



Pierzenie sów jarzębatych *Surnia ulula* w poznańskim ogrodzie zoologicznym

Marian Cieślak, Zbigniew Kwieciński

Abstrakt: W warunkach normalnej ekspozycji w poznańskim ZOO para sów jarzębatych w 3 roku kalendarzowym przystąpiła do niepomyślnego lęgu pierwszego i porzuconego lęgu powtórnego. Woliery była codziennie kontrolowana a znalezione pióra identyfikowane a następnie został odtworzony przebieg procesu wymiany lotek i sterówek obu ptaków (załączniki nr. 1 i 2). Samiec wymienił wszystkie pióra a jego pierzenie przebiegało bardzo symetrycznie i w bardzo szybkim tempie, zwłaszcza w pierwszej części okresu pierzenia. Samica wymieniła wszystkie pióra oprócz s6 (w poprzednim sezonie nie wymieniła 7 lotek drugorzędowych) a jej pierzenie było mniej symetryczne oraz wolniejsze w pierwszej części okresu pierzenia i bardzo szybkie potem. Strata pierwszego i drugi lęg miały duży wpływ na przebieg pierzenia się samicy. Nowe pióra wyrastały u obu ptaków w tempie około 5 mm na dobę. Przy podobnej kolejności pierzenia do ptaków na wolności pierzenie badanej pary było wcześniejsze (z powodów geograficznych) oraz pełniejsze zapewne z powodów dobrego wyżywienia, które w warunkach naturalnych może silnie wpływać na proces pierzenia.

Moulting of the Hawk Owl *Surnia ulula* in the Poznań zoological garden. Abstract: Under normal exposure in the zoological garden of Poznań a pair of 3rd-calendar-year Hawk Owls attempted breeding: the first brood was unsuccessful and the second abandoned. The aviary was under everyday control, and the identification of the feathers found enabled to reconstruct the process of exchange of remiges and rectrices in both birds (appendix 1 and 2). The male exchanged all feathers and his moulting was highly symmetrical and very rapid, especially the first phase of the process. The female exchanged all feathers except s6 (in the previous season she had not exchanged the 7th secondary), and her moulting was less symmetrical and slower initially but then very fast. The loss of the first brood and the second breeding attempt had a great influence on the course of moulting in the female. In both birds new feathers grew at a pace of ca 5 mm per day. At a comparable moulting sequence, the moulting process of the studied pair was earlier (due to geographic conditions) than in free living birds and more complete, the latter probably owing to a better diet, as feeding can strongly affect the moulting.

Pierzenie jest jednym ze słabiej poznanych elementów biologii sów, co wynika ze złożoności tego procesu (Payne 1972, Stresemann & Stresemann 1966) i trudności metodycznych badania pierzenia w warunkach naturalnych. Pyle (1997) podkreśla trudności w określaniu wieku starszych sów przy analizie materiału muzealnego i wskazuje na konieczność badania pierzenia tych ptaków w niewoli i powtórnie schwytanych osobników obrączkowanych (o znanym wieku). Wyniki badań pierzenia sów w niewoli mogą być odmienne niż na wolności, umożliwiają jednak zebranie bardzo szczegółowych danych (Hornfeldt et al. 1988, Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980 za Mebsem & Lenton 1984, Piechocki 1960, 1974).

Słabo rozpoznane jest również pierzenie u sowy jarzębatej *Surnia ulula ulula* (Glutz v. Blotzheim & Bauer 1980). Jedynie praca Forsmana (1980) wstępnie opisuje przebieg pierzenia tego gatunku na podstawie materiału muzealnego i schwytanych osobników z europejskiej populacji. Badanie pierzenia amerykańskiego podgatunku *S. u. caparoch* na podstawie materiału muzealnego przeprowadził Pyle (1997). Pełne przepierzenie w przyrodzie wszystkich lotek drugorzędowych w jednym sezonie jest u sowy jarzębatej zjawiskiem dość rzadkim (Cramp 1988, Forsman 1980). Pełna wymiana wszystkich lotek i sterówek u samca z pary żyjącej w poznańskim zoo w sezonie 2003 (przy pomyślnym lęgu) zachęciła nas do bardziej szczegółowego zbadania procesu pierzenia tych ptaków w sezonie 2004.

Materiał i metody

Para młodych (siedmiomiesięcznych) sów jarzębatych trafiła do poznańskiego zoo 13.11.2002 z ogrodu zoologicznego w Helsinkach. W sierpniu 2002 roku w helsińskim zoo dokonano identyfikacji płci tych ptaków za pomocą badań genetycznych (ISIS Specimen Report 2004). W poznańskim zoo ptaki zostały umieszczone w wolierze, w której przebywają do dzisiaj. Woliera o powierzchni 25 m² wyścielona jest korą i krótko pociętymi resztkami gałęzi ze zrębów leśnych z dodatkiem żwiru. Aby poprawił komfort ptaków i zabezpieczył je oraz chodzące po siatce młode przed czworonożnymi drapieżnikami przed sezonem lęgowym 2004 na trzech bokach woliery zawieszono wiklinowe maty, a jedna strona pozostała dostępna dla zwiedzających zoo. Co roku w wolierze dostawiane były świeże sosny (około 3 m wysokości), stanowiące chętnie wykorzystywane schronienie ptaków. Ponadto były tam także suche sosny (konary z gałęziami) stanowiące miejsce spożywania pokarmu, kopulacji i czatowni (około 2 m wysokości). Drewniana budka lęgowa o wymiarach 35×35×45 cm była wyścielona wewnątrz próchnym drzewnym i korą, wymienianymi wczesną wiosną.

Badania pierzenia były prowadzone w warunkach normalnej pracy ogrodu zoologicznego, a woliera z badanymi ptakami nie była wyłączona z ekspozycji. Lotki tych osobników zrzucone w pierwszym pierzeniu (sezon 2003) wykazywały na wierzchołkach niewielkie oznaki zniszczenia o siatkę woliery (typowe dla warunków niewoli), co wskazuje na pewien poziom płochliwości tych ptaków. Idealny stan lotek zrzuconych w drugim pierzeniu (w sezonie 2004) wskazuje na fakt, że starsze ptaki były już lepiej przyzwyczajone do warunków woliery i mniej płochliwe, unikające gwałtownych reakcji i kolizji ze ścianami woliery.

Podczas inkubacji jaj i karmienia piskląt pokarm był podawany codziennie. Poza okresem lęgowym pokarm wykładany był trzy razy w tygodniu na podwyższeniu skąd ptaki go pobierają. Woda dostępna jest dla ptaków cały rok i zmieniana trzy razy w tygodniu, ponieważ ptaki korzystają z kąpieli.

Woliera z ptakami była kontrolowana z zewnątrz codziennie w ciągu całego roku. Wchodzenie do woliery i bezpośredni kontakt z ptakami poza sezonem lęgowym obsługa miała trzy razy w tygodniu podczas karmienia i sprzątania. Natomiast w okresie lęgów woliera była kontrolowana codziennie podczas wykładania pokarmu dla ptaków. W okresie 28.03–11.09.2004 zbierano wypierzone pióra w wolierze i otoczeniu. Budka z wysiadującą samicą była sprawdzana trzy razy w tygodniu (zbierano również pióra z budki, gdy takie stwierdzono), aż do ustalenia pełnego zniesienia. Od połowy inkubacji sprawdzanie budki przeprowadzano raz w tygodniu. Raz w tygodniu zbierano wszystkie drobne pióra okrywowe (wraz z nimi zebrano trzy pary wewnętrznych lotek drugorzędowych). Zebrane pióra oznaczano numerem i datą, a uzyskany tą metodą materiał poddano analizie odtwarzając przebieg procesu pierzenia. Trzykrotnie w czasie pierzenia wykonano fotografie rozłożonych skrzydeł i ogonów obu ptaków dla oceny symetrii pierzenia i tempa wzrostu nowych

piór. Fotografowanie miało również zapobiec utracie danych wynikających z przeoczenia wypierzonego pióra np. z powodu wyjęcia z woliery przez kolekcjonera piór lub wywiania przez wiatr.

W sezonie 2004 zebrano wszystkie sterówki od obu ptaków oraz 9 prawych i 8 lewych lotek pierwszorzędowych samca oraz odpowiednio 15 i 13 lotek drugorzędowych. Od samicy uzyskano wszystkie lotki pierwszorzędowe z obu stron oraz 11 i 13 lotek drugorzędowych. Wszystkie przypadki brakujących lotek były jednostronne, co pozwoliło przyjąć datę drugiego znalezionej pióra za datę wypierzenia danej pary. Taka interpretacja była weryfikowana przez analizę fotografii rozłożonych skrzydeł. Po skończonym pierzeniu samicy dokonano oględzin jej lotek drugorzędowych, co pozwoliło zweryfikować pozostawienie niewymienionej pary lotek s6.

Przy znalezieniu pary analogicznych piór w ciągu dwóch kolejnych dni dla tej pary piór przyjmowano datę wypierzenia pierwszego pióra. Przypadki asymetrycznego wypierzenia analogicznych piór w okresach trzydniowych lub dłuższych były rejestrowane i uwzględnione w analizie.

Tempo procesu pierzenia mierzono łączną długością wypierzonych piór w okresach dziesięciodniowych, liczonych poczynając od dnia zrzucenia pierwszej lotki przez każdego ptaka. Na podstawie oszacowania na fotografiach długości wyrośniętego pióra (jako procent ostatecznej długości) i znanej daty zrzucenia analogicznego pióra z poprzedniej szaty, oceniono średni dzienny przyrost piór (zakładając, że wzrost zaczynał się w bezpośrednio po wypierzeniu starego pióra i cały czas miał to samo tempo). Stopień wyrośnięcia lotki pierwszorzędowej p1 oceniono jako procent długości odcinka A–B w długości odcinka A–C, co daje około 55% ostatecznej długości tej lotki. Znana długość tej lotki i liczba 18 dni były podstawą do oszacowania średniego dziennego przyrostu tego pióra.

Do ustalenia dziennej dawki spożywanego pokarmu przez oba ptaki każdorazowo podany pokarm był ważony na wadze analitycznej (liczono i ważono każdą sztukę). Z różnicy zjedzonego pokarmu i pozostawionych resztek (w tym magazynowanych w spiżarni) obliczono średnie spożycie pokarmu podane w gramach (oddzielnie dla samca i samicy).

Ptaki nie chorowały i nie stwierdzono pasożytów zewnętrznych i wewnętrznych. Oba ptaki były regularnie odrobaczane dwa razy w roku na wiosnę i zimą, a ich kał był pobierany do badań parazytologicznych. Masa badanych sów przed sezonem lęgowym w roku 2004 wynosiła odpowiednio dla samca 350 g, a dla samicy 395 g.

Pokarm jesienno-zimowy sów jarzębatych, czyli po sezonie lęgowym stanowiły głównie ptaki. Były to jednodniowe kurczaki z wylęgarni uzupełniane ofiarami, które ptaki same upolują w woliery. Były to wlatujące przez siatkę drobne wróblowe *Passeriformes*: sikory *Parus* spp., pełzacze *Certhia* spp., rudzik *Erithacus rubecula* oraz drobne ssaki jak mysz leśna *Apodemus flavicollis*, nornica ruda *Clethrionomys glareolus* i nornik bury *Microtus agrestis*. W okresie lęgowym (od połowy marca do września) pokarm stanowiły wyłącznie ssaki (głównie mysz domowa *Mus musculus* – forma hodowlana). Taką dietę zaplanowano w oparciu o dane Mikkoli (1983) i Crampa (1988) o sezonowej zmienności pokarmu sów jarzębatych.

Wyniki

Historia lęgów

W sezonie 2003, czyli w drugim roku para przystąpiła do lęgów (pierwsze jajo było zniesione 1.05.2003, a w sumie było 7 jaj) i pomyślnie wychowała dwa młode. W roku 2004 pierwsze jajo samica zniosła 8.04, a 25.04 ostatnie – dziewiąte. Pierwsze młode wykluło się

9.05, drugie 12.05. Dnia 13.05 doszło do zniszczenia lęgu z niewyjaśnionych przyczyn, a próba uratowania pozostałych jaj w inkubatorze okazała się niepomyślna. Po 12 dniach od straty piskląt para przystąpiła do powtórnego lęgu. Pierwsze jajo samica zniosła 25.05, a 4.06 ostatnie – szóste. Po 27 dniach inkubacji samica niespodziewanie przerwała wysiadanie. Niestety i w tym przypadku nie wiadomo, co było powodem takiego zachowania samicy. Pomimo przeniesienia jaj do inkubatora (5 jaj było zależonych), wyklute pisklęta nie przeżywały dłużej niż dwa dni (prawdopodobnie z powodu przechłodzenia jaj).

Przebieg pierzenia

Sezon 2003

W tym sezonie, od końca kwietnia do września, samiec kompletnie wymienił wszystkie lotki pierwszorzędowe, drugorzędowe i sterówki. Samica nie przepierzyła się kompletnie i pozostawiła na kolejny sezon następujące lotki drugorzędowe: s4, s7, s8 i s9 po lewej stronie oraz s4, s7 i s8 po prawej stronie, wymieniając wszystkie lotki pierwszorzędowe i sterówki.

Sezon 2004

Samiec

Szczegółowy obraz procesu pierzenia lotek i sterówek samca w sezonie 2004 przedstawia tabela 1. Okres zrzucania tych piór zaczął się 20.04, czyli 19 dni przed wykluciem się pierwszego pisklęcia i trwał 104 dni.

Lotki pierwszorzędowe zostały zrzucone w ciągu 80 dni, generalnie w kolejności zstępującej, poczynając od lotek wewnętrznych. Chociaż odstępstwo od tej reguły wykazały dwie wewnętrzne lotki pierwszorzędowe – p1 z obu stron zostały zrzucone następnego dnia po zrzuceniu p2. Należy podkreślić szybkie tempo zrzucania pierwszych pięciu lotek – w ciągu 17 dni, natomiast wypierzenie następnych pięciu lotek pierwszorzędowych trwało aż 50 dni. Wypierzenie wszystkich lotek drugorzędowych nastąpiło w ciągu około 97 dni. Zrzucanie tych lotek rozpoczęło się od wewnętrznych lotek s13 i s14 (obie te lotki zebrano w ciągu pięciodniowego okresu wraz z piórami pokrywowymi, co uniemożliwia precyzyjne określenie kolejności zrzucania tych wewnętrznych lotek drugorzędowych). Następnie uruchomiona została jedna, krótka seria pierzenia w kierunku tułowia (do s15) i druga długa seria w przeciwnym kierunku – do s8. Po wypierzeniu p7 i jednocześnie z wypierzeniem s11 uruchomiona została następna seria pierzenia lotek drugorzędowych poczynając od s5 w kierunku s8. Około 10 dni później uruchomiona została kolejna seria wymiany lotek drugorzędowych poczynając od s1 w kierunku s4, która była zrzucana jako ostatnia lotka drugorzędowa.

Tabela 1. Zmiany tempa pierzenia samca w kolejnych dekadach okresu pierzenia oraz szacunkowa konsumpcja pokarmu

Table 1. *Moult rate changes in consecutive decades and estimated food consumption in the male Hawk Owl. (1) – decade, (2) – total length of feathers shed, (3) – daily amount of consumed food, * – the last decade incomplete (only 4 days), ** – in the pre-moulting period the male consumed an average of 100–120 g of food*

Dekada (1)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11*
Łączna długość zrzucanych piór (cm) (2)	121	78	53	289	107	27	80	58	41	69	15
Ilość pobranego pokarmu dziennie (g)** (3)		120–140						100–120			

* – ostatnia dekada niepełna – tylko 4 dni

** – w okresie poprzedzającym pierzenie samiec pobierał średnio 100–120 g pokarmu

Pierzenie sterówek rozpoczęło się po wypadnięciu sześciu wewnętrznych lotek pierwszorzędowych i trzech wewnętrznych lotek drugorzędowych. Zrzucenie wszystkich piór ogona nastąpiło w bardzo krótkim czasie – 8 dni. W pierwszych dwóch dniach wypadły cztery zewnętrzne pary sterówek. Generalnie porządek wymiany sterówek był dośrodkowy – jako pierwsze zostały zrzucone t6, a jako ostatnie t1. Sterówki t3–5 zrzucone zostały jednego dnia.

W sezonie 2003 samiec kompletnie wymienił wszystkie młodociane lotki i sterówki na pierwsze pokolenie piór dorosłych. Po drugiej kolejnej kompletnej wymianie lotek i sterówek po sezonie 2004 wszystkie lotki i sterówki samca były z drugiego pokolenia piór dorosłych.

Zmiany tempa procesu pierzenia samca w rozbiciu na poszczególne dekady przedstawia tabela 2. Największe zróżnicowanie tempa pierzenia nastąpiło między trzecią i czwartą dekadą, kiedy to nastąpił ponad pięciokrotny wzrost tempa pierzenia spowodowany niemal jednoczesnym zrzuceniem wszystkich sterówek. Drugą kulminację tempa pierzenia w siódmej dekadzie spowodowało uaktywnienie się dwóch dodatkowych serii zrzucania zewnętrznych i centralnych lotek drugorzędowych.

Samica

Szczegółowy obraz procesu pierzenia lotek i sterówek samicy w sezonie 2004 przedstawia tabela 3. Zrzucanie tych piór zaczęło się 1.05, czyli 9 dni przed wykluciem pierwszego pisklęcia i trwało 107 dni.

Lotki pierwszorzędowe zostały zrzucone w ciągu 94 dni (14 dni dłużej niż u samca) w kolejności zstępującej, bez odstępstw. Okres zrzucania lotek drugorzędowych trwał tylko 68 dni – 29 dni krócej niż u samca. Wymiana tych lotek zaczęła się 39. dnia okresu pierzenia samicy od s13 i s14. Lotki s13 zostały zrzucone z około tygodniową asymetrią. Od tych piór rozpoczęły się, podobnie jak u samca, dwie serie wymiany: krótka do s15 i dłuższa w kierunku s8. Tuż po zrzuceniu p8 zrzucana została s1, jednak w przeciwieństwie do samca nie uruchomiła się od tej lotki seria pierzenia w kierunku s4. Po zrzuceniu p9 uruchomione zostały dwie serie wymiany lotek drugorzędowych poczynając od s5 w obu przeciwnych kierunkach: do s2 i s8. Z powodu liczniejszych i dłuższych niż u samca przypadków asymetrii pierzenia analogicznych lotek drugorzędowych, serie te nie były tak wyraźne. Podkreślić należy fakt, że pierzenie lotek drugorzędowych nie zaczęło się od przenoszonych siedmiu lotek z pierwszej szaty (niewymienionych w sezonie 2003), lecz czekały one na swoją kolejność do końcowej części okresu pierzenia. Wszystkie lotki drugorzędowe z pierwszej szaty zostały wymienione, a na następny sezon pozostawiona została para lotek drugorzędowych – s6.

Tabela 2. Zmiany tempa pierzenia samicy w kolejnych dekadach okresu pierzenia oraz szacunkowa konsumpcja pokarmu

Table 2. *Moulting rate changes in consecutive decades and estimated food consumption in the female Hawk Owl. (1) – decade, (2) – total length of feathers shed, (3) – daily amount of consumed food, * – the last decade incomplete (only 7 days), ** – in the pre-moulting period the female consumed an average of 100–110 g of food*

Dekada	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11*
Łączna długość zrzucanych piór (cm)	89		66	11	70	143	230	63	83	112	41
Ilość pobranego pokarmu dziennie (g)**		120–140					160–180				140

* – ostatnia dekada niepełna – tylko 7 dni

** – w okresie poprzedzającym pierzenie samica pobierała średnio 100–110 g pokarmu

Samica po pierzeniu w sezonie 2004 nie miała już młodocianych lotek drugorzędowych, a pozostałe po tym sezonie to w większości drugie pokolenie lotek dorosłych i dziewięć lotek pierwszego pokolenia dorosłych lotek (2 lotki s6 wymienione w sezonie 2003, a nie wymienione w sezonie 2004 oraz 7 lotek nie wymienionych w 2003). Wszystkie lotki pierwszorzędowe i sterówki samicy po sezonie 2004 były z drugiego pokolenia piór dorosłych.

Zrzucenie sterówek nastąpiło znacznie później i w krótszym czasie niż u samca – między 60. i 63. dniem pierzenia. Choć przy tak szybkim zrzucaniu sterówek trudno uchwycić kolejność wypadania piór, daje się zauważyć tendencja do kolejności dośrodkowej – pięć zewnętrznych par sterówek zrzucane zostało prawie jednocześnie – w ciągu dwóch dni, a para t1 czwartego dnia.

Zmiany tempa wypierzenia lotek i sterówek samicy ilustruje tabela 4. Przez pierwsze pięć dekad okresu pierzenia tempo zrzucania piór było wolne. Brak również pierzenia w drugiej dekadzie – bezpośrednio po zniszczeniu pierwszego łęgu. W szóstej i siódmej dekadzie pierzenia nastąpiło gwałtowne przyspieszenie procesu zrzucania piór, głównie sterówek i lotek drugorzędowych. Również dość intensywne zrzucanie zewnętrznych i centralnych lotek drugorzędowych zwiększyło tempo w dziesiątej dekadzie.

Tempo wzrostu nowych piór

Dla wewnętrznych lotek pierwszorzędowych samca (p1–p4) średni dzienny przyrost długości pióra wynosił 5–6 mm. Środkowe lotki pierwszorzędowe (p6–p7) przyrastały dziennie 5,2–5,8 mm długości. Środkowe lotki drugorzędowe (s7–s9) przyrastały w tempie 4,8–5 mm na dzień. Ponieważ sterówki były zrzucane prawie jednocześnie trudno było ocenić stopień ich wzrostu (brak sąsiednich w pełni wyrosniętych sterówek dla porównania). Przy bardzo szacunkowej ocenie stopnia wyrośnięcia nowych sterówek na 30–50% ostatecznej długości obliczono, że sterówki samca przyrastały trochę wolniej – około 4–4,7 mm na dzień.

Tempo wzrostu piór samicy było na poziomie podobnym lub niższym niż u samca. Lotki pierwszorzędowe p1 i p2 wzrastały w tempie 5,6–5,7 mm na dzień, a p8 i p9 w tempie 3,9–4,4 mm na dzień. Lotki drugorzędowe s4 i s5 wzrastały w tempie 4,2–4,4 mm na dzień, a lotka s9 tylko 2,5 mm na dzień. Można powiedzieć, że na początku sezonu pióra samicy wzrastały szybciej niż w drugiej części sezonu pierzenia.

Symetria pierzenia u poszczególnych ptaków

Zebrany zastosowaną metodą materiał pozwolił stwierdzić, że oba ptaki pierzyły się dość symetrycznie, tzn. pierzenie lewego i prawego skrzydła oraz obu stron ogona przebiegało w podobnej kolejności i czasie. W zdecydowanej większości analogiczne pióra były zrzucane tego samego dnia lub w ciągu dwóch kolejnych dni.

W pierzeniu samca stwierdzono tylko 4 przypadki asymetrii pierzenia dłuższe niż dwa dni, głównie środkowych lotek drugorzędowych i w drugiej połowie okresu pierzenia. Samica wykazała aż 11 przypadków asymetrii, głównie w pierzeniu lotek drugorzędowych, zarówno jeśli chodzi o kolejność, jak i czas zrzucania poszczególnych piór. Asymetria pierzenia u samicy występowała już na początku sezonu pierzenia w postaci przenoszenia lewej s9 niezmienionej w poprzednim pierzeniu w 2003 roku.

Spożycie pokarmu podczas okresu pierzenia

Dzienny pobór pokarmu badanej pary sów jarzębatych poza sezonem lęgowym wynosił dla samicy średnio około 80–140 g, dla samca 60–120 g na dobę. W okresie lęgowym spożycie pokarmu przez samca wzrosło około 16,7–20%, a samicy o około 14,3–28,6%. Intensywnemu pierzeniu samca podczas pierwszych czterech dekad towarzyszyło zjadanie większych ilości pokarmu. W kolejnych dekadach pobieranie pokarmu ustabilizowało się na nieco niż-

Tabela 3. Przebieg pierzenia samca w sezonie 2004. Cyfry oznaczają wypierzenie obu analogicznych piór w ciągu 1–2 dni, litery L i P oznaczają wypierzenie odpowiednio lewego i prawego pióra przy asymetrii 3 dniowej i dłuższej

Table 3. Course of moulting in the male Hawk Owl in the 2004 season. Digits indicate moulting of both analogous feathers within 1–2 days, the letters L and P mean respectively moulting of the left and right feather at an asymmetry of 3 days and more. (1) – date, (2) – primaries, (3) – secondaries, (4) – rectrices

Data (1)	Lotki pierwszorzędowe (2)										Lotki drugorzędowe (3)										Sterówki (4)										
	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	1	2	3	4	5	6
20.04									2																						
21.04										1																					
25.04											3																				
28.04												4																			
1.05													5																		
4–8.05														6																	
18–19.05																															
17–20.05																															
21.05																															
22.05																															
23.05																															
24.05																															
27–28.05																															
30–31.05																															
7.06																															
8.06																															
18.06																															
19.06																															
25–26.06																															
27.06																															
2.07																															
7–8.07																															
11.07																															
17.07																															
20–21.07																															
25–26.07																															
27.07																															
1.08																															

Tabela 4. Przebieg pierzenia samicy w sezonie 2004. Cyfry oznaczają wypierzenie obu analogicznych piór w ciągu 1–2 dni, litery L i P oznaczają wypierzenie odpowiednio lewego i prawego pióra przy asymetrii 3 dniowej i dłuższej

Table 4. Course of moulting in the female Hawk Owl in the 2004 season. Digits indicate moulting of both analogous feathers within 1–2 days, the letters L and P mean respectively moulting of the left and right feather at an asymmetry of 3 days and more. (1) – date, (2) – primaries, (3) – secondaries, (4) – rectrices

Data (1)	Lotki pierwszorzędowe (2)										Lotki drugorzędowe (3)										Sterówki (4)											
	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	1	2	3	4	5	6
1.05										1																						
2.05											L																					
4.04											P																					
10.05																																
22.05												3																				
24.05																																
8.06																																
10–11.06																																
15–16.06																									L	14						
28.06																																
29.06																																
30.06																																
2.07																																
5–6.07																																
7–8.07																																
16–18.07																																
19.07																																
23.07																																
25.07																																
27.07																																
1.08																																
2.08																																
3.08																																
8.08																																
9.08																																
11.08																																
14.08																																

szym poziomie pomimo, że w siódmej dekadzie zarejestrowano intensywniejszą wymianę piór (tab. 2). U samicy wzrost ilości pobieranego pokarmu zanotowano przed zniesieniem pierwszego jaja, a drugi istotny wzrost nastąpił w piątej dekadzie pierzenia. Ten wysoki poziom konsumpcji utrzymywał się przez następne pięć dekad bardzo intensywnego pierzenia, w jedenastej dekadzie obniżył się wraz z tempem pierzenia (tab. 4).

Dyskusja

Kolejność i symetria pierzenia

Przebieg pierzenia u obu ptaków był bardzo podobny, jeśli chodzi o kolejność zrzucania lotek pierwszorzędowych i sterówek. Podobną kolejność pierzenia przedstawiają wyniki Forsmana (1980) dotyczące badań pierzenia u sów jarzębatych żyjących na wolności w Finlandii. Dane te (nieuwzględniające różnicy płci) wskazują na częste przenoszenie niewypierzonych lotek drugorzędowych i asymetrię ich pierzenia – przy pełnym przepierzeniu w sezonie lotek pierwszorzędowych i sterówek. Prawie zawsze od trzech do dziesięciu niewypierzonych lotek drugorzędowych pozostawało na następny sezon.

Badana przez nas samica po kolejnych sezonach pierzenia pozostawiała odpowiednio siedem i dwie niewymienione lotki drugorzędowe. W sezonie 2004 jej proces pierzenia zapewne był zakłócony stratą pierwszego lęgu i czynnikami, które spowodowały porzucenie drugiego zniesienia. Stres i wydatki (energii oraz różnorodnych substancji) związane z dwoma zniesieniami zapewne istotnie wpłynęły na przebieg pierzenia samicy.

Opisywany samiec, który w sezonach 2003 i 2004 przepierzył się kompletnie, pozwolił nam poznać dość szczegółowo, wydaje się typowy dla gatunku, wzorzec porządku pierzenia. Za istnieniem u sów jarzębatych takiego gatunkowego wzorca pierzenia przemawiają następujące fakty:

- generalna zgodność kolejności pierzenia obu ptaków z przebiegiem pierzenia sów jarzębatych na wolności (Forsman 1980, Pyle 1997),
- wysoki poziom symetrii pierzenia (zwłaszcza u samca) i duże podobieństwo kolejności pierzenia u obu badanych ptaków,
- fakt, że samica nie zdążyła wypierzyć w 2003 roku tych samych lotek drugorzędowych, które samiec wypierzył w sezonie 2004 jako ostatnie,
- fakt, że samica nie zaczęła w roku 2004 pierzenia lotek drugorzędowych od „zaległych” siedmiu młodocianych lotek drugorzędowych, lecz zgodnie z wzorcem od wewnętrznych lotek drugorzędowych – s13 i s14.

Tempo i zaawansowanie procesu pierzenia, przebiegającego według właściwego dla gatunku wzorca, określa wpływ warunków środowiska. Interesująca jest obserwacja u samicy seryjnej rotacji nie wymienianych lotek drugorzędowych. O ile w sezonie 2003, oprócz lotki s4, nie wymienione zostały lotki s7, s8 i jedna s9, to po sezonie 2004 pozostała nie wymieniona kolejna w tej specyficznej serii lotka s6. Być może istnieje jakiś mechanizm rotacji pozostawianych na następny sezon lotek drugorzędowych. Duże znaczenie takiego mechanizmu może wynikać z faktu, że następne pierzenie nie zaczyna się od pozostawionych w poprzednim sezonie lotek drugorzędowych, lecz zgodnie z gatunkowym modelem od wewnętrznych lotek s13–14. Przy braku takiej rotacji ptaki, które zazwyczaj zostawiają kilka niewypierzonych lotek drugorzędowych, te lotki, które zgodnie z wzorcem wymieniane są jako ostatnie, mogłyby nosić po kilka lat z rzędu, co prowadziłoby do całkowitego zniszczenia tych piór, a więc do długotrwałego obniżenia jakości aparatu lotu.

Nieliczne są badania pierzenia sów pozwalające na ocenę symetrii pierzenia, co wymaga skomplikowanych obserwacji lub badania ptaków w niewoli. Uzyskany przez Lentona

(1984) i Piechockiego (1974) obrazy symetrii pierzenia trzymanyh w niewoli płomyków *Tyto alba* wskazuje, że lotki pierwszorzędowe i sterówki wymieniane są bardziej symetrycznie niż lotki drugorzędowe. Z badanych przez tych autorów trzech par największą asymetrię pierzenia lotek i sterówek wykazał samiec C w badaniach Lentona, jednak ten autor nie podaje informacji, które mogłyby sugerować przyczyny tej asymetrii.

Hirons i inni (1984) stwierdzili, że u puszczyków *Strix aluco* chorych lub cierpiących niedożywienie w czasie pierzenia często występuje asymetria pierzenia. Brommer i inni (2003) wykazali, że u puszczyków uralskich *S. uralensis* asymetria w pierzeniu lotek pierwszorzędowych negatywnie wpływa na szanse przeżycia do następnego sezonu, a takiej zależności nie stwierdzili w przypadku lotek drugorzędowych. U obu badanych sów jarzębatych wymiana lotek pierwszorzędowych przebiegała bardziej symetrycznie niż lotek drugorzędowych (zarówno w aspekcie kolejności jak i dat wymiany).

Symetrycznie przebiegający proces pierzenia (zwłaszcza u samca wraz z pełnym prze pierzeniem jego lotek i sterówek) potwierdza dobry stan zdrowia i kondycję obu ptaków w sezonie 2004. Większy stopień asymetrii pierzenia samicy niż samca wynikać mógł z zastanej asymetrii lotek drugorzędowych pozostałych po poprzednim sezonie oraz ze stresów związanych ze stratą i porzuceniem lęgów oraz z szybkiego tempa wymiany piór w drugiej połowie sezonu.

Fenologia pierzenia

Lęg badanej pary miał miejsce daleko poza arealem lęgowym tego gatunku, w terenie o wyraźnie cieplejszym klimacie. Zapewne miało to wpływ na fenologiczne przyspieszenie procesu pierzenia i prawdopodobnie na przyspieszenie lęgu pary sów jarzębatych w poznańskim zoo. Porównanie fenologii pierzenia badanej pary z fenologią pierzenia sów jarzębatych na wolności w północnej Europie (zbiory: Naturhistoriska Riksmuseet – Sztokholm, Zoological Museum – University of Oulu, Natural History Museum – Tring, protokoły pierzenia cytowane przez Stresemann & Stresemann 1966, kolekcja autorska MC) wykazało, że:

- badany samiec miał wyprzedzenie pierzenia o 2–5 tygodni w porównaniu do ośmiu samców pierzących się na wolności,
- badana samica wykazywała różnice od trzytygodniowego wyprzedzenia do trzytygodniowego opóźnienia w porównaniu z dziesięcioma samicami żyjącymi na wolności.

Świeżo zabita sowa jarzębata o nieoznaczonej płci, znaleziona na poboczu drogi w centralnej Szwecji 20.07.2003 miała jeszcze stare p9 i p10, a nowe sterówki były wyrośnięte w 10–20% ostatecznej długości. Jeśli to był samiec opóźnienie jego pierzenia wobec pierzenia naszego samca wynosiłoby około miesiąca, a w przypadku samicy opóźnienie byłoby o połowę krótsze. Samica sowy jarzębatej żyjąca w zoo w Ranua (środkowa Finlandia) miała 27.07.2004 ogon wyrośnięty w 70–80% ostatecznej długości, co oznacza podobną do naszej samicy fenologię wymiany ogona, jednak nie był to dla niej sezon lęgowy.

Pamiętając, że dane o fenologii pierzenia ptaków na wolności pochodzą z różnych lat o różnych układach pogodowych, to powyższe porównania wskazują jednoznacznie na fenologiczne przyspieszenie pierzenia badanego samca w porównaniu z pierzeniem się samców w naturalnym zasięgu tego gatunku i typowym dla tych terenów klimacie i fenologii dostępności pokarmu. Natomiast pierzenie badanej samicy, które było fenologicznie podobne do pierzenia samic na wolności, zapewne było opóźnione przez stratę pierwszego lęgu i złożenie lęgu powtórnego.

Tempo pierzenia

W porównaniu z innymi gatunkami sów, sowy jarzębate wymieniają pióra w bardzo szybkim tempie. U badanej pary wystąpiło duże zróżnicowanie tempa wymiany: samiec szybciej wymieniał pióra w pierwszej części okresu pierzenia, a samica w drugiej części. Po trzech dekadach pierzenia samiec miał 27% zrzuconych piór (mierzonych łączną ich długością), po sześciu dekadach – 72%, a po dziewięciu dekadach – 91%. U samicy wartości te wynosiły odpowiednio: 16,5, 40,5 i 81%.

Literatura donosi o intensyfikacji pierzenia w przypadku zniszczonych lub mało licznych lęgów sów. Pietiainen i inni (1984) wykazali, że stopień zaawansowania pierzenia u puszczyka uralskiego był odwrotnie proporcjonalny do sukcesu lęgowego – najdalej zaawansowane pierzenie było u dorosłych ptaków bez pomyślnych lęgów i mało u innych par wraz ze wzrostem liczby odchowanego potomstwa. Wskazuje to, że koszty reprodukcji (zniesienie jaj, zdobywanie pokarmu dla potomstwa) są czynnikiem ograniczającym tempo wymiany piór. Hiron i inni (1984) wykazali większy postęp w przepierzeniu u tych osobników puszczyka, które nie przystąpiły do lęgów lub straciły go przedwcześnie. Również Petty (1994) wykazał, że reprodukcja puszczyków może wpływać hamująco na proces pierzenia.

Payne (1972) ocenia, że u pierzających się ptaków następuje wzrost dziennego zapotrzebowania energetycznego o ok. 5–30 % w porównaniu z pozostałą częścią cyklu rocznego. Wzrost ten wynika z zapotrzebowania na białko jako budulec piór oraz rosnące potrzeby termoregulacyjne pierzających się ptaków.

Zróżnicowane zapotrzebowanie na pokarm u badanej pary sów wynikało z odmiennego zaangażowania się obu ptaków w proces rozrodczy. Samica po stracie pierwszego lęgu, drugim zniesieniu i porzuceniu drugiego lęgu zaczęła intensywniej pobierać pokarm niż na początku sezonu lęgowego. Pokrywało się to ze znacznym przyśpieszeniem pierzenia w szóstej i następnych dekadach. Podniesiony u samicy (tab. 2) wzrost poziomu konsumpcji pokarmu wydaje się być większy podczas intensywnego pierzenia niż w czasie składania jaj. Jest to zgodne z badaniami nad energetycznymi potrzebami lęgowych płomyków (Durant et al. 2000), z których wynika, że produkcja jaj przez organizm samicy nie wymaga zwiększenia dziennej ilości pokarmu. U samca z badanej pary sów jarzębatych zarejestrowano spadek poziomu konsumpcji pokarmu w drugiej połowie okresu pierzenia, kiedy tempo wymiany piór było wolniejsze. Zapotrzebowanie na pokarm badanej pary sów ustabilizowało się pod koniec września, gdyż miały już zupełnie wyrosnięte pióra i wykazały wzrost masy ciała. Można więc wnioskować, że dla przebiegu procesu pierzenia zasoby troficzne i stan odżywienia ptaków mogą mieć bardzo duże znaczenie. Wyjaśnienie tych zależności wymaga dodatkowych badań i eksperymentów (Payne 1972).

Prawie jednoczesne wypierzenie sterówek spowodowało znaczny wzrost tempa pierzenia obu ptaków. Ten sposób wymiany ogona jest charakterystyczny dla większości europejskich gatunków sów. Mayr i Mayr (1954) ten rodzaj pierzenia sterówek określili jako typowy dla małych gatunków sów z rodzajów: *Glaucidium*, *Athene*, *Otus* i *Ninox*. Twierdzą też, że zjawisko to występuje coraz rzadziej wraz ze wzrostem wielkości sów, co tłumaczą tym, że małym sówom ogon jest mniej potrzebny do lotu niż dużym gatunkom. Wniosek ten jest niezasadny, gdyż jednoczesną wymianę sterówek wykazują również gatunki średniej wielkości, takie jak puszczyk, uszatka *Asio otus* i uszatka błotna *A. flammeus*, a także gatunki duże, jak puchacz wirginijski *Bubo virginianus* i puszczyk mszarny *S. nebulosa* (zbiory muzealne: Naturhistoriska Riksmuseet – Sztokholm, Zoological Museum – University of Oulu, Natural History Museum – Tring, Muzeum i Instytut Zool. PAN – Warszawa/Łomna, autorska kolekcja M.C., Piechocki 1961, Heinrich 1987).

Sowa jarzębata sposobem polowań przypomina dzierzby wykorzystując czatownie do chwytania gryzoni. Jest również szybkim lotnikiem i potrafi chwytać ptaki w locie. Czasami zawisa w powietrzu jak pustułka (Mikkola 1983). Relatywnie długi ogon ma kluczowe znaczenie dla skuteczności polowań na ptaki w locie. Jednoczesne wypierzenie bardzo długich sterówek przez sowy jarzębate powoduje szczególnie istotne osłabienie możliwości manewrowania, zwłaszcza podczas pościgu i polowań na ptaki. Jednak wymiana piór ogona następuje bardzo szybko, powodując ograniczenie sprawności myśliwskiej tylko przez kilka tygodni. Z drugiej strony jednoczesny wzrost dwunastu długich sterówek musi oznaczać duży wydatek (przede wszystkim białek i energii), więc ptaki dostosowują go do okresu kulminacji zasobności pokarmu w łowisku i czasu po usamodzielnieniu się potomstwa.

Heinrich (1987) rozważając na przykładzie puchacza wirginijskiego ewolucyjne uwarunkowania pierzenia ogona u sów wnioskuje, że jednoczesna wymiana sterówek wynika z braku wykształcenia i utrwalenia w procesie ewolucji (lepszego jego zdaniem) mechanizmu rozłożonej w czasie, stopniowej wymiany sterówek. Jednak konkluzje Heinricha na temat mechanizmu jednoczesnej wymiany sterówek u sów wydają się nam nieuzasadnione w przypadku sów jarzębatych.

Sowy jarzębate, jak i inne sowy, mają w zwyczaju magazynować w pobliżu gniazda zapasy jedzenia, co pozwala zaspokoić potrzeby pokarmowe rosnących piskląt w razie niekorzystnych warunków pokarmowych, np. obfitych opadów śniegu (Huhtala et al. 1987). Również badana para stosowała tę taktykę magazynując pokarm na gałązkach drzew w pobliżu budki lęgowej. Ta specyficzna dla niektórych sów „przezorność” była niepotrzebna w przypadku stałego zapewnienia pokarmu dla badanej pary, jest jednak przystosowaniem pozwalającym przetrwać krytyczne sytuacje, które sowy jarzębate napotykają w typowych dla ich zasięgu geograficznego warunkach klimatycznych i pokarmowych.

W tydzień po wykluciu się pierwszego pisklęcia samiec zaczął intensywnie gromadzić w spiżarni zapasy, mimo, że już pierwszy lęg był zniszczony. Po 15 dniach od wyklucia się pierwszego pisklęcia samiec zaczął przepierzać sterówki, co wskazuje na czasowy związek między gromadzeniem zapasów w spiżarni, a zgodną z wzorcem przebiegu pierzenia wymianą piór ogona.

Należy przypuszczać, że sowy jarzębate, kiedy nie mają jeszcze w pełni wyrośniętego ogona, korzystają z takich spiżarni również dla zrekompensowania obniżonych możliwości łowieckich i dużych potrzeb pokarmowych związanych ze wzrostem nowych piór, w tym dwunastu długich sterówek. Opisane cztery przypadki „kusych” sów jarzębatych żyjących na wolności wskazują, że wymiana sterówek następuje w lipcu. Pierzenie sterówek prawdopodobnie przypada na okres po usamodzielnieniu się młodych (choć nie można w tych czterech przypadkach wykluczyć opóźnionych lub powtórzonych lęgów) oraz maksymalnej obfitości pokarmu w łowisku i być może także w spiżarniach.

W pełni wymieniony ogon jest najbardziej przydatny socom jarzębatym w sezonie pługowym, kiedy podczas migracji za pokarmem w ich diecie wzrasta udział ptaków. Jednoczesna wymiana piór ogona jest więc elementem strategii tego gatunku, zakładającej bardzo szybką wymianę całego lub prawie całego upierzenia. Wyżej opisany przypadek kusej sowy jarzębatej zabitej przez samochód w środkowej Szwecji może ilustrować wzrost tego typu antropogennego zagrożenia dla sów będących w trakcie wymiany ogona. Zapewne kuse sowy, o zmniejszonej zdolności do manewrowania w powietrzu, są również łatwiejszym łupem dla ich drapieżców, jednak ta naturalna presja nie była aż tak istotna, aby niektóre gatunki sów, w tym również sowy jarzębate, „zmieniły” jednoczesny sposób wymiany sterówek na stopniowy i rozłożony w czasie.

Tempo wzrostu piór

Oszacowane tempo wzrostu nowych piór oznacza, że najdłuższe lotki czy sterówki odrastają w ciągu około 40 dni. Glutz von Blotzheim i Bauer (1980) podają za Meblem, że sterówki puchacza wyrastały 70–72 dni, co daje w przybliżeniu 3,8 mm na dzień. Jednak u tego gatunku stosina i chorągiewka są znacznie grubsze i wymagają więcej materii i energii na wzrost piór. Dlatego puchacze wymieniają swoje pióra w znacznie wolniejszym tempie – pełna wymiana lotek i sterówek może trwać kilka lat.

Interesujące wydaje się spowolnienie tempa wzrostu nowych piór u badanej samicy sowy jarzębatej w drugiej połowie okresu pierzenia, a zwłaszcza w końcu tego okresu. Lotka drugorzędowa s9 wyrastała jako ostatnia w tempie około połowę wolniejszym niż lotki wyrastające wcześniej. Największe zapotrzebowanie na energię i budulec zaistniało w siódmej i dziesiątej dekadzie, gdy jednocześnie rosła największa liczba nowych piór. Również u samca można zauważyć wolniejszy wzrost sterówek niż lotek, które to sterówki wyrastały kilkanaście dni po kulminacji zrzucania piór w czwartej dekadzie. Być może intensyfikacja procesu wymiany piór (uruchomienie nowych serii wymiany lotek drugorzędowych, jednoczesna wymiana sterówek) może spowolnić tempo wzrostu rosnących w tym czasie wielu nowych piór.

Wpływ niewoli na pierzenie

Opisane warunki życia badanych ptaków w niewoli były odmienne od warunków naturalnych głównie pod względem klimatu i fotoperiodu (co wynika z odległości od zasięgu gatunku). Także stres spowodowany ciągłym kontaktem z człowiekiem, sztuczne zapewnienie wystarczającej ilości pokarmu oraz zdecydowanie mniejsza ilość lotu (brak polowań i migracji) wpływają na odmiennność warunków życia. Z drugiej strony strategie i mechanizmy fizjologiczne, które zostały wykształcone przez ewolucję nie są tracone nawet w kolejnych pokoleniach przebywających w niewoli. Przykładem może być zawieszanie pierzenia przez niektóre gatunki ptaków będących w niewoli, w okresie, gdy inne osobniki tego gatunku odbywają migrację i zawieszają na jej czas proces pierzenia (Payne 1972). Wydaje się, że sztuczne zapewnienie dostatecznej ilości pokarmu oraz brak potrzeby lotów łowieckich i migracji za pożywieniem, pozwoliły obu socom na intensyfikację procesu pierzenia w porównaniu z ptakami żyjącymi na wolności (Forsman 1980, Pyle 1997).

Nero i Copland (1987) wskazują, że niedobór pożywienia u puszczyków mszarnych wpływa hamująco na postęp procesu pierzenia. Wskazują oni na przypadek osobnika tego gatunku żyjącego w niewoli i dobrze odżywionego, u którego proces pierzenia był bardziej zaawansowany niż u osobników tej samej płci i wieku żyjących na wolności. U włochoatek *Aegolius funereus* Hornfeldt i inni (1988) stwierdzili dalej posunięte pierzenie osobników obu płci żyjących w niewoli niż u ptaków na wolności, co tłumaczą stałym dostępem do pokarmu ptaków w niewoli. Wymienione powyżej dane potwierdzają duże znaczenie warunków troficznych dla procesu pierzenia.

Sztuczne zapewnienie ptakom dostatniego wyżywienia może zamazywać działanie naturalnych mechanizmów regulacyjnych. Zrzucenie przez samca wszystkich sterówek w drugim tygodniu po wykluciu się pierwszego pisklęcia byłoby w przyrodzie bardziej ryzykowne, gdyż pisklęta sów jarzębatych pozostają w gnieździe około miesiąca i przez krótki okres po wyjściu z gniazd wymagają dokarmiania. Wymiana ogona przez samca mającego obowiązek zaopatrywania potomstwa w pokarm i tak istotne ograniczenie jego zdolności łowieckich obniżyłaby szanse przeżycia tego lęgu. Można założyć, że żyjące na wolności samce, mając do wykarmienia samicę i pisklęta oraz zgromadzenie pewnych zapasów po-

karmu, nie objadają się do syta, a lekkie niedożywienie może hamować tempo pierzenia, w tym również opóźniać termin jednoczesnej wymiany ogona.

Zakładając, że dobre odżywienie ma istotny udział w sterowaniu pierzeniem można przypuszczać, że przy braku zużycia energii na polowania, obronę terytorium i lęgu, przyspieszyło ono wymianę ogona u badanego samca w stosunku do terminu wyklucia się piskląt z pierwszego lęgu. Zwłaszcza, że po stracie pierwszego lęgu samica rozpoczęła drugie zniesienie i inkubację oraz wymagała dokarmiania przez samca, co mogło „informować” go o nadchodzących obowiązkach dla „żywiciela rodziny”.

U sów jarzębatych okresy lęgów i pierzenia wyraźnie się pokrywają, jednak nadal pozostaje niepewność czy te same mechanizmy sterują fenologią i tempem obu procesów. Warunki niewoli stwarzają niepowtarzalną możliwość dokładnego badania pierzenia się tych trudnych do obserwacji ptaków i dlatego planowane jest powtórzenie w przyszłym sezonie (2005) tego typu obserwacji, pomimo, że interpretacja wyników uzyskanych w sztucznych warunkach wymaga dużej ostrożności.

Autorzy dziękują Dyrekcji i Kierownictwu Ogrodu Zoologicznego w Poznaniu, Panom Lechowi Banachowi, Radosławowi Ratajszczakowi, Przemysławowi Dobrzyńskiemu i Pani Hannie Klijewskiej za umożliwienie prowadzenia badań. O przyjęcie podziękowań proszeni są również Mark Adams, Goran Frisk i Risto Tornberg za życzliwe udostępnienie zbiorów muzealnych (odpowiednio): Natural History Museum – Tring, Naturhistoriska Riksmuseet – Sztokholm, Zoological Museum – University of Oulu a Elina Torvinen za udostępnienie kolekcji sów i ich piór w Ranua ZOO. Panom Leszkowi Antkowiakowi, Adamowi Wysockiemu i Piotrowi Tryjanowskiemu dziękujemy za krytyczne uwagi do wcześniejszych wersji artykułu.

Literatura

- Brommer J.E., Pihlajamäki O., Kolunen H., Pietiäinen H. 2003. Life-history consequences of partial-moult asymmetry. *J. Anim. Ecol.* 72: 1057–1063.
- Cramp S. 1988. *The Birds of the Western Palearctic*. 4. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Durant J.M., Massemin S., Thouzeau C., Handrich Y. 2000. Body reserves and nutritional needs during laying preparation in barn owl. *J. Compar. Physiol. B.* 170: 253–260.
- Forsman D. 1980. Ageing and moult in western Palearctic Hawk Owls *Surnia u. ulula* L. *Ornis Fennica* 57: 173–175.
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. 1980. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. 9. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Heinrich B. 1987. *One Man's owl*. Princeton Univ. Press, Guildford Surrey.
- Hirons G.J.M., Hardy A.R., Stanley P.I. 1984. Body weight, gonad development and moult in the Tawny owl (*Strix aluco*). *J. Zool. London* 202: 145–164.
- Hornfeldt B., Carlsson B.-G., Nordström A. 1988. Molt of primaries and age determination on Tengmalm's Owls (*Aegolius funereus*). *Auk* 105: 783–789.
- Huhtala K., Korpimäki E., Pulliainen E. 1987. Foraging activity and growth of nestling in the hawk owl: Adaptive strategies under northern conditions. W: Nero R.W., Clark R.J., Knapton R.J., Hamre R.H. (eds). *Biology and conservation of northern forest owls*. Ss. 152–156. Symposium proceedings: 3–7 Febr. 1987, Winnipeg Manitoba, Gen. Tech. Rep. RM-142, USDA.
- Lenton I. 1984. Molt of Malayan common barn owl. *Ibis* 126: 188–197.
- Mayr E., Mayr A. 1954. Tail moult in small owls. *Auk* 71: 172–178.
- Mikkola H. 1983. *Owls of Europe*. T&AD Poyser, Staffordshire.
- Nero R.W., Copland H.W.R. 1967. Sex and age composition of Great Grey Owls (*Strix nebulosa*), winter 1995–1996. W: Duncan J.R., Johnson D.H., Nicholis T.H. (eds). *Biology and conservation of owls of northern hemisphere*. Ss. 587–590. Symposium proceedings: 5–9 Febr. 1997, Winnipeg, Manitoba, Gen. Tech. Rep. NC-190, USDA.
- Payne R.B. 1972. Mechanisms and control of moults. W: Farner D.S., King J.R. (eds). *Avian Biology* 2: 103–155. Academic Press, New York.

- Petty S.J. 1994. Moults in Tawny Owls *Strix aluco* in relation to food supply and reproduction success. W: Meyburg B.U., Chancellor R.D. (eds). Raptor conservation today. ss. 521–530. WWGBP, Pica Press.
- Piechocki R. 1961. Über die Grossgefiedermauser von Schleiereule und Waldkauz. J. Orn. 102: 220–225.
- Piechocki R. 1974. Über die Grossengefieder-Mauser eines gekaftigten Paares der Schreiereule (*Tyto alba*). J. Orn. 115: 436–444.
- Pietiainen H., Sauola P., Kolunen H. 1984. The reproductive constraints on moults in the Ural Owls *Strix uralensis*. Ann. Zool. Fennici 21: 277–281.
- Pyle P. 1997. Flight-feather moult patterns and age in North American Owls. Monogr. Field Ornithology, nr 2.
- Stresemann E., Stresemann V. 1966. Die Mauser der Vogel. J. Orn. 107: 1–445.

Marian Cieślak

Fundacja EkoFundusz,
Bracka 4, 00-502 Warszawa
e-mail: mcieslak@ekofundusz.org.pl

Zbigniew Kwieciński

Ogród Zoologiczny w Poznaniu
Browarna 25, 61-063 Poznań
e-mail: izookwiatek@interia.pl

