

**„Związek między kondycją a czynnikami środowiskowymi panującymi na terenach  
lęgowych oraz wybranymi etapami cyklu rocznego dorosłych dubeltów *Gallinago media* ze  
wschodnioeuropejskiej populacji nizinnej”  
mgr Marta Witkowska**

## **Wstęp**

Dubelt *Gallinago media* jest tokującym ptakiem siewkowym, który pokonuje dużą część długodystansowej wędrówki nieprzerwanym lotem w stronę subsaharyjskich zimowisk (Cramp & Simmons 1983, Lindström *et al.* 2016). Rola dorosłych samic i samców tego gatunku w okresie lęgowym jest zupełnie odmienna (Lemnell 1978, Cramp & Simmons 1983). Budową gniazda, wysiadywaniem jaj i opieką nad pisklętami zajmuje się wyłącznie samica. Samce w tym okresie intensywnie tokują na zbiorowych tokowiskach. Po sezonie lęgowym, na terenach lęgowych w Europie, dorosłe dubelty zaczynają pierzyć lotki (Debayle *et al.* 2017) oraz otłuszczać się przed długodystansowym lotem na południe. U tego gatunku wyróżnia się dwie populacje lęgowe (Kålås *et al.* 1997, Ekblom *et al.* 2007), z których skandynawska jest znacznie lepiej zbadana pod względem lęgów, wędrówki i demografii. Nasza wiedza o nizinnej, wschodnioeuropejskiej populacji jest wciąż ograniczona pomimo że jest ona liczniejsza i zajmuje większy areal lęgowy (Birdlife International 2022).

Różne opracowania naukowe wskazują na duży wpływ kondycji ciała osobnika na jego udział w kluczowych momentach cyklu rocznego, takich jak rozród i wędrówka (Milenkaya *et al.* 2015, Duijns *et al.* 2017, Anderson *et al.* 2019, Gajdošová *et al.* 2023). Jednym ze sposobów opisu kondycji ciała osobnika jest użycie morfometrycznych wskaźników, opisujących ilość zgromadzonych przez organizm zasobów energetycznych. Zwiększona kondycja ciała może być też rozumiana jako lepsza jakość osobnika, która pozytywnie wpływa na jego dostosowanie ewolucyjne. Jednakże użyteczność wspomnianych wskaźników kondycji jest ograniczona ze względu na ich zależność od kontekstu ekologicznego a także różnych czynników osobniczych, takich jak nawodnienie organizmu czy jego wielkość (Labocha & Hayes 2012, Labocha *et al.* 2014).

W przypadku dubelta, kondycja ciała może znacząco wpływać na tokowanie samców ze względu na wysoki wydatek energetyczny związany z ich zachowaniem godowym (Höglund *et al.* 1992). Aby

uzupełnić zasoby stracone podczas tokowania, samce muszą polegać na wysokiej dostępności ich pokarmu, głównie dżdżownic, w pobliżu tokowisk (Løfaldli *et al.* 1992). Dlatego czynniki środowiskowe, które są w stanie wpłynąć na dostępność dżdżownic w glebie mogą pośrednio przekładać się na kondycję ptaków, a co za tym idzie intensywność ich tokowania i późniejszą przeżywalność.

Lęgi, wędrówka i pierzenie to etapy cyklu rocznego, które u migracyjnych gatunków siewkowców są uznawane za kosztowne, biorąc pod uwagę ilość zasobów energetycznych, które muszą zostać na nie przeznaczone. Aby nie dopuścić do kompromisu w wydatkowaniu energii, ptaki najczęściej rozkładają te procesy w czasie tak, aby nie nachodziły na siebie. Czas odbywania lęgów i wędrówki uznaje się za silnie ograniczony przez warunki środowiskowe (Wingfield 2008), istnieje jednak większa elastyczność we wpasowaniu czasu pierzenia w cykl roczny (Conklin *et al.* 2013). Pierzenie lotek rozpoczyna się u dubelta na jego lęgowiskach, co jest nietypową strategią pierzenia u gatunków siewkowców odbywających długodystansową migrację (Remisiewicz 2011). U tego gatunku stwierdzono zatrzymanie pierzenia lotek przed odlotem do Afryki, które jest wznowiane później po przylocie na zimowiska (Debayle *et al.* 2017). Wydaje się, że dorosłe osobniki dubelta powinny w pierwszej kolejności zapewnić zasoby potrzebne do odbycia lęgów i otłuszczenia przed dalekodystansowym lotem, jako że dokończenie pierzenia lotek na lęgowiskach ma prawdopodobnie mniejszy wpływ na dostosowanie ewolucyjne danego osobnika. Strategia pierzenia i przygotowania do lotu na zimowiska, jak również wpływ kondycji ciała i międzypłciowych różnic w opiece rodzicielskiej na te procesy nie zostały jak dotąd opisane dla tego gatunku.

Badania parametrów populacji, takich jak przeżywalność dorosłych osobników i jej związek z kondycją ciała mogą dostarczyć cennych informacji o dynamice populacji, jak również znaczeniu warunków środowiska wpływających na stopień odżywienia ptaków w czasie danego etapu cyklu rocznego (Zöckler *et al.* 2010, Péron *et al.* 2013). Odzwierciedlająca jakość danego osobnika kondycja ciała, która została zmierzona w danym momencie może przekładać się na jego przeżywalność ze względu na to, że postępujące po sobie wydarzenia cyklu rocznego mogą wzajemnie na siebie rzutować (ang. *carry-over*

*effect*; Bergan and Smith 1993; Møller and Szép 2002). Dubelt jest gatunkiem, którego liczebność w ostatnich latach spada, a większość globalnej populacji stanowią osobniki należące do nizinnej, wschodnioeuropejskiej populacji lęgowej (Birdlife International 2022). Jednocześnie jest ona mało zbadana, a otrzymanie parametrów demograficznych, takich jak przeżywalność dorosłych osobników, mogłoby przyczynić się nie tylko do zrozumienia strategii życiowej gatunku, ale też do jego ochrony.

## Cele i hipotezy

W mojej pracy doktorskiej zbadalam związek między kondycją osobnika, opisującą ilość zgromadzonych zasobów energetycznych, z hydrologicznymi parametrami środowiska wpływającymi na dostępność pokarmu w czasie trwania sezonu tokowania u dubelta. Co więcej, moim celem było opisanie wpływu kondycji ciała osobnika na przebieg pierzenia, proces gromadzenia zapasów energetycznych przed odlotem na zimowiska i roczną przeżywalność dorosłych osobników dubelta, będącego dalekodystansowym migrantem, którego samce w okresie lęgowym gromadzą się na zbiorowych tokowiskach. Poniżej przedstawiłam moje cele szczegółowe:

### Cel pierwszy

Pierwszym celem było zbadanie wpływu poziomu wody w rzece (Prypeci) przepływającej przez tereny lęgowe. Ten parametr hydrologiczny może bowiem pośrednio wpływać na kondycję tokujących samców dubelta: kształtuje on wilgotność i przepuszczalność gleby łąk terenów zalewowych w pobliżu rzeki. Założyłam, że podnoszący się poziom wody w rzece zmieni hydrologiczne cechy gleby, tj. zwiększy jej wilgotność, co spowoduje poziome przemieszczanie się dżdżownic w stronę powierzchni gruntu (Milsom *et al.* 2002, Onrust *et al.* 2019). Dubelty żerują poprzez sondowanie gleby, dlatego zwiększone zagęszczenie dżdżownic, stanowiących główny składnik ich bazy pokarmowej przy powierzchni, jak również wyższa przepuszczalność wilgotnej gleby, przełoży się na łatwiejszą dostępność pokarmu dla ptaków z tego gatunku. To z kolei może wpłynąć na ich kondycję ciała.

### Cel drugi

Następnie skupiłam się na dwóch etapach cyklu rocznego dubelta, które mają miejsce na terenach lęgowych po okresie intensywnego tokowania: pierzeniu lotek oraz gromadzeniu zapasów energetycznych (głównie w postaci tłuszczu) przed odlotem na zimowiska. Moim celem było opisanie strategii pierzenia lotek, z uwzględnieniem różnic między płciami, jak również wpływu kondycji osobnika na przebieg tego procesu. Ponadto zbadałam zmiany kondycji samic i samców dubelta zachodzące w czasie, które pokazują przebieg procesu gromadzenia zapasów energetycznych przed odlotem. Zarówno pierzenie jak i odfuszczenie wymagają nadwyżki zgromadzonych zasobów do ich przeprowadzenia, dlatego ich zachodzenie w tym samym czasie powoduje konieczność kompromisu w przydziale zasobów między tymi procesami (Lindström *et al.* 1994, Rubolini *et al.* 2002). Z tego względu postawiłam hipotezę, że dubelty rozkładają oba procesy w czasie tak, aby zminimalizować ich nakładanie na siebie. Spośród tych dwóch procesów, odfuszczenie powinno powodować tzw. efekt wąskiego gardła, ponieważ zgromadzenie odpowiednich zasobów energetycznych przed nieprzerwanym, dalekodystansowym lotem, jak również odpowiedni termin rozpoczęcia wędrówki powinny w większym stopniu wpływać na przeżywalność osobników niż stopień zaawansowania wymiany lotek (Buehler & Piersma 2008). Dlatego przeznaczenie zasobów energetycznych na odfuszczenie powinno być dla tego gatunku priorytetem, zwłaszcza że lot z brakującymi lub rosnącymi lotkami dodatkowo zwiększa koszty energetyczne ponoszone w trakcie migracji. Wobec tego założyłam, że dubelty nie są w stanie wymienić wszystkich lotek na terenach lęgowych, co prowadzi do zatrzymania tego procesu przed odlotem do Afryki. Jako że proces wymiany piór wymaga zwiększonych nakładów energetycznych, powinien on być związany ze zużyciem zgromadzonych przez organizm zapasów energetycznych. Z tego względu postawiłam hipotezę, że ptaki będące w bardziej zaawansowanym stadium pierzenia będą charakteryzować się obniżoną kondycją. Samice i samce powinny różnić się w przebiegu pierzenia lotek, co wynika z tego, że wyłącznie samice tego gatunku opiekują się potomstwem. Samce kończą tuki w czasie kiedy samice nadal zajmują się pisklętami, co pozwala im na wcześniejsze rozpoczęcie pierzenia lotek i gromadzenia zapasów tłuszczowych przed odlotem

w porównaniu do samic, w wyniku czego są one bardziej zaawansowane w przebiegu obu tych procesów w tym samym czasie.

### Cel trzeci

Ostatnim celem mojej rozprawy doktorskiej było zbadanie względnej, rocznej przeżywalności dorosłych samców dubelta oraz wpływu cech osobniczych takich jak wielkość ciała i kondycja na ten parametr. Kondycja ciała zmierzona w danym momencie może obrazować ogólną jakość danego osobnika (Labocha & Hayes 2012). Z tego względu szansa na przeżycie powinna zwiększać się wraz ze wzrostem kondycji ciała. Dobór naturalny jest nieprzerwanie zachodzącym mechanizmem ewolucyjnym, który pod wpływem presji zmieniającego się środowiska może powodować odpowiedź fenotypową w zmianie strategii życia oraz morfologii zwierząt. Rzeczywiście, różnice w śmiertelności osobników o różnych cechach morfologicznych zostały uprzednio opisane u innych gatunków ptaków (Verhulst *et al.* 2004, Van Buskirk *et al.* 2010). Założyłam, że u samców dubelta zwiększone szanse na przeżycie będą związane z większym rozmiarem ciała ptaków, ze względu na ich potencjalnie szerszą niszę pokarmową. Może to być kluczowe dla przeżywalności w etapach cyklu rocznego wymagających gromadzenia zapasów energetycznych z pożywienia.

### **Metody**

Większość danych użytych w mojej rozprawie doktorskiej pochodziła z długotrwałego programu monitorowania populacji lęgowej dubelta, organizowanego od roku 2000 przez Stację Obrączkowania Ptaków Turov (Turov Ringing Station) zlokalizowanej w Turowie w obwodzie Homelskim na Białorusi (52° 05' N, 27° 46' E). Prace tej stacji terenowej prowadzone są w Dolinie Prypeci i skupiają się na badaniu siewkowców odbywających na tym terenie swoje lęgi, jak również używających tego terenu jako miejsca przystankowego zarówno podczas jesiennej, jak i wiosennej migracji. Mój wkład w zbieranie danych w terenie zawierał się w pracach terenowych przeprowadzonych wiosną 2019 i 2020 roku. Dodatkowo, aby zwiększyć liczbę danych potrzebnych do opracowania wyników

związanych z pierzeniem i otłuszczaniem przed odlotem, niezbędnych do spełnienia Celu Trzeciego mojej pracy doktorskiej, wykorzystałam dane zebrane w czasie prac Towarzystwa Przyrodniczego Dubelt, biorącego udział we wprowadzaniu Krajowego Programu Ochrony Dubelta w Polsce (Korniluk & Piec 2016). Prace terenowe obejmowały chwytanie ptaków na tokowiskach lub żerowiskach. W przypadku odłowów prowadzonych na tokowiskach, w obu miejscach prowadzenia badań podjęto kroki w celu zminimalizowania wpływu na tokujące ptaki, poprzez ograniczenie aktywności badaczy do czterech godzin w czasie pojedynczego odłowu oraz ponawianie odłowów na danym tokowisku po przynajmniej pięciodniowej przerwie. Wszystkie złapane osobniki zostały oznakowane metalową obrączką zawierającą indywidualny, alfanumeryczny kod, umożliwiający późniejsze rozpoznanie danego osobnika przy ponownym stwierdzeniu, co było niezbędne do zrealizowania Celu Drugiego mojej pracy doktorskiej. Odnotowywano masę ciała i pomiary liniowe, jak również stopień przepierzenia poszczególnych lotek pierwso- i drugorzędowych. Aby zrealizować Pierwszy Cel mojej rozprawy doktorskiej zgromadziłam dane dotyczące poziomów wody w Prypeci, pochodzące ze stacji pomiarowej w Czerniczy, położonej około 3.5 kilometra od badanego tokowiska. Na potrzeby mojej pracy doktorskiej zdefiniowałam kondycję ciała danego osobnika jako ilość zgromadzonych zasobów energetycznych. Do tego celu użyłam dwóch wskaźników morfometrycznych: masy ciała oraz przeskalowanego wskaźnika masy (ang. *scaled mass index*; Peig and Green 2009), który koryguje masę ciała osobnika o jego wielkość strukturalną. Do przetestowania postawionych hipotez użyłam różnych metod statystycznych, których dokładny opis zamieściłam w pozostałych rozdziałach tej pracy. Analizy statystyczne zostały wykonane w środowisku R (R Core Team 2022) i programie MARK (White & Burnham 1999).

## Wyniki i dyskusja

### Rozdział 1: Wpływ czynników środowiska na kondycję ciała tokujących samców dubelta

Kondycja ciała tokujących samców dubelta spadała wraz z postępowaniem sezonu lęgowego, gdzie ptaki traciły średnio 3% swojej masy w ciągu maja, uznawanego za okres intensywnego tokowania u badanego gatunku. Opisany spadek był spowodowany wysokim wydatkiem energetycznym samców podczas tokowania (Höglund *et al.* 1992). Poziom wody w rzece istotnie wpływał na kondycję ciała tokujących ptaków. Wysoki poziom wody w rzece został powiązany ze wzrostem kondycji ciała. Jest to najprawdopodobniej związane z przemieszczaniem się dżdżownic w stronę powierzchni gruntu w poszukiwaniu optymalnych warunków (Onrust *et al.* 2019), co prowadzi do polepszenia żerowisk dubelta. Dalszy wzrost poziomu wody w rzece spowodował spadek kondycji ciała tokujących ptaków, ponieważ dżdżownice opuszczają zalane tereny (Zorn *et al.* 2005). Dodatkowo, postępujące zalanie łąk prowadzi do zwiększenia się niedostępnego dla ptaków terenu, wymuszając ich przemieszczenie na dalsze żerowiska, jak również potencjalnie zwiększa konkurencję między osobnikami, podnosząc wydatkowanie energii.

## Rozdział 2: Pierzenie lotek i otłuszczenie przed odlotem na południe u dubelta

Samce rozpoczynały proces pierzenia lotek wcześniej i pierzyły się szybciej, co prowadziło do większego zakresu wymienionych piór w skrzydle w porównaniu do samic. Samce nie biorą udziału w opiece rodzicielskiej, dlatego są w stanie rozpocząć proces pierzenia lotek szybciej, w czasie kiedy samice nadal opiekują się pisklętami (Cramp & Simmons 1983, Höglund & Alatalo 1995). Zarówno samice jak i samce dubelta nie były w stanie wymienić wszystkich lotek w czasie pobytu na terenach lęgowych, co prowadziło do zatrzymania tego procesu na długo przed odlotem na zimowiska (strategia odnotowana u wszystkich samców i połowy samic), lub do zaniechania tego procesu w całości (strategia odnotowana u drugiej połowy samic). Samice prawdopodobnie prezentują różne strategie pierzenia lotek w zależności od ich sukcesu lęgowego, gdzie samice po stracie lęgu są w stanie rozpocząć ten proces szybciej w porównaniu do samic z udanym lęgiem. Kondycja ciała nie wpływała na datę rozpoczęcia i czas pierzenia lotek pierwszorzędowych. Dubelty są w stanie szybko wykorzystywać swoje zapasy energetyczne (Höglund *et al.* 1992), a beztłuszczowa masa ciała może znacząco zmieniać się podczas

pierzenia, np. poprzez zmiany wielkości mięśni piersiowych względem całkowitej masy ciała (Lind & Jakobsson 2001). Może to tłumaczyć niewielki wpływ wskaźnika kondycji ciała, silnie związanego z masą ciała, na odnotowane parametry pierzenia. Pierzenie lotek drugorzędowych było rzadko obserwowanym zjawiskiem u dubelta, które zostało stwierdzone u mniej niż 1% wszystkich zbadanych osobników i tylko u samców z dużą liczbą wymienionych lotek pierwszorzędowych.

Kondycja ciała odzwierciedlająca zgromadzone zasoby energetyczne zwiększała się nieliniowo w badanym okresie. Faza stabilnej i niskiej kondycji ciała pokrywała się w czasie z aktywną wymianą lotek pierwszorzędowych i/lub wychowywaniem potomstwa, co wskazuje na istnienie kompromisu w inwestowaniu zasobów energetycznych między pierzeniem a otluszczaniem. W późniejszej części badanego okresu zaobserwowano wzrost kondycji ciała, gdzie tempo zwiększania masy osiągnęło przyrost około 1% beztłuszczowej masy ciała dziennie. Stwierdziłam szybsze tempo otluszczania u samców w porównaniu do samic. Samce rozpoczynają migrację wcześniej niż samice (Debayle *et al.* 2017), stąd przyspieszone tempo otluszczania pozwala na przyspieszenie odlotu na zimowiska i całościowe skrócenie czasu migracji. Opisane tempo otluszczania jest względnie niskie w porównaniu do innych gatunków siewkowców o zbliżonych do dubelta wymiarach ciała i odbywających dalekodystansową wędrówkę (Kvist & Lindström 2003, Piersma *et al.* 2005). Możliwe, że tempo gromadzenia zasobów energetycznych potrzebnych do zrealizowania lotu migracyjnego zwiększa się w późniejszym czasie, bliżej terminu odlotu (Lindström *et al.* 2019).

### Rozdział 3: Względna roczna przeżywalność samców dubelta

Uzyskane wartości względnej rocznej przeżywalności u dubelta były stosunkowo niskie ( $\Phi(.) = 0.43$ ), w porównaniu do innych gatunków siewkowców o podobnej wielkości ciała (Méndez *et al.* 2018), jednak nie wykryto trendu zmian tego parametru na przestrzeni badanych 22 lat. Samce dubelta ponoszą wysokie koszty związane z tokowaniem oraz długodystansowym, nieprzerwanym lotem migracyjnym, co wskazuje na 'szybkie tempo życia' u tego gatunku. Jest to zgodne z teorią tempa życia



(ang. *rate-of-living theory*), która sugeruje że zwierzęta z podwyższonym tempem metabolizmu charakteryzuje obniżona przeżywalność i skrócona długość życia (Pearl 1928, Vágási *et al.* 2019). Dalekodystansowa migracja nie jest nietypowa dla siewkowców, jednak tokowanie jest rzadko spotykaną strategią rozrodczą, co może przyczyniać się do zmniejszonej przeżywalności samców dubelta w porównaniu do pokrewnych gatunków. Względna przeżywalność zwiększała się z wraz z wielkością ciała danego osobnika, prawdopodobnie ze względu na zmniejszoną dowolność wyboru miejsc żerowania dla samców o krótszych dziobach, co może przekładać się na utrudniony dostęp do pokarmu w kluczowych etapach cyklu rocznego (Alves *et al.* 2013, Duijns *et al.* 2015). Nie stwierdziłam istotnego wpływu kondycji ciała na przeżywalność badanych osobników, ponieważ użyty wskaźnik kondycji ciała objaśnia ilość zgromadzonych zapasów energetycznych, która u dubelta może znacząco zmienić się na przestrzeni pojedynczej nocy na tokowisku, jak również w czasie całego sezonu lęgowego. Z tego względu wskaźnik ten nie obrazuje ogólnej jakości danego osobnika.

## Wnioski

Opisane wyniki mojej rozprawy doktorskiej wskazują, że:

1. Poziom wody w rzece, będący warunkiem środowiska określającym dostępność pokarmu, może pośrednio wpływać na kondycję ciała odzwierciedlającą ilość zgromadzonych zasobów energetycznych u tokujących samców dubelta.
2. Odmienna rola samic i samców dubelta w sezonie lęgowym i różny wkład w opiekę rodzicielską wpływają na różnice w przebiegu procesu pierzenia i otłuszczania przed odlotem w kierunku zimowisk. U samic samodzielnie opiekującymi się pisklętami obserwuje się opóźnienie obu tych procesów.
3. Samce dubelta charakteryzują się stosunkowo niską względną przeżywalnością, prawdopodobnie spowodowaną wysokimi kosztami życia związanymi z tokowaniem. Mniejsze samce mają obniżoną przeżywalność, prawdopodobnie ze względu na ograniczone możliwości żerowania.

4. Choć wskaźniki kondycji ciała, takie jak masa ciała i przeskalowany wskaźnik masy (ang. *scaled mass index*) mogą być użyte jako proste miary obrazujące zgromadzone zasoby energetyczne organizmu, ich użyteczność jako miary jakości danego osobnika jest wątpliwa.

## Literatura

- Alves, J.A., Gunnarsson, T.G., Potts, P.M., Sutherland, W.J. & Gill, J.A.** 2013. Sex-biases in distribution and resource use at different spatial scales in a migratory shorebird. *Ecol Evol* **3**: 1079–1090.
- Anderson, A.M., Duijns, S., Smith, P.A., Friis, C. & Nol, E.** 2019. Migration Distance and Body Condition Influence Shorebird Migration Strategies and Stopover Decisions During Southbound Migration. *Front Ecol Evol* **7**: 1–14.
- Bergan, J.F. & Smith, L.M.** 1993. Survival Rates of Female Mallards Wintering in the Playa Lakes Region. *J Wildl Manage* **57**: 570–577.
- Birdlife International.** 2022. Species factsheet: *Gallinago media*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 10 October 2022.
- Buehler, D.M. & Piersma, T.** 2008. Travelling on a budget: Predictions and ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**: 247–266.
- Conklin, J.R., Battley, P.F. & Potter, M.A.** 2013. Absolute Consistency: Individual versus Population Variation in Annual-Cycle Schedules of a Long-Distance Migrant Bird. *PLoS One* **8**.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L.** 1983. *The birds of the western Palearctic, vol III.* Oxford University Press, Oxford.
- Debayle, E.J.M., Devort, M., Klaassen, R.H.G. & Lindström, Å.** 2017. Great Snipes in sub-Saharan Africa: Seasonal patterns of abundance, moult and body mass in relation to age and sex. *Wader Study* **124**: 186–196.
- Duijns, S., Niles, L.J., Dey, A., Aubry, Y., Friis, C., Koch, S., Anderson, A.M. & Smith, P.A.** 2017. Body condition explains migratory performance of a long-distance migrant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**.
- Duijns, S., van Gils, J.A., Smart, J. & Piersma, T.** 2015. Phenotype-limited distributions: Short-billed birds move away during times that prey bury deeply. *R Soc Open Sci* **2**.
- Ekblom, R., Sæther, S.A., Jacobsson P., Fiske, P., Sahlman T., Grahn, M., Kålås, J.A. & Höglund, J.** 2007. Spatial pattern of MHC class II variation in the great snipe (*Gallinago media*). *Mol Ecol* **16**: 1439–1451.
- Gajdošová, D., Musil, P., Zouhar, J., Musilová, Z., Neužilová, Š. & Pavón-Jordán, D.** 2023. Long-term increase in female body condition and its effect on reproduction in two European red-listed species, Common Pochard (*Aythya ferina*) and Tufted Duck (*Aythya fuligula*). *Ibis* **165**: 1217–1234.
- Höglund, J. & Alatalo, R. V.** 1995. *Leks.* Princeton University Press, Princeton.

- Höglund, J., Kålås, J.A. & Fiske, P.** 1992. The costs of secondary sexual characters in the lekking great snipe (*Gallinago media*). *Behav Ecol Sociobiol* **30**: 309–315.
- Kålås, J.A., Kuresoo, A., Luigujõe, L. & Svartaas, S.L.** 1997. Morphometrical comparisons between Estonian and Norwegian great snipe (*Gallinago media*). *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology* **46**: 115.
- Korniluk, M. & Piec, D.** 2016. *Krajowy Program Ochrony Dubelta Gallinago media*.
- Kvist, A. & Lindström, Å.** 2003. Gluttony in migratory waders - Unprecedented energy assimilation rates in vertebrates. *Oikos* **103**: 397–402.
- Labocha, M.K. & Hayes, J.P.** 2012. Morphometric indices of body condition in birds: A review. *J Ornithol* **153**: 1–22.
- Labocha, M.K., Schutz, H. & Hayes, J.P.** 2014. Which body condition index is best? *Oikos* **123**: 111–119.
- Lemnell, A.** 1978. Social Behaviour of the Great Snipe *Capella media* at the arena display. *Ornis Scandinavica* **9**: 146–163.
- Lind, J. & Jakobsson, S.** 2001. Body building and concurrent mass loss: Flight adaptations in tree sparrows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **268**: 1915–1919.
- Lindström, Å., Alerstam, T., Bahlenberg, P., Ekblom, R., Fox, J.W., Råghall, J. & Klaassen, R.H.G.** 2016. The migration of the great snipe *Gallinago media*: Intriguing variations on a grand theme. *J Avian Biol* **47**: 321–334.
- Lindström, Å., Alerstam, T. & Hedenström, A.** 2019. Faster fuelling is the key to faster migration. *Nat Clim Chang* **9**: 288–289.
- Lindström, Å., Daan, S. & Visser, G.H.** 1994. The conflict between moult and migratory fat deposition: A photoperiodic experiment with bluethroats. *Anim Behav* **48**: 1179–1181
- Løfaldli, L., Kålås, J.A. & Fiske, P.** 1992. Habitat selection and diet of Great Snipe *Gallinago media* during breeding. *Ibis* **134**: 35–43.
- Méndez, V., Alves, J.A., Gill, J.A. & Gunnarsson, T.G.** 2018. Patterns and processes in shorebird survival rates: a global review. *Ibis* **160**: 723–741.
- Milenkaya, O., Catlin, D.H., Legge, S. & Walters, J.R.** 2015. Body condition indices predict reproductive success but not survival in a sedentary, tropical bird. *PLoS One* **10**: 1–18.
- Milsom, T.P., Hart, J.D., Parkin, W.K. & Peel, S.** 2002. Management of coastal grazing marshes for breeding waders: The importance of surface topography and wetness. *Biol Conserv* **103**: 199–207.
- Møller, A.P. & Szép, T.** 2002. Survival rate of adult Barn Swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. *Ecology* **83**: 2220–2228.
- Onrust, J., Wymenga, E., Piersma, T. & Olf, H.** 2019. Earthworm activity and availability for meadow birds is restricted in intensively managed grasslands. *Journal of Applied Ecology* **56**: 1333–1342.
- Pearl, R.** 1928. *The rate of living: Being an account of some experimental studies on the biology of life duration*. University of London Press, London.
- Peig, J. & Green, A.J.** 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: The scaled mass index as an alternative method. *Oikos* **118**: 1883–1891.

- Péron, G., Ferrand, Y., Leray, G. & Gimenez, O.** 2013. Waterbird demography as indicator of wetland health: The French-wintering common snipe population. *Biol Conserv* **164**: 123–128.
- Piersma, T., Rogers, D., González, P.M., Zwarts, L., Niles, L.J., Lima, I., Donascimento, S., Minton, C.D.T. & Baker, A.** 2005. Fuel storage rates before northward flights in Red Knots worldwide - Facing the Severest Ecological Constraint in Tropical Intertidal Environments? In: *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migratory bird*. (R. Greenberg & P. P. Marra, eds), pp. 262–274. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, London.
- R Core Team.** 2022. R: A language and environment for statistical computing.
- Remisiewicz, M.** 2011. The flexibility of primary moult in relation to migration in Palaearctic waders - An overview. *Wader Study Group Bulletin* **118**: 163–174.
- Rubolini, D., Massi, A. & Spina, F.** 2002. Replacement of body feathers is associated with low pre-migratory energy stores in a long-distance migratory bird, the barn swallow (*Hirundo rustica*). *J Zool* **258**: 441–447.
- Vágási, C.I., Vincze, O., Pătraș, L., Osváth, G., Péntzes, J., Haussmann, M.F., Barta, Z. & Pap, P.L.** 2019. Longevity and life history coevolve with oxidative stress in birds. *Funct Ecol* **33**: 152–161.
- Van Buskirk, J., Mulvihill, R.S. & Leberman, R.C.** 2010. Declining body sizes in North American birds associated with climate change. *Oikos* **119**: 1047–1055.
- Verhulst, S., Oosterbeek, K., Rutten, A.L. & Ens, B.J.** 2004. Shellfish fishery severely reduces condition and survival of oystercatchers despite creation of large marine protected areas. *Ecology and Society* **9**.
- White, G.C. & Burnham, K.P.** 1999. Program mark: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**: S120–S139.
- Wingfield, J.C.** 2008. Organization of vertebrate annual cycles: Implications for control mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**: 425–441.
- Zöckler, C., Syroechkovskiy, E.E. & Atkinson, P.W.** 2010. Rapid and continued population decline in the Spoon-billed Sandpiper *Eurynorhynchus pygmeus* indicates imminent extinction unless conservation action is taken. *Bird Conserv Int* **20**: 95–111.
- Zorn, M.I., Van Gestel, C.A.M. & Eijsackers, H.** 2005. Species-specific earthworm population responses in relation to flooding dynamics in a Dutch floodplain soil. *Pedobiologia (Jena)* **49**: 189–198.