

## Ekologia i biologia ptaków Puszczy Białowieskiej z perspektywy czterdziestoletnich badań

### Ecology and biology of birds in the Białowieża Forest: a 40-year perspective

Dorota Czeszczewik\*, Wiesław Walankiewicz

Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach, Wydział Przyrodniczy, Instytut Biologii, Katedra Zoologii,  
ul. Prusa 12, 08-110 Siedlce

\*Tel. +48 25 6431207, e-mail: dorota.czeszczewik@uph.edu.pl

**Abstract.** The aim of this study was to review the most important results from the last 40 years of intense ornithological research conducted in the Białowieża Forest. Furthermore, we discuss the threats that may destroy the unique ecology and characteristics of this forest.

Studying the avifauna of the Białowieża Forest provides us with a good general knowledge about natural ecological conditions and relationships, which prevailed in temperate European forests in the past. The avifauna of the Białowieża Forest is characterized by features associated with primeval habitats such as the stability of communities over time, high species richness, relatively low densities, high proportion of hole-nesting birds, very high predation pressure and weak, insignificant competition interactions. This emphasizes the importance of predation, excess of nesting sites for cavity nesting birds, high abundance of food, especially for insectivorous species and fluctuation of bird population size due to rodent outbreaks (pulsed resources). The most severe threats for the avifauna of the Białowieża Forest are: rejuvenation of tree stands, removal of dead wood, fragmentation of old-growth stands, change of tree stand composition (reducing the proportion of some tree species).

In order to expand our ecological knowledge about birds, we should keep the Białowieża Forest fully protected for years to come. The main priority should be the maintenance of natural processes changing the forest's species composition.

**Keywords:** Białowieża National Park, temperate forests, predation, forest birds assembly, forest management

## 1. Wstęp

Do tej pory większość badań poświęconych ekologii i biologii lęgów ptaków leśnych prowadzono w mocno zmienionych lasach strefy umiarkowanej (Tomiałojć et al. 1984), z wyjątkiem Puszczy Białowieskiej (PB), gdzie od ponad 40 lat realizowane są badania ornitologiczne. Puszcza Białowieska, pomimo silnej presji na osadnictwo i związane z tym przez wieki karczowanie lasów na nizinach Europy, przetrwała jako zwarty obszar leśny i stanowi obecnie ostatnią pozostałość pierwotnej niżowej puszczy europejskiej. Wyjątkowy, jak na lasy nizinne w całej strefie umiarkowanej Europy i Ameryki Północnej, stan Puszczy Białowieskiej wynika z jej historii. Do początku XX w. był chroniony jako teren łowiecki. W XX w. pojawiły się kolejne formy ochrony prawnej Puszczy (park narodowy, rezerваты, Natura 2000, UNESCO itd.). Pozwoliło to na zachowanie, unikalnych na skalę światową, wyjątkowo starych drzewostanów nie tylko w Białowieskim Parku Narodowym (BPN) i rezerwach, ale również w lasach gospodarczych.

Stare drzewostany, a zwłaszcza grądy, łęgi i olsy Puszczy Białowieskiej, są najbardziej pierwotnymi, nizinnymi lasami całej strefy umiarkowanej. Nie oznacza to, że są to lasy dziewicze, które nie podlegały wpływom człowieka, ale takie nie istnieją już nawet w tropikalnych lasach deszczowych w Azji, Afryce czy Ameryce Południowej (Willis et al. 2004). Dzięki tym cechom Puszcza Białowieska stanowi obecnie naturalne laboratorium, w którym można obserwować organizmy w warunkach, jakie panowały w lasach przed przekształceniem ich przez człowieka (Wesołowski 2007b). Dlatego jest to jeden z niewielu lasów na świecie, gdzie można badać różnego rodzaju przystosowania ewolucyjne ptaków związane np. z drapieżnictwem, konkurencją, zasobami pokarmu czy miejscami lęgowymi. Podział Puszczy Białowieskiej na strefy o różnym reżimie ochronnym (park narodowy, rezerваты przyrody, lasy gospodarcze) umożliwia badanie bezpośredniego wpływu czynników antropogennych (w tym gospodarki leśnej) na awifaunę. Różnorodność i funkcjonowanie zespołów ptaków oraz ich pierwotne zwyczaje w Puszczy Białowieskiej mogą być traktowane jako modelowe w po-

Wpłynęło: 31.07.2016 r., zrecenzowano: 26.08.2016 r., zaakceptowano: 14.10.2016 r.

równaniu z innymi europejskimi lasami strefy umiarkowanej. Tutaj można poznać i zrozumieć funkcjonowanie pierwotnych ugrupowań ptaków przed wprowadzeniem intensywnej gospodarki leśnej.

Celem pracy jest próba podsumowania wyników ponad 40-letnich badań ornitologicznych prowadzonych w Puszczy Białowieskiej. Omówiono również zagrożenia awifauny spowodowane działalnością człowieka.

## 2. Charakterystyka awifauny lęgowej

Awifauna zasiedlająca puszczańskie drzewostany wykazuje wiele cech pierwotnych, zbliżonych z tymi, które charakteryzują tropikalne lasy deszczowe. Właściwości te odróżniają ją od awifauny lasów mocno przekształconych przez człowieka (Tomiałojć, Wesołowski 2004). Można też założyć, że awifauna Puszczy jest zbliżona do tej, która występowała w dawnych lasach europejskich. Puszcza Białowieska stanowi zatem punkt referencyjny dla badań biologii ptaków leśnych (Tomiałojć, Wesołowski 2004; Wesołowski 2007b). Cechy pierwotne awifauny białowieskiej omówiono poniżej.

### Duże bogactwo gatunkowe

W całej Puszczy Białowieskiej stwierdzono ponad 250 gatunków ptaków, z czego większość to gatunki lęgowe (Tomiałojć 1995). Najwięcej gatunków gnieździ się w lasach liściastych – w łęgach i grądach, szczególnie na brzegach lasu (na tę różnorodność wpływa również obecność nielicznych gatunków nieleśnych i żerujących poza lasem). W latach 2010–2014 na jednej powierzchni lęgowej (33 ha) położonej na skraju BPN gnieździło się łącznie 55 gatunków, natomiast w głębi lasu liczby te były mniejsze (Wesołowski et al. 2015). Różnice te wiążą się głównie z odmienną strukturą środowiska a także ze stopniem naturalności lasu. Na powierzchniach leśnych bezpośrednio przylegających do terenów otwartych występują gatunki ekotonowe. Taki pośredni wpływ działalności człowieka na przyrodę powoduje też pewne zaburzenia w zespole ptaków. Na przykład szpaki *Sturnus vulgaris*, prawie niespotykane w głębi lasu, na skraju lasu w niektóre lata bywają najliczniejszym gatunkiem (Wesołowski et al. 2015).

Porównując zespoły ptaków BPN, rezerwatów przyrody i lasów gospodarczych w Puszczy Białowieskiej, wykazano istotne różnice pomiędzy wskaźnikami liczebności, różnorodności i bogactwa gatunkowego pomiędzy awifauną BPN i lasów zagospodarowanych oraz pomiędzy awifauną rezerwatów i lasów zagospodarowanych. Nie było natomiast takich różnic między BPN a rezerwatami, a wszystkie te wskaźniki na obszarach chronionych były wyższe niż w lasach gospodarczych (Czeszczewik et al. 2015).

Okolo 85% gatunków lęgowych Puszczy to gatunki rodzime, typowo leśne, które zapewne występowały tu jeszcze przed pojawieniem się człowieka. Pozostałe to ptaki wnętrza i skrajów lasu oraz ptaki terenów otwartych, gnieźdzące się na dawnych polach i łąkach. Ta druga grupa zapewne pojawiła się w Puszczy po wylesieniu dolin rzecznych i utwo-

rzeniu polan na skutek rozwoju rolnictwa (Tomiałojć 1995, Wesołowski et al. 2003). O słabej synantropizacji świadczy też brak takich gatunków jak np. mazurek *Passer montanus* czy sroka *Pica pica*, które pospolicie gniazdują w rozdrobnionych lasach w innych częściach Polski (Tomiałojć 1990).

### Niskie zagęszczenie poszczególnych gatunków

Niskie zagęszczenia większości gatunków (Tomiałojć et al. 1984; Tomiałojć, Wesołowski 2004) wynikają z dużych terytoriów i zachowań socjalnych ptaków (Wesołowski 1981, 1983; Wesołowski et al. 1987). Środowisko nie jest wysyczone przez ptaki, mimo dużej obfitości pokarmu i miejsc gniazdowych, a niska produktywność wynika z silnej presji drapieżników (Tomiałojć, Wesołowski 2005). I tak np. zagęszczenie bogatki *Parus major*, muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca*, kosa *Turdus merula*, pokrzywnicy *Prunella modularis* w Puszczy Białowieskiej jest wielokrotnie niższe niż w lasach zachodniej Europy. Jednak niektóre gatunki, gdzie indziej rzadkie, w Puszczy w niektóre lata mogą osiągać bardzo wysokie zagęszczenie, jak np. muchołówka białoszyja *Ficedula albicollis* – do 22 par/10 ha (Walankiewicz 2002b).

### Stabilność zespołów

Od ponad 40 lat prowadzony jest monitoring ptaków lęgowych na stałych powierzchniach w grądach, łęgach i borach Białowieskiego Parku Narodowego (Tomiałojć et al. 1984; Tomiałojć, Wesołowski 1994, 1996; Wesołowski et al. 2002, 2006, 2010, 2015). Jego awifaunę, mimo pewnych zmian w zagęszczeniu ptaków na przestrzeni ostatnich 40 lat, cechuje duża stabilność, inaczej niż na innych obszarach Europy, znacznie przekształconych przez człowieka. Większość regularnie gniazdujących w BPN gatunków wykazywała długoterminowe trendy wzrostowe, związane prawdopodobnie z czynnikami globalnymi (Wesołowski et al. 2010). Stabilność zespołu wynika z długotrwałej stabilności siedlisk leśnych w BPN (pomimo pewnych zmian na poziomie lokalnym), co stwarza dogodne warunki do rozrodu przez wiele lat (Wesołowski et al. 2015). Ze względu na brak długoterminowych badań ilościowych ptaków poza parkiem narodowym trudno jest wnioskować na temat wieloletnich zmian awifauny w zagospodarowanej części Puszczy. Niejednokrotnie jednak wykazano negatywny wpływ intensywnej gospodarki leśnej na zagęszczenie poszczególnych gatunków ptaków (Wesołowski 1995c; Wesołowski et al. 2003, 1995; Czeszczewik, Walankiewicz 2006; Czeszczewik et al. 2015).

### Niespotykane gdzie indziej miejsca gnieźdzenia

Ze względu na dużą różnorodność miejsc odpowiednich do gniazdowania w Puszczy Białowieskiej ptaki często gnieźdzą się w miejscach niespotykanych w innych lasach.

Strzyżyk *Troglodytes troglodytes* ponad 80% gniazd w BPN umieszcza na wykrotach (Wesołowski 1983), poza nim jeszcze kilka innych gatunków (pokrzywnica, kapturka

*Sylvia atricapilla*, kos, rudzik *Erithacus rubecula*, śpiewak *Turdus philomelos*) wykorzystuje czasami wykroty jako miejsca gniazdowe. Kosy budują gniazda w wypróchniałych lub wykutych przez dzięcioła czarnego dziurach próchniejących pni świerkowych (Tomiałojć 1993). Jerzyki *Apus apus*, znane przede wszystkim z miast i gnieźdzenia na budynkach, w Puszczy Białowieskiej zakładają gniazda w dziuplach wysokich drzew. Niektóre gatunki ptaków tzw. odkrytogniazdowych również gnieźdzą się w dziuplach. W Puszczy zjawisko to jest częste np. u rudzika (P. Rowiński, inf. ustna), a wczesną wiosną, przed rozwojem liści również u kosa (Tomiałojć 1993). Ponadto w płytszych dziuplach regularnie spotykane są gniazda muchołówki małej *Ficedula parva* (Mitrus, Soćko 2010), strzyżyka, pokrzywnicy, śpiewaka *Turdus philomelos*. Wykroty, mocno wypróchniałe pnie drzew a także różnorodne dziuple są naturalnym i pospolitym elementem krajobrazu białowieskiego, szczególnie licznie występujące w BPN, znacznie rzadziej natomiast w lasach gospodarczych (Tomiałojć et al. 1984).

### Duży udział dziuplaków

Ważną grupę ptaków leśnych stanowią dziuplaki, czyli gatunki zakładające gniazda w dziuplach drzew. Dzieli się je na dziuplaki pierwotne (same wykuwają dziuple) i dziuplaki wtórne (nie kują a wykorzystują do gnieźdzenia dziuple już istniejące). Kilka gatunków dziuplaków wtórnych to gatunki modelowe w badaniach ekologicznych i behawioralnych, np. muchołówka żałobna, muchołówka białoszyja, bogatka czy modraszka. Wśród dziuplaków pierwotnych znajdują się dzięcioły (wyjątkiem jest krętogłów *Jynx torquilla*, który nie kuje dziupli) i dwa gatunki sikor (czarnogłówek *Poecile montanus* i czubatka *Lophophanes cristatus*). Szarytka, zaliczana w innych lasach do dziuplaków pierwotnych ze względu na umiejętność wykuwania (a raczej wydłubywania) dziupli w próchniejących drzewach, w Puszczy Białowieskiej jest typowym dziuplakiem wtórnym, gdyż zakłada gniazda wyłącznie w dziuplach już istniejących (Wesołowski 1999).

Łączna liczba gatunków gnieźdzących się w dziuplach w Puszczy jest pokaźna, bo razem z dziuplakami fakultatywnymi wynosi ok. 30. W lasach liściastych BPN dziuplaki stanowią ok. 40% a w borach ponad 30% wszystkich ptaków lęgowych (Czeszczewik et al. 2015; Wesołowski et al. 2015). Z kolei w zagospodarowanej części Puszczy Białowieskiej udziały tej grupy ptaków były odpowiednio niższe: 30 i 25% (Czeszczewik et al. 2015).

### Duża obfitość i różnorodność dziupli

W BPN istnieje nadmiar różnorodnych dziupli i ich liczba nie ogranicza występowania dziuplaków wtórnych. Wiele dziupli każdego roku pozostaje niezajętych (Walankiewicz 1991; Wesołowski 2011, 2012). Zagęszczenie dziupli w borach BPN wynosi co najmniej 12,5/ha (Walankiewicz et al. 2014), a w lasach liściastych jest co najmniej cztery razy wyższe (dane niepubl.). Mimo że dziupli w lasach za-

gospodarowanych Puszczy Białowieskiej jest kilkakrotnie mniej, to i tak ich liczba przewyższa liczbę gniazdujących tam dziuplaków (Walankiewicz et al. 2014; Czeszczewik et al. 2015). Konkurencja o dziuple w Puszczy Białowieskiej nie odgrywa więc istotnej roli wśród dziuplaków wtórnych (Wesołowski 1989, 2003, 2007a; Walankiewicz 1991; Walankiewicz et al. 1997; Czeszczewik et al. 2012), przeciwnie niż wykazywano to w lasach przekształconych przez człowieka (Newton 1998).

Dziuple powstające w drzewach mogą przetrwać wiele lat, a inne z kolei są bardzo nietrwałe i szybko ulegają zniszczeniu, np. z powodu przewrócenia się drzewa albo, w przypadku żywych drzew, zarostania dziupli (Wesołowski 1995b). Najtrwalsze dziuple to te, które znajdują się w dużych i żywych drzewach i nie zostały wykute przez dzięcioły (powstały w inny sposób, np. na skutek pęknięcia bądź obłamania części drzewa). Takie dziuple mogą przetrwać w dobrym stanie bardzo długo (średnio kilkanaście lat), służąc jako miejsce rozrodu bądź schronienia dla dziuplaków wtórnych (Wesołowski 2011a). Inaczej jest z dziuplami wykutymi przez dzięcioły w martwych i/lub cienkich drzewach, których „żywołność” kończy się zazwyczaj już po kilku latach (Wesołowski 2012). W innych lasach najczęściej dziupli znajduje się zwykle w starych i martwych drzewach (Remm et al. 2006; Cockle et al. 2011). W Puszczy Białowieskiej w lasach liściastych najczęściej dziupli znaleziono w drzewach żywych (Wesołowski 1995b; dane niepubl.). Również dziuplaki wtórne w większości przypadków gnieźdzą się w dziuplach żywych drzew (Wesołowski 1989, 1996, 2011; Czeszczewik, Walankiewicz 2003; Walankiewicz et al. 2007; Wesołowski, Rowiński 2004, 2012, 2014; Maziarz et al. 2015).

Dzięcioły, w związku z wykuwaniem dziupli wykorzystywanych przez inne dziuplaki, znane są jako gatunki zwornikowe (kluczowe) albo inżynieryjne (Paine 1969; Jones et al. 1994). Okazuje się jednak, że w Puszczy Białowieskiej, mimo ich dużego bogactwa gatunkowego i wysokiego zagęszczenia, nie odgrywają takiej roli. Ogromna liczba dostępnych dziupli w lasach, gdzie skład gatunkowy drzewostanu jest bardzo różnorodny, powstała w inny sposób niż przez wykucie. Są to np. szczeliny, pęknięcia w pniach lub konarach, dziuple utworzone przez obłamanie gałęzi lub czubka pnia a następnie wygnicie (Wesołowski 2007a). Z dziuplaków wtórnych w dziuplach dzięciolich bardzo często gnieźdzą się szpak (60% dziupli), sóweczka, włośchatka, podczas gdy pozostałe gatunki najczęściej gnieźdzą się w dziuplach niewykutych, rzadko zasiedlając dziuple dzięciole (Wesołowski 2007a). W dziuplach wykutych przez dzięcioła czarnego gniazduje siniak *Columba oenas*. Nie umniejsza to jednak i tak ważnej roli dzięciolów, które m.in. regulując liczebność owadów (np. korników), żerując przyczyniają się do szybszego rozkładu martwego drewna.

W lasach mocno przekształconych przez człowieka, gdzie dziuple są nieliczne, rozwiesza się skrzynki lęgowe. Te sztuczne miejsca gniazdowe uważane są często za lepsze od dziupli (bezpieczne miejsca gniazdowe). Jednak z badań przeprowadzonych w Puszczy Białowieskiej wiadomo, że nie zawsze



tak jest, ponieważ w dziuplach jest bardzo niewiele paszytów gniazdowych, zupełnie odwrotnie niż w skrzynkach lęgowych (Wesołowski, Stańska 2001; Hebda, Wesołowski 2012). Wynika to prawdopodobnie stąd, że w skrzynkach z roku na rok gromadzi się stary materiał gniazdowy, natomiast w dziuplach materiał ten bardzo rzadko zachowuje się do następnego sezonu (Wesołowski 2000; Hebda et al. 2013). Ponadto w zagospodarowanych drzewostanach Puszczy skrzynki lęgowe okazały się pułapką ekologiczną, gdyż przyciągały również drapieżniki niszczące bardzo dużą część lęgów ptaków (Czeszczewik et al. 1999).

Najbardziej dziuplastym drzewem jest grab *Carpinus betulus*, przy czym większość dziupli znalezionych w BPN znajduje się w starszych, żywych drzewach, o średnicy pnia wynoszącej 30–60 cm. Większość dziuplaków najczęściej wybiera grab jako miejsce lęgowe (Wałankiewicz, Czeszczewik 2006). Grab jest jednym z najpospolitszych gatunków drzew w BPN. Niestety, grubsze graby są znacznie rzadziej spotykane w zagospodarowanej części Puszczy Białowieskiej, ponieważ są tam wycinane na drewno opałowe.

### Pokarm nie jest czynnikiem ograniczającym

Większość ptaków gnieźdzących się w Puszczy Białowieskiej to gatunki owadożerne. Nawet te, które odżywiają się nasionami, również korzystają z pokarmu zwierzęcego, np. w okresie karmienia piskląt. Dzięki dużej różnorodności i obfitości bezkręgowców (ponad 11 000 gatunków stwierdzonych w całej Puszczy; Gutowski, Jaroszewicz 2001) nie brakuje pokarmu dla ptaków owadożernych. Ważnym pożywieniem drobnych ptaków wróblowych są liściożerne gąsienice, które pojawiają się po rozwinięciu się liści na drzewach i krzewach. Stanowią one znaczącą część pokarmu piskląt wielu gatunków. Jednak nawet ptaki, których młode kują się już po szczycie liczebności gąsienic (albo w latach niskiej liczebności gąsienic), nie mają problemów z wykarmieniem piskląt (Wałankiewicz 2006; Maziarz, Wesołowski 2010; Wesołowski, Rowiński 2014).

Podstawą diety niektórych dzięciołów (białogrzbietego, trójpalczastego *Picoides tridactylus*) są larwy chrząszczy żyjące w obumierających i martwych drzewach, których jest pod dostatkiem w BPN, natomiast znacznie mniej w zagospodarowanej części Puszczy (Wesołowski et al. 2005; Czeszczewik, Wałankiewicz 2006). Obecnie, po ostatniej gradacji kornika liczba obumarłych świerków znacznie wzrosła w całej Puszczy, co jest bardzo korzystne dla dzięcioła trójpalczastego (gatunek ten najczęściej żeruje na świeżo obumarłych świerkach), a w przyszłości dla dzięcioła białogrzbietego, który żeruje na mocniej rozłożonych martwych drzewach, w tym dość często na świerkach (Czeszczewik 2009a).

Ponadto z badań eksperymentalnych wynika, że ptaki w Białowieskim Parku Narodowym rzadko korzystają z dokarmiania w zimie, co sugeruje, że zasoby pokarmu są wystarczające dla wielu ptaków, żeby przeżyć zimę (Wesołowski 1995a). Hipotezę tę potwierdzają badania ilościowe awifauny zimującej w BPN, które wykazały, że liczebność

gatunków zimujących nie odbiega od liczebności tych samych gatunków w okresie lęgowym (dane niepubl.).

W lasach przekształconych przez człowieka, gdzie różnorodność, zarówno bezkręgowców jak i roślin, jest znacznie mniejsza niż w Puszczy, pokarm jest jednym z najważniejszych czynników ograniczających produktywność i zagęszczenie ptaków (Newton 1998), odmiennie niż wykazano w Puszczy Białowieskiej (Wesołowski, Tomiałojć 2005; Wesołowski 2007a). Mniejsze zagęszczenie całej grupy ptaków owadożernych w zagospodarowanej części Puszczy w porównaniu z BPN (Czeszczewik et al. 2015) wskazuje na różnice w zasobach pokarmowych tej grupy ptaków, co potwierdzają również badania Wesołowskiego i Rowińskiego (2006).

### Duża presja drapieżników

Główną przyczyną strat w lęgach ptaków w Puszczy Białowieskiej jest drapieżnictwo. Wykazano, że jest to jeden z najważniejszych czynników limitujących zagęszczenie najliczniejszego dziuplaka – muchołówki białoszyjej (Wałankiewicz 2002b, 2006). Lista gatunków rabujących lęgi jest długa i wciąż otwarta, jak dotąd najwięcej wiadomo na temat zwierząt rabujących lęgi dziuplaków. Należą do nich: łasicowate (głównie kuna *Martes martes*), gryzonię (myszarka leśna *Apodemus flavicollis*, koszatka leśna *Dryomys nitedula*, wiewiórka *Sciurus vulgaris*), dzięcioł duży (Wałankiewicz 1991, 2002a; Wesołowski 2002; Czeszczewik 2004; Wesołowski, Rowiński 2012; Maziarz et al. 2016). Gniazda odkryte, zwłaszcza te umieszczone nisko nad ziemią, mają znacznie więcej wrogów ze względu na łatwiejszy dostęp i straty w ich lęgach są zazwyczaj bardzo wysokie, np. nawet ponad 80% lęgów świstunki leśnej *Rhadina sibilatrix* jest niszczone (Wesołowski, Maziarz 2009).

Przyjmuje się, że dziuple są bezpieczniejszymi miejscami gniazdowymi w porównaniu z gniazdami odkrytymi, tj. umieszczonymi na ziemi, niskiej roślinności, krzewach czy gałęziach drzew (Wesołowski, Tomiałojć 2005). Jednak w niektóre lata straty w lęgach dziuplaków również są bardzo wysokie i należą do najwyższych w Europie (Wesołowski, Stawarczyk 1991; Wesołowski 1985, 2002; Wałankiewicz 2002b; Czeszczewik 2004; Wesołowski, Maziarz 2009; Maziarz et al. 2016). Wykazano zależność fluktuacji liczebności muchołówki białoszyjej od liczebności gryzoni leśnych (Wałankiewicz 2002b, 2006).

Podstawową strategią pozwalającą na pomyślne wprowadzenie lęgu jest jak najlepsze ukrycie gniazda przed drapieżnikami. Różne cechy dziupli, takie jak np. solidne ściany żywego drzewa, położenie wyżej na drzewie, niewielki otwór wlotowy, duże dno, odpowiednia głębokość, sprawiają, że lęgi są bezpieczniejsze, gdyż mogą być trudno dostępne dla niektórych większych drapieżników. Umieszczenie gniazda w dziupli niewykutej zmniejsza szansę na znalezienie jej przez dzięcioła dużego, który może rabować zarówno jaja, jak i pisklęta (Wałankiewicz 1991, 2002a; Wesołowski 1996, 2002; Wesołowski, Rowiński 2004, 2012; Mitrus, Soćko 2010; Maziarz et al. 2016). Wybierane dziuple charaktery-

zują się kombinacją cech zapewniających bezpieczeństwo i minimalne wymagania do wyprowadzenia lęgu, takie jak: odpowiednie światło, mikroklimat i zabezpieczenie przeciw zalaniu (Maziarz et al. 2016).

Dodatkowe zabiegi ze strony ptaków (np. wylepa zmniejszająca otwór dziupli kowalika, umieszczenie gniazda z dala od otworu, przykrywanie jaj przez sikory i kowalika) oraz zachowania, takie jak unikanie zbędnej aktywności w pobliżu gniazda czy prychnanie sikor w gnieździe na widok intruza, pozwalają zwiększyć to bezpieczeństwo (Wesołowski 1998; Wesołowski, Rowiński 2004, 2012). W przypadku ataku aktywne odstraszenie intruza może służyć jako linia obrony. Spotkanie z drapieżnikiem jest jednak zawsze ryzykowne, o czym świadczą martwe dorosłe ptaki znajdujące w dziupli (Wesołowski 2002; Czeszczewik et al. 2008). Mucholówka mała często zajmuje półdziuple, zwykle otwarte z przodu, co ułatwia wysiadującej samicy obserwację otoczenia i w razie niebezpieczeństwa umożliwia ucieczkę. Nawet gdy drapieżnik rabuje jaja, to samica nadal ma szanse na drugi lęg (Mitrus, Soćko 2010). Uniknięcie drapieżnictwa ze strony małych drapieżników, takich jak gryzoni mogące wejść do każdej dziupli, wydaje się niemożliwe. Częścią strategii antydrapieżniczej niektórych gatunków może być również zajmowanie dużych terytoriów oraz niskie zagęszczenie, np. sikor czy strzyżyka (Wesołowski 1981; Wesołowski et al. 1987).

Badania świstunki wykazały jej niezwykle adaptację antydrapieżniczą, w wyniku której stała się ona gatunkiem nomadycznym (Wesołowski et al. 2009). Jako gatunek gniazdujący na ziemi jest ona bardzo narażona na ataki drapieżców, największym zagrożeniem są dla niej gryzoni, w niektóre lata bardzo liczne – na hektarze lasu może występować nawet 70 osobników myszarki leśnej (Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001). Świstunki po przylocie na lęgowisko, jeśli zastaną wysokie zagęszczenie gryzoni, przemieszczają się w inne miejsce (dotychczas nierozpoznane). Od roku 1975 kilka razy stwierdzono dużo śpiewających świstunek w PB, które po pewnym czasie zniknęły ze względu na wysokie zagęszczenie gryzoni. W jednym roku gdy zagęszczenie gryzoni było niskie, zagnieździło się aż jedenaście razy więcej świstunek niż w roku poprzednim (Wesołowski et al. 2009).

### 3. Wpływ działalności człowieka na awifaunę

Puszcza Białowieska jest jednym z niewielu europejskich lasów, gdzie można spotkać wszystkie europejskie gatunki dzięciołów. W BPN łączne zagęszczenie dzięciołów różni się w zależności od siedliska i waha się od 1,6 pary/10 ha w borach do 4,4 pary/10 ha w lęgach (Wesołowski et al. 2015). Badania prowadzone w różnych częściach Puszczy Białowieskiej wykazały, że intensywna gospodarka leśna negatywnie wpływa na występowanie dzięciołów. Najważniejszą zmienną warunkującą ich występowanie (szczególnie dwóch rzadkich gatunków: białogrzbietego i trójpalczastego) była ilość martwego drewna (Wesołowski 1995c; Wesołowski et al. 2005; Walankiewicz et al. 2002, 2011; Czeszczewik, Walankiewicz 2006; Czeszczewik et al. 2013). Występowanie

dzięcioła trójpalczastego warunkuje obecność zamierających i świeżo obumarłych świerków (Wesołowski et al. 2005), natomiast w przypadku dzięcioła białogrzbietego niezwykle istotne jest występowanie różnych form martwego drewna (stojące, leżące) różnych gatunków i w bardziej zaawansowanych stadiach rozkładu. Ważna jest również objętość martwego drewna, a niezbędne są grube drzewa (Czeszczewik, Walankiewicz 2006; Czeszczewik 2009a, 2009b).

W przypadku całych zespołów znacząco więcej ptaków owadożernych gnieździło się w BPN i w rezerwach przyrody niż w zagospodarowanej części Puszczy, podobnie było w przypadku dziuplaków (Czeszczewik et al. 2015). Struktura drzewostanów istotnie wpływała na zespoły ptaków w różnych częściach Puszczy Białowieskiej. Średnicowe pole przekroju żywych drzew było dodatnio skorelowane z liczebnością wszystkich ptaków, podczas gdy zagęszczenie żywych drzew było negatywnie skorelowane zarówno z liczebnością, jak i z różnorodnością gatunkową zespołów ptaków. Ponadto w zagospodarowanej części Puszczy liczebność ptaków owadożernych oraz dziuplaków były wyraźnie niższe niż w podobnych siedliskach BPN, a najbardziej wrażliwe na zmiany spowodowane gospodarką leśną okazały się zespoły ptaków zasiedlające bory (Czeszczewik et al. 2015).

Wykazano, że duże znaczenie dla wielu gatunków ptaków leśnych mają naturalnie powstające luki w drzewostanie z leżącymi drzewami, które są preferowane jako miejsca lęgowe lub miejsca żerowania, m.in. przez kapturkę, pierwiosnka *Phylloscopus collybita*, pokrzywnicę (Fuller 2000). W BPN luki zarastają po pewnym czasie, przede wszystkim drzewami liściastymi. Natomiast w zagospodarowanej części Puszczy las jest znacznie bardziej zwarty a luki zwykle zagospodarowuje się, zakładając plantacje, na ogół jedno lub dwugatunkowe. Takie uproszczenie struktury lasu zmniejsza atrakcyjność siedlisk dla wielu gatunków ptaków.

Najważniejsze zagrożenia dla awifauny w Puszczy Białowieskiej podsumowano w tabeli 1.

### 4. Podsumowanie

Puszcza Białowieska jest jednym z nielicznych miejsc w strefie klimatu umiarkowanego, gdzie wciąż panują prawie pierwotne warunki. Ten niezwykle cenny fragment lasu, będący dziedzictwem kilku narodów, nie powinien być zamieniany na las gospodarczy ze względu na możliwość badania ekologii i zachowań ptaków leśnych. Puszcę Białowieską należy objąć jak najszerszą i trwałą ochroną prawną, zwłaszcza że ponad 99% wszystkich lasów strefy umiarkowanej stanowią drzewostany zmienione przez człowieka. Puszcza, mimo istotnych przekształceń na dużym obszarze, jakie dokonały się w XX wieku, nadal stanowi niepowtarzalne bogactwo przyrodnicze na skalę światową. Gwarantem zachowania istniejących wartości przyrodniczych oraz dóbr kultury materialnej powinna być rozważa i odpowiedzialność w podejmowaniu wszelkich decyzji dotyczących zwalczania skutków naturalnych procesów przyrodniczych, np. gradacji owadów, powstawania luk, gwałtownych zjawisk meteorologicznych.

**Tabela 1. Klasyfikacja zagrożeń awifauny leśnej Puszczy Białowieskiej**  
 Table 1. Classification of threats for forest avifauna in the Białowieża Forest

Rodzaj działalności Type of activity	Skutek dla awifauny Effects for the avifauna	Gatunki lub grupy gatunków Species or group of species	Źródło* Source*
<b>Obniżanie wieku drzewostanów i usuwanie starych drzew</b> Reducing age of tree stands and removal of old trees	<b>Niedobór dziupli, martwego drewna, uproszczenie struktury środowiska – obniżenie różnorodności gatunkowej bezkręgowców (pokarmu)</b> Shortage of cavities, dead wood and simplification of habitat structure lowers species diversity of invertebrates (food)	<b>Dziuplaki wtórne, dzięcioły, owadożerne</b> Secondary cavity nesters, woodpeckers, insectivorous	11, 12, 1, 2
<b>Usuwanie martwych drzew, w tym wycinka świerków związana z gradacją kornika drukarza</b> Removal of dead trees including cutting the spruces related to spruce bark beetle gradation	<b>Brak miejsc do gniazdowania i żerowania</b> Lack of breeding and foraging places	<b>Dzięcioły: białogrzbisty, trójpalczasty, czarny dzięciołek</b> White-backed, Three-toed, Black, Lesser Spotted Woodpeckers	11, 5, 6, 12, 3, 1, 2, 7
<b>Fragmentacja starodrzewi</b> Fragmentation of old-growth stands	<b>Ubożenie składu gatunkowego awifauny, zmiany wielkości arealów, wnikanie do lasu gatunków typowych dla terenów otwartych</b> Depletion of the species composition, change the size of the home range, and settlement of birds of open habitats in the forest interior	<b>Dzięcioły, drapieżne</b> Woodpeckers, birds of prey	11
<b>Uproszczenie struktury lasu przez tworzenie jednowiekowych drzewostanów</b> Simplification the forest structure by creating even aged stands	<b>Zmniejszenie liczby miejsc odpowiednich do ukrycia gniazda i do żerowania</b> Reducing the number of nest sites	<b>Dziuplaki, owadożerne</b> Cavity nesters, insectivorous	2
<b>Sadzenie monokultur (dębowych, świerkowych, sosnowych)</b> Planting of the monoculture (oak, spruce, pine)	<b>Niedobór dziupli, zmniejszenie różnorodności pokarmu, zanik piętrowości drzewostanu</b> Shortage of cavities, reducing the variety of food, lack of multilayer structure of stands	<b>Dziuplaki, owadożerne</b> Cavity nesters, insectivorous	14
<b>Zalesianie naturalnych luk w rezerwatach monokulturami</b> Aforestation of natural gaps in nature reserves with monocultures	<b>Zanikanie siedlisk</b> Disappearance of habitats	<b>Gatunki gnieźdzące się i żerujące na ziemi i nisko nad ziemią</b> Ground nesters, birds foraging near the ground	4, 13
<b>Zmniejszanie udziału kluczowych gatunków drzew (grab, osika)</b> Reducing the share of key tree species (Hornbeam <i>Carpinus betulus</i> , Aspen <i>Populus tremula</i> )	<b>Niedobór odpowiedniej jakości dziupli lub miejsc do wykucia dziupli</b> Shortage of good quality of cavities or sites for excavation	<b>Mucholówka białoszyja, dzięcioły</b> Collared Flycatcher, woodpeckers	8, 9
<b>Wtórna sukcesja leśna terenów rolniczych</b> Secondary forest succession of the farmland	<b>Zanikanie siedlisk odpowiednich do żerowania</b> Disappearance of foraging grounds	<b>Orlik krzykliwy</b> Lesser Spotted Eagle	10

\* 1 – Czeszczewik et al. 2013; 2 – Czeszczewik et al. 2015; 3 – Czeszczewik, Walankiewicz 2006; 4 – Fuller 2000; 5 – Walankiewicz et al. 2002; 6 – Walankiewicz et al. 2011; 7 – Walankiewicz et al. 2014; 8 – Walankiewicz, Czeszczewik 2005; 9 – Walankiewicz, Czeszczewik 2006; 10 – Wesołowski et al. 2003; 11 – Wesołowski 1995c; 12 – Wesołowski et al. 2005; 13 – Wesołowski et al. 2015; 14 – Wesołowski, Rowiński 2006.



## Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

## Źródła finansowania badań

Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach, badania statutowe 19/91/S.

## Literatura

- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. 1992. Bird census techniques. Academic Press, London, UK, 257 s. ISBN 978-0-12-095830-6.
- Cockle C. L., Martin K., Wesolowski T. 2011. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and Environment* 9: 377–382.
- Czeszczewik D. 2004. Breeding success and timing of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* nesting in natural holes and nest-boxes in the Białowieża Forest, Poland. *Acta Ornithologica* 39: 15–20.
- Czeszczewik D. 2009a. Foraging behaviour of White-backed Woodpeckers *Dendrocopos leucotos* in a primeval forest (Białowieża National Park, NE Poland): dependence on habitat resources and season. *Acta Ornithologica* 44: 109–118. DOI 10.3161/000164509X482687.
- Czeszczewik D. 2009b. Marginal differences between random plots and plots used by foraging White-backed Woodpeckers demonstrates supreme primeval quality of the Białowieża National Park, Poland. *Ornis Fennica* 86: 30–37.
- Czeszczewik D., Ruczyński I., Zięba-Schraven K., Wiśniewska J., Walankiewicz W. 2012. The Pied and Collared Flycatcher do not compete for microhabitats in the Białowieża Forest. *Belgian Journal of Zoology* 42: 131–135.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W. 2003. Natural nest sites of the Pied Flycatcher in a primeval forest. *Ardea* 91: 221–230.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W. 2006. Logging and distribution of the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in the Białowieża Forest. *Annales Zoologici Fennici* 43: 221–227.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W., Mitrus C., Nowakowski W.K. 1999. Nest-box data of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* may lead to erroneous generalizations. *Vogelwelt, Suppl.* 120: 361–365.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W., Mitrus C., Tumiel T., Stański T., Sahel M., Bednarczyk G. 2013. Importance of dead wood resources for woodpeckers in coniferous stands of the Białowieża Forest. *Bird Conservation International* 23: 414–425. DOI 10.1017/S0959270912000354.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W., Stańska M. 2008. Small mammals in nests of cavity-nesting birds: Why should ornithologists study rodents? *Canadian Journal of Zoology* 86: 286–293. DOI 10.1139/Z07-139.
- Czeszczewik D., Zub K., Stański T., Sahel M., Kapusta A. 2015. Effects of forest management on bird assemblages in the Białowieża Forest, Poland. *iForest* 8: 377–385. <http://www.sisef.it/iforest/contents/?id=ifor1212-007> [02.10.2014] DOI 10.3832/ifor1212-007.
- Fuller R. J. 2000. Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Białowieża Forest, Poland. *The Condor* 102: 267–274.
- Gutowski J.M., Jaroszewicz B. (red.). 2001. Katalog fauny Puszczy Białowieskiej. Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa. 403 s. ISBN 83-87647-22-5.
- Hebda G., Pochrzast K., Mitrus S., Wesolowski T. 2013. Disappearance rates of old nest material from tree cavities: an experimental study. *Scandinavian Journal of Forest Research* 28: 445–450.
- Hebda G., Wesolowski T. 2012. Low flea loads in birds' nests in tree cavities. *Ornis Fennica* 89: 139–144.
- Hutto R.L., Pletschet S.M., Hendricks P. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk* 103: 593–602. <http://www.jstor.org/stable/4087132> [8.08.2016].
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2001. Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa. 461 s. ISBN 83-01-13533-6.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386.
- Maziarz M., Wesolowski T. 2010. Timing of breeding and nestling diet of Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in relation to changing food supply. *Bird Study* 57: 540–552.
- Maziarz M., Wesolowski T., Hebda G., Cholewa M. 2015. Natural nest-sites of Great Tits (*Parus major*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Journal of Ornithology* 156: 613–623.
- Maziarz M., Wesolowski T., Hebda G., Cholewa M., Broughton R. K. 2016. Breeding success of the Great Tit *Parus major* in relation to attributes of natural nest cavities in a primeval forest. *Journal of Ornithology* 157: 343–354.
- Mitrus C., Soćko B. 2010. Breeding success and nest-site characteristics of Red-breasted Flycatchers *Ficedula parva* in a primeval forest. *Bird Study* 55: 203–208.
- Newton I. 1998. Populations limitation in birds. Academic Press. 597 s. ISBN 9780125173667.
- Paine R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91–93.
- Remm J., Löhmus A., Remm K. 2006. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *Forest Ecology and Management* 221: 267–277.
- Tomiałojć L. 1990. Ptaki Polski – rozmieszczenie i liczebność. Warszawa. PWN, 464 s. ISBN 83-01-09080-4.
- Tomiałojć L. 1993. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primeval forest of Białowieża (Poland). Part I. Breeding numbers, distribution and nest sites. *Acta Ornithologica* 27: 131–157.
- Tomiałojć L. 1995. The birds of the Białowieża Forest - additional data and summary. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38: 363–397.
- Tomiałojć L., Wesolowski T. 1994. Die Stabilität der Vogelgemeinschaft in einem Urwald der gemäßigten Zone: Ergebnisse einer 15jährigen Studie aus dem Nationalpark von Białowieża (Polen). *Der Ornithologische Beobachter* 91: 73–110.
- Tomiałojć L., Wesolowski T. 1996. Structure of a primeval forest bird community during 1970s and 1990s (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica* 31: 133–154.
- Tomiałojć L., Wesolowski T. 2004. Diversity of the Białowieża Forest avifauna in space and time. *Journal of Ornithology* 145: 81–92.
- Tomiałojć L., Wesolowski T. 2005. The avifauna of the Białowieża Forest: a window into the past. *British Birds* 98: 174–193.
- Tomiałojć L., Wesolowski T., Walankiewicz W. 1984. Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica* 20: 241–310.

- Walankiewicz W. 1991. Do secondary cavity nesting birds suffer more from competition for cavities or from predation in a primeval deciduous forest? *Natural Areas Journal* 11: 203–211.
- Walankiewicz W. 2002a. Breeding losses in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* caused by nest predators in the Białowieża National Park (Poland). *Acta Ornithologica* 37: 21–26.
- Walankiewicz W. 2002b. Nest predation as a limiting factor to the breeding population size of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża National Park (NE Poland). *Acta Ornithologica* 37: 91–106.
- Walankiewicz W. 2006. Czynniki ograniczające zagęszczenia lęgowe muchołówki białoszyjej *Ficedula albicollis* w pierwotnych grądach Białowieskiego Parku Narodowego (z krytycznym przeglądem wcześniejszych hipotez). Akademia Podlaska. Siedlce.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D. 2005. Wykorzystanie osiki *Populus tremula* przez ptaki w drzewostanach pierwotnych Białowieskiego Parku Narodowego. *Notatki Ornitologiczne* 46: 9–14.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D. 2006. Znaczenie grabu wycyzajnego *Carpinus betulus* dla dziuplaków w Białowieskim Parku Narodowym. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 62: 50–57.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D., Mitrus C. 2007. Natural nest sites of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in lime-hornbeam-oak stands of a primeval forest. *Ornis Fennica* 84: 155–162.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D., Mitrus C., Bida E. 2002. Znaczenie martwych drzew w lasach liściastych dla zespołu dzięciołów w Puszczy Białowieskiej. *Notatki Ornitologiczne* 43: 61–71.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D., Stański T., Sahel M., Ruczyński I. 2014. Tree cavity resources in spruce-pine managed and protected stands of the Białowieża Forest, Poland. *Natural Areas Journal* 34: 423–428. DOI 10.3375/043.034.0404.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D., Tumił T., Stański T. 2011. Woodpeckers abundance in the Białowieża Forest – a comparison between deciduous, strictly protected and managed stands. *Ornis Polonica* 52: 161–168.
- Walankiewicz W., Mitrus C., Czeszczewik D., Jabłoński P. M. 1997. Is the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* overcompeted by the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the natural forest of Białowieża? *Acta Ornithologica* 32: 213–217.
- Wesołowski T. 1981. Population restoration after removal of wrens (*Troglodytes troglodytes*) breeding in primeval forest. *Journal of Animal Ecology* 50: 809–814.
- Wesołowski T. 1983. The breeding ecology and behaviour of Wrens *Troglodytes troglodytes* living under primeval and secondary conditions. *Ibis* 125: 499–515.
- Wesołowski T. 1985. The breeding ecology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in primeval forest. *Ornis Scandinavica* 16: 49–60.
- Wesołowski T. 1989. Nest-sites of hole-nesters in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica* 25: 321–351.
- Wesołowski T. 1994. Variation in the numbers of resident birds in a primeval temperate forest: Are winter weather, seed crop, caterpillars and interspecific competition involved?, in: Hagemijer E.J.M., T.J. Verstraël (eds.) Bird numbers 1992. Statistics Netherlands, Heerlen, 203–211.
- Wesołowski T. 1995a. Birds from a primeval temperate forest hardly use feeders in winter. *Ornis Fennica* 72: 132–134.
- Wesołowski T. 1995b. The loss of avian cavities by injury compartmentalization in a primeval European forest. *The Condor* 97: 256–257.
- Wesołowski T. 1995c. Value of Białowieża Forest for the conservation of white-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) in Poland. *Biological Conservation* 71: 69–75.
- Wesołowski T. 1996. Natural nest sites of Marsh Tits *Parus palustris* in a primeval forest (Białowieża National Park, Poland). *Die Vogelwarte* 38: 235–249.
- Wesołowski T. 1998. Timing and synchronisation of breeding in a Marsh Tit *Parus palustris* population from a primeval forest. *Ardea* 86: 89–100.
- Wesołowski T. 1999. Marsh Tits (*Parus palustris*) are not excavators. *Ibis* 141: 149.
- Wesołowski T. 2000. What happens to old nests in natural cavities? *The Auk* 117: 498–500.
- Wesołowski T. 2002. Antipredator adaptations in nesting marsh tits *Parus palustris* - the role of nest site security. *Ibis* 144: 593–601.
- Wesołowski T. 2003. Bird community dynamics in a primeval forest - is interspecific competition important? *Ornis Hungarica* 12–13: 51–62.
- Wesołowski T. 2007a. Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *Journal of Ornithology* 148: 395–405.
- Wesołowski T. 2007b. Primeval conditions – what can we learn from them? *Ibis* 149: 64–77.
- Wesołowski T. 2011. “Lifespan” of woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: a thirty year study. *Forest Ecology and Management* 262: 1846–1852.
- Wesołowski T. 2012. “Lifespan” of non-excavated holes in a primeval temperate forest: A 30 year study. *Biological Conservation* 153: 118–126.
- Wesołowski T., Czeszczewik D., Hebda G., Maziarz M., Mitrus C., Rowiński P. 2015. 40 years of breeding bird community dynamics in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica* 50: 95–120.
- Wesołowski T., Czeszczewik D., Rowiński P. 2005. Effects of forest management on Three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* distribution in the Białowieża Forest (E Poland): conservation implications. *Acta Ornithologica* 40: 53–60.
- Wesołowski T., Maziarz M. 2009. Changes in breeding phenology and performance of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in a primeval forest: a thirty-year perspective. *Acta Ornithologica* 44: 69–80.
- Wesołowski T., Mitrus C., Czeszczewik D., Rowiński P. 2010. Breeding bird dynamics in a primeval temperate forest over thirty-five years: variation and stability in the changing world. *Acta Ornithologica* 45: 209–232.
- Wesołowski T., Rowiński P. 2004. The breeding behaviour of the Nuthatch *Sitta europaea* in relation to natural hole attributes in a primeval forest. *Bird Study* 51: 143–155.
- Wesołowski T., Rowiński P. 2006. Tree defoliation by winter moth *Operophtera brumata* L. during an outbreak affected by structure of forest landscape. *Forest Ecology Management* 221: 299–305.
- Wesołowski T., Rowiński P. 2012. The breeding performance of Blue Tits *Cyanistes caeruleus* in relation to the attributes of natural holes in a primeval forest. *Bird Study* 59: 437–448.
- Wesołowski T., Rowiński P. 2014. Do Blue Tits *Cyanistes caeruleus* synchronize reproduction with caterpillar peaks in a primeval forest? *Bird Study* 61: 231–245.



- Wesołowski T., Rowiński P., Maziarz M. 2009. Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? *Bird Study* 56: 26–33.
- Wesołowski T., Rowiński P., Mitrus C., Czeszczewik D. 2006. Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the beginning of the 21<sup>st</sup> century. *Acta Ornithologica* 41: 55–70.
- Wesołowski T., Stańska M. 2001. High ectoparasite loads in hole nesting birds - a nest box bias? *Journal of Avian Biology* 32: 281–285.
- Wesołowski T., Stawarczyk T. 1991. Survival and population dynamics of Nuthatches *Sitta europaea* breeding in natural cavities in a primeval temperate forest. *Ornis Scandinavica* 22: 143–154.
- Wesołowski T., Tomiałojć L. 2005. Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? *Journal of Avian Biology* 36: 361–367.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., Mitrus C., Rowiński P., Czeszczewik D. 2002. Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of XX<sup>th</sup> century. *Acta Ornithologica* 37: 27–45.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., Stawarczyk T. 1987. Why low numbers of *Parus major* in Białowieża Forest - removal experiments. *Acta Ornithologica* 23: 303–316.
- Willis K. J., Gillson L., Brncic T. M. 2004. How “Virgin” Is Virgin Rainforest? *Science* 304: 402–403. DOI 10.1126/science.1093991.

### Wkład autorów

D.Cz. – koncepcja, opracowanie wyników, przegląd literatury, napisanie pracy; W.W. – koncepcja, opracowanie wyników, przegląd literatury, napisanie pracy.