do pierwszych miejsc przystankowych w zachodniej Afryce.

### *Proporcja płci w lęgu*

Inną kwestią, która pozostaje w strefie moich zainteresowań, jest proporcja płci w lęgu. Temat ten cieszy się coraz większym zainteresowaniem badaczy, jako że coraz więcej prac pokazuje, że proporcja płci młodych w lęgu może się zmieniać w sposób adaptacyjny. I tak, badając tę kwestię wraz ze współautorami u kormorana stwierdziliśmy, że w związku z dymorfizmem płciowym zaznaczającym się już na etapie pisklęcym, liczba bardziej kosztownych w wyprodukowaniu i utrzymaniu synów, zmniejsza się w lęgach, które rozpoczynane są później w sezonie. Jest to prawdopodobnie związane z pogarszającymi się warunkami troficznymi wraz z zaawansowaniem sezonu (P29). W drugiej pracy, analizowaliśmy przestrzenny rozkład proporcji płci w lęgach w całej kolonii (P45). Stwierdziliśmy, że proporcja płci w lęgu zmienia się w gradiencie odległości od centrum kolonii, co jest prawdopodobnie związane z jakością rodziców. Wyniki pracy sugerują, że rodzice o wysokiej jakości, zajmujący centralne miejsca w kolonii (najbardziej bezpieczne od drapieżników) mogli wychować synów w lęgu.

### Literatura

-- prace własne cytowane w tekście, wymienione w Wykazie opublikowanych prac naukowych (Załącznik 3)

-- pozostałe:

Gabrielsen G.W., Taylor J.R.E., Konarzewski M., Mehlum F. 1991. Field and laboratory metabolism and thermoregulation in Dovekies (*Alle alle*). The Auk 108: 71-78.

- Harding A.M.A., Pelt T.I.V., Lifjeld J.T., Mehlum F. 2004. Sex differences in Little Auk *Alle alle* parental care: transition from biparental to parental-only care. *Ibis* 146: 642-651.
- Hupton G., Portocarrero S., Newman M., Westneat D.F. 2003. Bacteria in the reproductive tracts of red-winged blackbirds. *Condor* 105: 53-464.
- Kozlova E.V. 1957. Charadriiformes, suborder Alcae. In Fauna of USSR: birds. Vol. 2, No. 3. Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad
- Lombardo M.P., Thorpe P.A. 2000. Microbes in tree swallow semen. *Journal of Wildlife Disease* 36: 460-468.
- Maynard Smith J. 1977. Parental investment – a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25: 1-9.
- MacFarlane G. R., Blomberg S.P., Vasey P. L. 2010. Homosexual behaviour in birds: frequency of expression is related to parental care disparity between the sexes. *Animal Behaviour* 80: 375-390.
- Petrie M., Kempenaers B. 1998. Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 52-57.
- Poiani A. 2010. *Animal Homosexuality: A Biosocial Perspective*, Cambridge University Press
- Schreiber E.A., Burger J. 2001. *Biology of Marine Birds*. Marine Biology Series, CRC.
- Stempniewicz L. 2001. Little Auk *Alle alle*. BWP Update. – *Journal of Birds of Western Palearctic* 3: 45-201.

Gdańsk, 16 wrzesień 2014

Katarzyna Wojczulanis-Jakubas

